

А.В. Бобрецов

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ
ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**



Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

А.В. Бобрецов

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
РАВНИННЫХ
И ГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ
СЕВЕРО-ВОСТОКА
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2016

УДК [591.5:599](470.1)
ББК 28.680(235.2)+28.693.3(235.2)
Б72

Бобрецов А.В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Т-во научных изданий КМК. 2016. 381 с., 8 цв. вкл.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований экологии мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. Основу книги составляют материалы, собранные в разных ландшафтах Печоро-Илычского заповедника. Показана роль ландшафтной неоднородности территории в формировании эколого-популяционных особенностей у разных видов землероек и полевок. Приводятся данные по биотопическому размещению, размножению, возрастной и половой структуре, численности популяций животных и их динамики. Выявленные популяционные различия в экологии мелких млекопитающих разных ландшафтов во многом обусловлены сложностью и разнообразием их местообитаний. В этом отношении степень благоприятствования среды обитания для животных увеличивается от равнинных к горным ландшафтам.

Книга предназначена для специалистов в области зоологии, экологии и зоогеографии, а также представляет интерес для преподавателей и студентов высших учебных заведений биологического профиля.

Табл. 83. Ил. 89. Библиогр. 1728 назв.

Ответственный редактор:
академик РАН В.Н. Большаков

Рецензенты:
доктор биологических наук Л.Е. Лукьянова
кандидат биологических наук В.В. Ануфриев

ISBN 978-5-9908587-0-1

© ФГБУ «Печоро-Илычский государственный
заповедник»
© ИБ Коми НЦ УрО РАН

Содержание

Введение	5
1. Ландшафтная неоднородность территории Северо-Востока европейской части России.....	9
2. Материалы и методы исследований	21
2.1. Объем и характеристика материала	21
2.2. Методы исследований	24
3. Экология отдельных видов мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника	33
3.1. Обыкновенная бурозубка — <i>Sorex araneus</i> Linnaeus.....	34
3.2. Тундрная бурозубка — <i>Sorex tundrensis</i> Merriam.....	47
3.3. Средняя бурозубка — <i>Sorex caecutiens</i> Laxmann	53
3.4. Малая бурозубка — <i>Sorex minutus</i> Linnaeus	60
3.5. Крошечная бурозубка — <i>Sorex minutissimus</i> Zimmermann	66
3.6. Равнозубая бурозубка — <i>Sorex isodon</i> Linnaeus	69
3.7. Обыкновенная кутора — <i>Neomys fodiens</i> Pennant	76
3.8. Лесная мышовка — <i>Sicista betulina</i> Pallas	80
3.9. Красно-серая полевка — <i>Myodes rufocanus</i> Sundevall.....	86
3.10. Рыжая полевка — <i>Myodes glareolus</i> Schreber	94
3.11. Красная полевка — <i>Myodes rutilus</i> Pallas.....	107
3.12. Лесной лемминг — <i>Myopus schisticolor</i> Lilljeborg.....	119
3.13. Водяная полевка — <i>Arvicola terrestris</i> Linnaeus.....	129
3.14. Полевка-экономка — <i>Microtus oeconomus</i> Pallas	136
3.15. Темная полевка — <i>Microtus agrestis</i> Linnaeus	144
4. Распространение и численность мелких млекопитающих: масштаб выбора среды обитания	154
4.1. Понятие «биотоп» и биотопическое размещение видов.....	156
4.2. Влияние на распределение и численность мелких млекопитающих положения вида в ареале.....	163
4.3. Влияние ландшафтной неоднородности территории на распространение мелких млекопитающих и их численность	166
4.4. Микроместообитания и их значение для выбора биотопов.....	176
4.5. Иерархический выбор местообитаний: вместо заключения	181

5. Размножение мелких млекопитающих в разных ландшафтных условиях.....	184
5.1. Зимнее размножение.....	186
5.2. Сроки размножения, продолжительность репродуктивного периода	190
5.3. Участие в размножении сеголеток	194
5.4. Плодовитость	199
5.5. Число пометов	208
Заключение	211
6. Возрастная и половая структура популяций мелких млекопитающих в равнинных и горных ландшафтных районах	214
6.1. Возрастная структура популяций.....	214
6.2. Половая структура популяций.....	222
Заключение	234
7. Динамика численности мелких млекопитающих и ее особенности в разных типах ландшафтов.....	237
7.1. Типы популяционной динамики у мелких млекопитающих в разных ландшафтах Печоро-Илычского заповедника.....	239
7.2. Циклы численности мелких млекопитающих.....	245
7.3. Синхронность в динамике численности циклических популяций	250
7.4. Факторы динамики численности мелких млекопитающих: краткий литературный обзор современного состояния проблемы	261
7.5. Динамика численности красной полевки в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника за полувековой период	274
7.6. Роль экзогенных и эндогенных факторов в многолетней динамике численности землероек-бурозубок Печоро-Илычского заповедника	283
7.7. Влияние изменения климата на популяционную динамику лесных полевков Северного Предуралья: роль ландшафтных эффектов.....	290
Заключение	299
Литература.....	304

Введение

Мелкие млекопитающие (Micromammalia) — важнейший компонент естественных экосистем, во многом определяющий их формирование, целостность и устойчивость (Batzli, 1975; Golley et al., 1975; Ryszkowski, 1975; Hayward, Phillipson, 1979; Абагуров, 1984; Diekmail, 1999). Часть из них являются ключевыми видами в тундровых и северных лесных экосистемах (Hanski et al., 2001; Ims, Fuglei, 2005; Чернявский, 2007; Krebs et al., 2011). К этой группе животных относятся представители отрядов грызунов и насекомоядных. Для них характерны мелкие размеры (большая часть видов менее 100 г), короткая продолжительность жизни, широкое распространение, зависимость их от абиотических факторов, высокая скорость воспроизводства, резкие и масштабные колебания численности. Поэтому часто они выступают в качестве «модельных» объектов исследований самого широкого спектра проблем теоретической и прикладной экологии (Ивантер и др., 1985; Krebs, 1998, и др.)

Их значение в природных сообществах чрезвычайно многообразно (Sieg, 1987). В лесных экосистемах им принадлежит огромная роль в распространении спор грибов макромицетов, которыми они питаются (Maser, Maser, 1988; Marcot, Aubry, 2003; Schickmann et al., 2012). На шерсти землеройки и полевки в массе переносят споры микромицетов (Щипанов и др., 2006; Александров, 2008). Поедая семена хвойных и лиственных деревьев, выпавших на землю, мелкие млекопитающие тем самым влияют на возобновление деревьев (Волков, 1970; Côté et al., 2003; Глазов, 2004; Schnurr et al., 2004; Ruscoe et al., 2005; Lobo, 2014). Даже в годы обильных урожаев семян хвойных деревьев, они могут уничтожить до 70–85% и более запаса семян (Реймерс, 1956; Докучаев, 1990; Глазов, 2004; Peters et al., 2004). Большую роль мелкие млекопитающие, в особенности насекомоядные животные, играют в регулировании численности беспозвоночных (Шварц и др., 1986; Churchfield, 1990; Ходашева, Елисеева, 1992; Elkinton et al., 2004; Kollberg et al., 2014). По разным оценкам этих авторов землеройки потребляют до 60–70% биомассы почвенных животных. Считается, что в Северной Америке численность такого вредителя лесов как непарного шелкопряда регулируется мелкими млекопитающими, которые поедают его куколки (Jones et al., 1998; Liebhold et al., 2000). В травяных сообществах влияют на структуру растительного покрова, поедая определенные виды растений (Batzli, Pitelka, 1970; Давыдов, 1978; Добринский и др., 1983; Davidson et al., 2012). Принимают большое участие в деструкции растительных остатков (Булахов, Пахомов, 1983; Зайченко, 1984). Играют значительную роль в процессах почвообразования (Абагуров, 1979; Пахомов, 1998; Матвеев, Козлов, 2008). Экскреты млекопитающих фитофагов стимулируют развитие почвенных бактерий и грибов, повышают активность почвенных ферментов (Булахов, Пахомов, 1997; Булахов и др., 1998). Роющая деятельность мелких млекопитающих способствует увеличению образования гумуса на 6–18% (Пахомов, Рева, 2005). В последнее время норная сеть полевок и землероек рассматривается как важная биогеоэкологическая составляющая почвенного яруса лесных экосистем (Быков, 2005). В лесных сообществах роющая

деятельность зверьков способствует поддержанию мозаичности травянистого покрова и пространственному распространению лесных видов трав (Бухарева, 2014).

Наряду с этим мелкие млекопитающие оказывают прямое воздействие на численность и экологию миофагов — сов, некоторых дневных хищных птиц и мелких куных. От их обилия зависит появление сов в той или иной местности (Cheveau et al., 2004), успех размножения хищных птиц (Шепель, 1997; Brommer et al., 2002; Sundell et al., 2004; Менюшина, 2007). Связь численности хищников-миофагов с обилием мышевидных грызунов хорошо известна (Формозов, 1934; Дорогой, 1981; Галушин, 1982; Hornfeldt et al., 1990; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Смирин, 1996; Шепель, 1997; Нуждина, Григорьева, 2008; Волков и др., 2009). А так как для мелких млекопитающих характерны регулярные колебания численности (циклы), то и обилие миофагов изменяется с определенным интервалом. Имея в виду эту закономерность и значимую роль полевков и землероек в экосистемах, скандинавские исследователи назвали мелких млекопитающих «бьющимися сердцами» бореальных лесов Фенноскандии (Strann et al., 2002). Нарушение цикличности и уменьшение численности полевков в этом регионе в последние десятилетия привело к сокращению обилия сов и некоторых других пернатых хищников (Solonen, 2004; Hornfeldt et al., 2005; Hipkiss et al., 2008).

В последнее время мелкие млекопитающие стали использоваться в качестве индикаторов целостности экосистем и выявления различного рода нарушений (Ивантер, Коросов, 1998; Москвитина, 1999; Carey, Harrington, 2001; Гашев и др., 2005; Pearce, Venier, 2005; Истомин, 2008; Leis et al., 2008; Лукьянова, 2013). Они удовлетворяют всем основным требованиям, предъявляемым к видам-индикаторам: широкое распространение в природе, весомость вклада в обмен веществ и энергии в экосистемах, высокая чувствительность к воздействиям, быстрота ответа на изменения окружающей среды, доминирование, возможность проведения лабораторных экспериментов, экономичность исследований (Пястолова, 1987).

Мелкие размеры землероек и полевков накладывают определенные ограничения на их жизнедеятельность. Соотношение поверхности тела к его массе является очень «невыгодным» для этих животных, в результате чего энергетические затраты существенно возрастают (Пантелеев, 1983; Speakman, 1997), что сказывается на разных аспектах экологии мелких млекопитающих (McNab, 1980; Hanski, 1985; Tomasi, Horton, 1992; Speakman, 2008; Zhao, 2011). Это приводит также к большей зависимости представителей данной группы животных от факторов внешней среды и кормовых ресурсов.

Особенности реакции мелких млекопитающих на различные условия среды и пути приспособления к ним неоднократно освещались в литературе (Шварц, 1963; Большаков, 1972; Ивантер, 1975; Докучаев, 1990; Шубин, 1991; Большаков и др., 1996; Вольперт, Шадрина, 2002; Тарасов, 2004; Merritt, 2010). Было показано, что адаптации видов к среде обитания отличаются многообразием и в каждом конкретном случае определяются как спецификой условий той или иной местности, так и особенностями самих животных. При этом зачастую они затрагивают разные аспекты популяционной экологии землероек и полевков — экологическую структуру популяций (возрастную и половую), репродукцию, численность и ее динамику. Главная биологическая задача адаптаций заключается в том, чтобы жизнедеятельность организмов осуществлялась с наибольшей биологической эффективностью при минимальных энергетических ресурсах (Калабухов, 1950; Шмидт-Ниельсен, 1982; Озернюк, 1992).

На пространственное распределение животных, их численность и другие популяционные параметры оказывают влияние разные факторы. Среди них большое значение имеет ландшафтная неоднородность территории (Wiens et al., 1993; Bowers, Matter, 1997; Manning et al., 2004; Курхинен и др., 2006; Cushman et al., 2010). Наиболее важными ландшафтными характеристиками являются состав и соотношение разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация (Barrett, Peles, 1999; Martin, McComb, 2002; Ecke, 2003; Tews, 2004; Борякова и др., 2010; Mohammadi, 2010). Чаще всего эти местообитания ассоциируются с определенными типами растительных сообществ (Ивантер, 1975; Шефтель, 1990; Шварц и др., 1992; Sureda, Morrison, 1999; Bowman et al., 2001; Pulfer, 2007; Борякова и др., 2010 и др.). Связи мелких млекопитающих с конкретными местообитаниями являются очень устойчивыми в течение долгого времени (Peterson et al., 1999), что дало повод Н.В. Башениной (1977) считать консервативность в выборе биотопов одной из основных экологических адаптаций.

В зависимости от преобладания в ландшафте тех или иных местообитаний условия существования для разных видов мелких млекопитающих складываются по-разному. В данном случае сама площадь территории, занятая оптимальными стадиями вида, может играть роль лимитирующего фактора (Шварц и др., 1992; Corkum, 1999). Поэтому ландшафты можно рассматривать как «глобальные переменные», которые дают информацию о численности видов (Delattre et al., 1996).

Изучение пространственной неоднородности как причинного фактора, влияющего на биологические процессы, является основной задачей ландшафтной экологии (Turner, 1989; Levin, 1992; Pickett, Cadenasso, 1995; Wu, 2006). В наиболее цитируемой работе (Forman, Godron, 1986) ландшафт определяется как гетерогенная территория, состоящая из групп взаимодействующих экосистем, которые закономерно повторяются в пространстве. Структура ландшафта считается одним из факторов, прямо или косвенно влияющим на динамику популяций мелких млекопитающих (Loman, 2008). При этом большое значение имеет не только состав и соотношение местообитаний, но и их площадь: в зависимости от нее численность видов может увеличиваться либо уменьшаться (Bowers, Matter, 1997; Hanski, 1999). Ландшафтная экология по своему содержанию и целям близка к российскому ландшафтоведению, хотя и не вполне идентична ему по концептуальным основаниям и методологии (Пузаченко, Дьяконов, 1997; Хорошев и др., 2006).

На Северо-Востоке европейской части России представлены как равнинные (Русская равнина), так и горные (Уральская горная страна) ландшафты, которые по своим природным особенностям существенно различаются. Анализ популяционных механизмов экологических адаптаций мелких млекопитающих к горным условиям Урала был проведен в свое время В.Н. Большаковым (1972). Он обратил внимание на то, что приспособления животных к горным условиям в первую очередь должны рассматриваться как приспособления к специфической среде конкретных высотных поясов. Для каждого высотного пояса характерен определенный набор местообитания. Изменения в структуре их растительного покрова, безусловно, оказывают большое влияние на распределение и обилие животных (Koerner, 2007; Torre et al., 2013). На Северном Урале с его относительно низкими высотами состав и структура местообитаний являются более существенным фактором для землероек и полевок, чем климатические условия. То же было отмечено для арктического суслика гор Канады (Gillis et al., 2005). Однако сведения об экологических особенностях равнинных и горных популяций разных ви-

дов мелких млекопитающих довольно противоречивы. Так, по данным В.Н. Большакова (1972) величина выводка полевков в горах не отличается от аналогичных показателей на соседних равнинах. К.И. Бердюгин (1997) отмечает снижение репродуктивных показателей у горных популяций грызунов по сравнению с равнинными. В тоже время у красной полевки на Южном Урале (Садыков, 1980) и у рыжей полевки на Среднем Урале (Воронов и др., 1984) величина выводков выше в горах.

Основной задачей настоящей книги является анализ популяционно-экологических особенностей разных видов мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов. После известной монографии В.Н. Большакова (1972) такого рода сравнительных работ оказалось на удивление мало. Основой для данной книги послужили многолетние исследования автора в Печоро-Илычском заповеднике, который расположен на юго-востоке Республики Коми на стыке Русской равнины и Уральской горной страны. Территория заповедника является хорошим полигоном для оценки влияния ландшафтов на формирование численности видов и влияния на другие популяционные параметры. Здесь на довольно компактной территории расположены три типа ландшафтов — равнинный, предгорный и горный.

Первая часть книги представляет собой видовые очерки мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника, в которых представлены материалы по экологическим особенностям животных разных ландшафтных районов. В них широко привлекаются литературные данные, которые позволяют лучше понять закономерности приспособления разных видов землероек и полевков на региональном и ландшафтном уровнях. Во второй части книги обобщаются материалы по разным аспектам популяционной биологии. Каждый раздел начинается литературным обзором по данной тематике, после чего следует анализ собственных материалов, в которых освещается роль ландшафтной дифференциации территории в популяционной экологии животных.

На формирование научных интересов автора значительное влияние оказали акад. В.Н. Большаков (научный руководитель моей кандидатской работы), д.б.н. А.Г. Васильев, д.б.н. И.А. Васильева, д.б.н. О.А. Жигальский и другие сотрудники Института экологии растений и животных УрО РАН. Большую поддержку и помощь все эти годы получал от д.б.н. Л.Е. Лукьяновой. Особое значение для меня имело сотрудничество с д.б.н. О.А. Лукьяновым, к сожалению, рано ушедшему от нас. Всем им приношу свою самую искреннюю благодарность. Для понимания разных аспектов популяционной биологии немалую роль имели дискуссии с д.б.н. Н.А. Щипановым и к.б.н. И.Ф. Куприяновой. Их доброжелательная критика и полезные советы очень помогли в написании книги, за что автор им благодарен. Большую помощь и содействие в сборе материала и экспериментальных исследованиях в Печоро-Илычском заповеднике оказывали к.б.н. А.Н. Петров, к.б.н. Н.М. Быховец, М.В. Касаткин а также студенты Сыктывкарского университета, Кировской и Московской сельскохозяйственных академий.

Глава 1.

ЛАНДШАФТНАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО–ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Известно, что разные природные компоненты (климат, горные породы, рельеф, почвы, растительность и сообщества животных) тесно взаимосвязаны между собой и, изменяясь в пространстве, образуют закономерные сочетания — природные территориальные комплексы (геосистемы) разного уровня. Основной единицей в иерархии природно-территориальных комплексов считается ландшафт. Однако существуют различные трактовки этого понятия: ландшафт как общее понятие (Мильков, 1967; Арманд, 1975), как региональная единица (Калесник, 1947; Исаченко, 1965; Солнцев, 2001), как типологическое понятие (Гвоздецкий, 1979). В первом случае ландшафт выступает в качестве природно-территориального комплекса любого ранга. Во втором случае под ландшафтом подразумевается конкретный индивидуальный и неповторимый природно-территориальный комплекс, имеющий географическое название и точное положение на карте. В третьем случае термин применяют для обозначения отдельных территориально разобщенных участков географической оболочки, имеющих много общих черт.

В отечественной литературе чаще всего под ландшафтом понимают природно-территориальный комплекс с единым происхождением, общей историей развития, формирующийся в условиях однородного геологического фундамента, одного преобладающего типа рельефа, одинакового климата, с характерным сочетанием почв, растительных сообществ и геосистем локального уровня (Солнцев, 1948; Исаченко, 1965; Исаченко, Шляпников, 1989; Волков, 2005). В зарубежной литературе распространено определение ландшафта как мозаики взаимодействующих экосистем, закономерно повторяющихся в пространстве (Forman, Godron, 1986). Ландшафты, сходные по структуре, объединяются в типы.

К классификационным признакам ландшафтов обычно относят тектоническое строение, геолого-геоморфологический генезис, формы рельефа, почвообразующие породы, природные зоны и подзоны (Видина, 1970; Исаченко, 1976), которые дополняются такими критериями как заболоченность, тип преобладающей растительности, четвертичные отложения, четвертичное оледенение, степень дренированности (Волков, 1996; Громцев, 2008; Ильчуков, 2010а). Для Республики Коми разработаны две обзорные карты ландшафтов: А.Г. Исаченко (Атлас Коми АССР, 1964), И.В. Забоева с соавторами (Атлас Республики Коми, 2011). Это карты «видовых групп ландшафтов» А.Г. Исаченко, построенные по зонально-типологическому принципу. Однако они выделены лишь по признакам рельефа, его генезиса, а также состава четвертичных отложений и положения относительно ландшафтной подзоны. В этом случае ландшафт может на-

зываются, например, как среднетаежные моренные равнины. В результате для Республики Коми было выделено 32 типа ландшафтов, а для территории Печоро-Илычского заповедника всего 6 (рис. 1).

Более подробная классификация ландшафтов этого региона была разработана С.В. Ильчуковым (2010а). В ней при выделении ландшафтов использовалось 11 критериев. Это тектоническое строение, геологическая история, геоморфологическое строение и современный рельеф, почвообразующие породы, природные зоны и подзоны, физико-географическое районирование, четвертичное оледенение, четвертичные отложения, степень дренированности, тип растительности, высотная поясность. Кроме того для каждого ландшафта указана его площадь и число географических местностей. За основу создания ландшафтной карты были приняты особенности тектонического строения территории и рельеф. Всего на территории Республики Коми было выделено 1206 ландшафтов (рис. 2). Из них на территории Печоро-Илычского заповедника расположено 190 типов (Ильчуков, 2010б).

В зависимости от высоты местности все ландшафты подразделяются на два класса — равнинные и горные. Они принципиально отличаются друг от друга (Черных, Булатов, 2002). В горах с высотой возрастает интенсивность солнечной радиации, уменьшается температура воздуха и увеличивается количество осадков. В среднем на каждые 100 м поднятия местности температура воздуха уменьшается на 0,5–0,6 °С, а количество осадков во влажных районах увеличивается от 45–50 до 70 мм (Алисов, 1956; Гвоздецкий, Поликарпов и др., 1986; Голубчиков, 1987; Körner, 2003). Различия в тепло- и влагообеспеченности (гидротермическом режиме), которые наблюдаются с высотой, приводят к формированию в горах высотной поясности (Исаченко, 1982). Каждому высотному поясу присущ определенный тип растительности, который и позволяет идентифицировать границы пояса. Количество горных высотных поясов в каждой горной системе и их высотное положение в основных чертах определяются ши-



Рис. 1. Часть ландшафтной карты Республики Коми (Атлас Республики Коми, 2011).

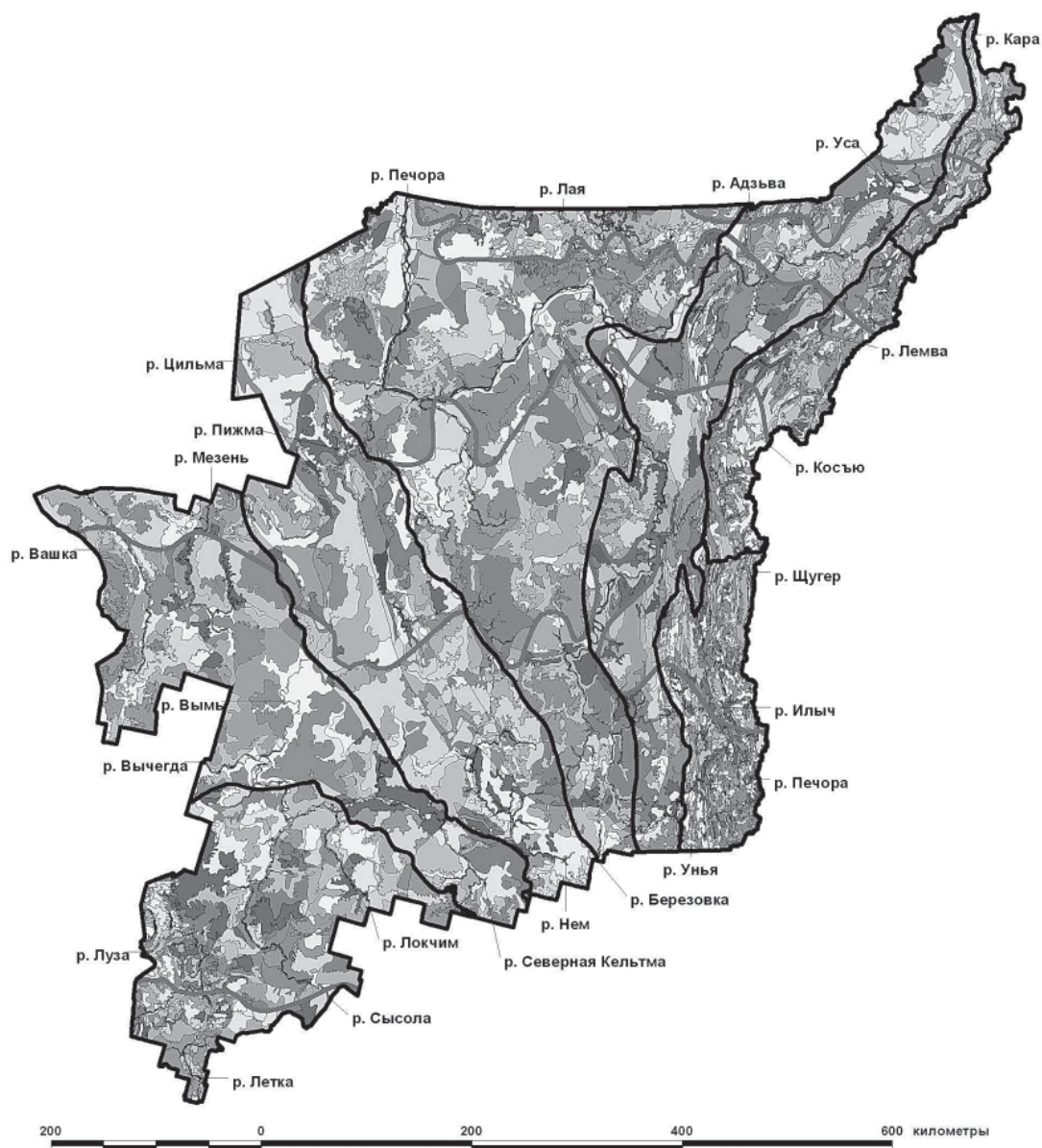


Рис. 2. Ландшафтная карта Республики Коми (Ильчуков, 2010а).

ротой места, удаленностью от океанов и морей, климатом и высотой гор (Гвоздецкий, 1979; Назимова и др., 1987; Темботов, 1998). П.Л. Горчаковский (1966, 1975) выделяет на Северном Урале четыре высотных пояса: горнолесной, подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных гольцовых пустынь.

Однако само понятие «горный ландшафт» вызывает различные споры, что связано с высотной поясностью. Согласно одной точки зрения высотные пояса считаются морфологическими частями ландшафта (Геренчук, 1963; Исаченко, 1963). Большинство же исследователей выделяют высотный пояс в самостоятельную ландшафтную единицу (Гвоздецкий, 1972, 1985; Макунина, 1974; Авессаломова и др., 2002 и др.). Это было сделано и С.В. Ильчуковым (2010) при выделении ландшафтов на территории Республики Коми.

На равнинах вертикальная поясность отсутствует, а изменения природных компонентов связаны с широтой и происходят они через значительные расстояния. Между равнинными и горными ландшафтами расположены предгорные ландшафты. В них начинает проявляться высотная поясность, и одновременно хорошо прослеживаются зональные свойства ландшафтов. В предгорных ландшафтах сочетаются характерные особенности ландшафтов гор и равнин, поэтому они нередко рассматриваются как экотоны (Николаев, 1994) или как барьерные ландшафты (Максютов, 1981). К барьерным ландшафтам (благодаря меридиональному расположению хребтов) относятся предгорные геосистемы Урала, они находятся под воздействием барьерного эффекта гор, поэтому получают значительное количество осадков. Единое мнение о статусе природно-территориальных комплексов, граничащих с горными системами, отсутствует. Они выделяются либо как подкласс горных ландшафтов (Барышников, Барышникова, 2012), либо как подкласс равнинных ландшафтов (Черных, Булатов, 2002), либо в качестве самостоятельного класса (Милюков, 1978; Максюттов, 1981).

Ландшафт представляет собой низшую ступень в системе физико-географического районирования. Объединения ландшафтов образуют региональные единства более высоких рангов — ландшафтный район, округ, провинция, область, страна (Физико-географическое районирование ..., 1968; Федина, 1981; Михайлов, 1985; Исаченко, 1991). На этом уровне основной единицей районирования является ландшафтная провинция, которая представляет собой часть какой-либо подзоны, обычно совпадающей с крупными структурами рельефа (морфоструктурами). Внутри провинций выделяются ландшафтные районы — территории, однородные по своему происхождению, геологическому строению, обладающие общим климатом, общим типом рельефа и характеризующиеся определенным соотношением почвенных типов и растительных сообществ.

Уже первые исследователи обратили внимание на ландшафтную неоднородность территории Печоро-Илычского заповедника. Они выделяли равнинную, предгорную и горную части заповедника, отличающиеся рельефом, подстилающими породами, климатом и растительностью (Шенников, 1923; Варсанофьева, 1932; Чернов, 1940; Леонтьев, 1963). В первой работе по физико-географическому районированию Республики Коми им был присвоен статус провинций и подпровинций (Атлас Коми АССР, 1964). На территории равнинной части Республики Коми было выделено 12 провинций и 81 ландшафтный район, а в горной части — 6 провинций. При этом равнинная часть территории Печоро-Илычского заповедника была отнесена к Печорской среднетаежной провинции (в пределах Печорской области Русской равнины), остальная часть к среднетаежной провинции Северного Урала с выделением предгорной и горной частей (рис. 3). В последующих работах по физико-географическому районированию Урала и прилегающих равнин эта схема в целом сохранялась (Прокаев, 1983; Урал и Приуралье, 1968; Макунина, 1974; Шакиров, 2011; Чибилев, Чибилев, 2012). Но западная предгорная, горная и восточная предгорная части в них выделяются уже в ранге са-

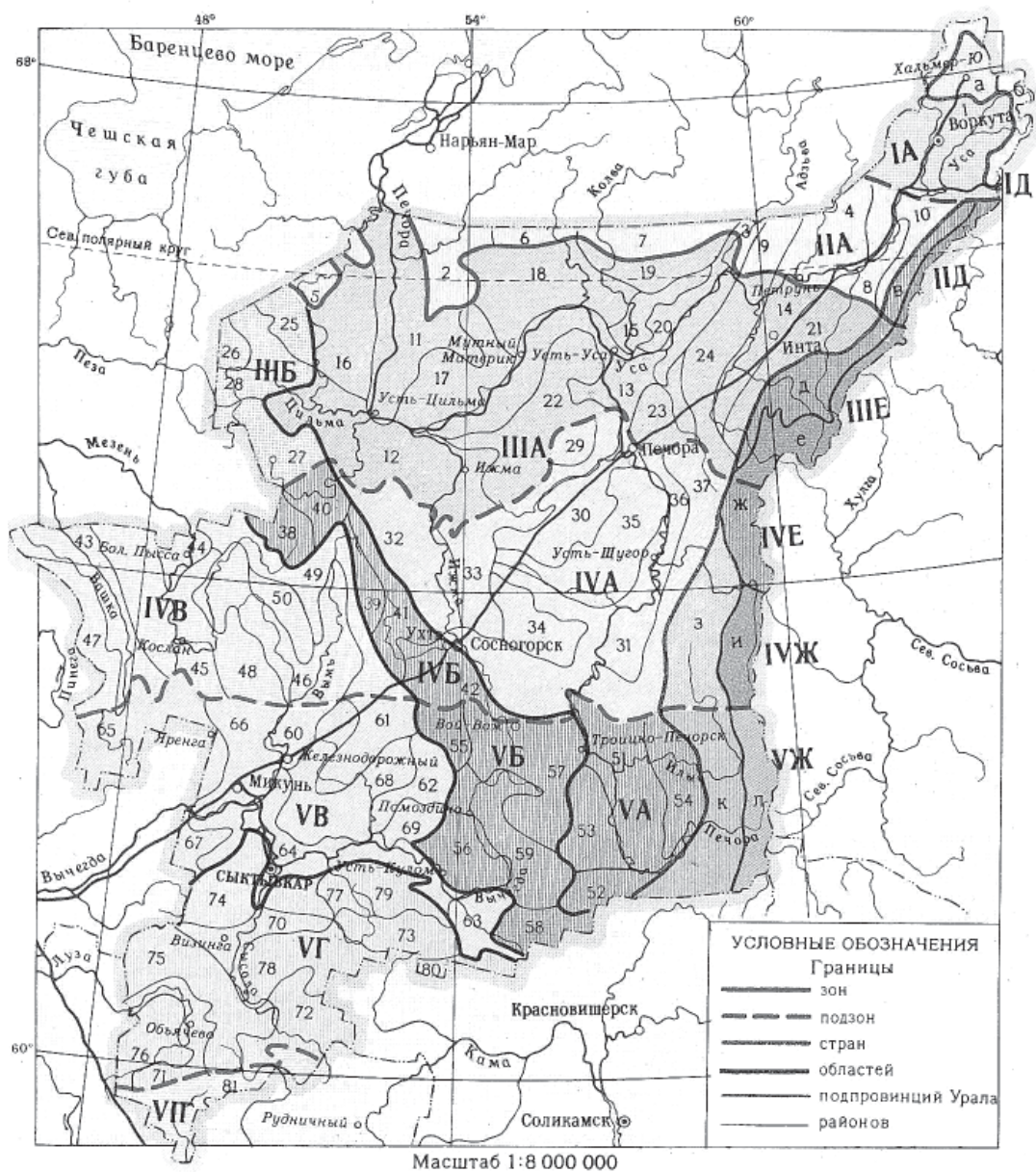


Рис. 3. Физико-географическое (ландшафтное) районирование Республики Коми (Атлас Коми АССР, 1964).

мостоятельных физико-географических провинций. Ниже рассмотрим характеристики отдельных провинций и районов Печоро-Илычского заповедника, в которых проводились многолетние стационарные исследования мелких млекопитающих.

Равнинный район. Положение в системе единиц физико-географического районирования: Печорская среднетаежная провинция (Атлас ..., 1964; Урал и Приуралье, 1968) в составе Русской равнины, Печоро-Камская провинция с припечорским ландшафтным округом в составе Уральской горной страны (Шакиров, 2011).

Данная территория лежит в пределах Припечорской низменности, которая представляет собой огромную покатую к северу равнину. Она отличается низкими высотами, не превышающими 150–175 м над уровнем моря и большим однообразием рельефа. Лишь редкие невысокие холмы и гривы придают местности слабоволнистый характер. Однообразный равнинный характер обусловлен погребением неровностей рельефа древней равнины огромной толщей четвертичных ледниковых наносов, мощность которых достигает 100–150 м. Эти толщи представляют собой флювиогляциальные пески, которые остались на территории после таяния и отступления последнего (валдайского) ледникового покрова (Варсановьева, 1940). Особенностью рельефа данного района является слабое развитие первых двух речных террас, в результате чего пойма реки в этом районе слабо выражена (Самбук, 1936; Чернов, 1940).

Среднегодовая температура воздуха в равнинной части заповедника составляет $-0,6$ °С. За год здесь выпадает 635 мм осадков. Большая часть их приходится на лето и в начало осени в виде дождей. Начало зимы, совпадающее со сроками образования устойчивого снежного покрова, приходится на 24 октября (Тертица, 2015). Снег лежит в среднем в течение 200 дней (Теплова, 2010). Средняя температура января составляет $-17,6$ °С. Высота снежного покрова достигает на равнине в среднем 80,6 см. Средняя дата наступления весны (установление средней суточной температуры воздуха выше 0°) приходится на 13 апреля. На открытых местах снег сходит в окрестностях Якши 4 мая, а в ельниках он лежит до 19 мая. Лето начинается в равнинной части заповедника 4 июня, когда среднесуточные температуры воздуха устойчиво переходят рубеж $+10$ °С. Оно относительно короткое, гораздо меньше его календарных сроков. Средняя температура июля составляет $+16,5$ °С. Осенние утренние заморозки начинаются с середины третьей декады августа (25 августа). Начало осени приходится на 3 сентября (Бобрецов, Теплова, 2000).

На песчаных почвообразующих породах формируются железистые подзолы и болотно-подзолистые иллювиально-гумусовые почвы (Константинова, 1980; Почвы ..., 2013). Последние образуются в результате застаивания атмосферных осадков в понижениях рельефа.

Растительность равнинного района характеризуется господством сосновых лесов (85,9%), массивы которых перемежаются с болотами (рис. 4). Такое чередование растительных группировок — характерная черта Припечорской низменности (Корчагин, 1940; Василевич, Бибилова, 1980). Ельники занимают здесь незначительные площади (11,2%) и расположены в основном в долинах рек. Среди сосновых лесов преобладают лишайниковые и лишайниково-зеленомошные типы. На их долю приходится 43% лесопокрытой площади, занятой сосняками. Зеленомошные боры составляют 35,1%. Относительно высока доля заболоченных сосняков — 21,8%. Широкое развитие болот обусловлено равнинным характером территории, значительным количеством осадков, а также структурой подзолистых почв (Боч, Оленская, 1980).

Среди ельников наибольший удельный вес приходится на травяные типы (более 60%). Однако они занимают в абсолютном значении очень незначительные площади, да и к тому же расположены далеко друг от друга. Ельники зеленомошные составляют лишь 33,5% от общей площади темнохвойных лесов.

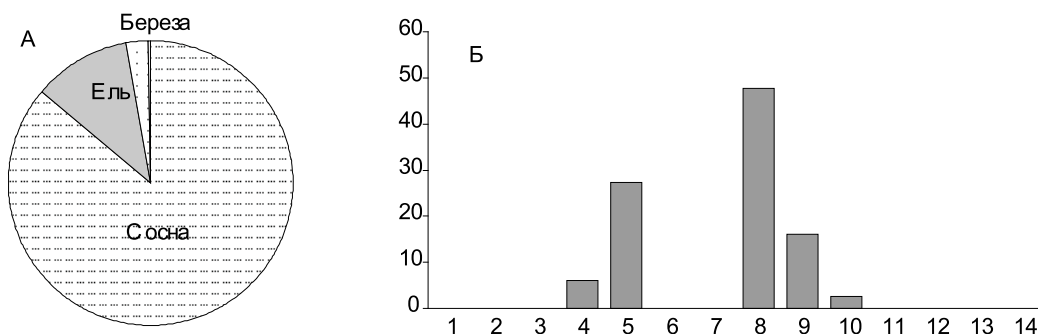


Рис. 4. Распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам (А) и соотношение типов ельников (Б) в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника. Типы леса: 1 — горный; 2 — лишайниковый; 3 — брусничный; 4 — кисличный; 5 — черничный; 6 — папоротниково-черничный; 7 — травяной; 8 — приручейниковый; 9 — долгомошный; 10 — багульниковый; 11 — осоко-хвощевый; 12 — сфагново-травяной; 13 — осоко-сфагновый; 14 — сфагновый.

Ландшафтное разнообразие (по материалам С.В. Ильчукова, 2010а,б): число типов ландшафтов — 29, средняя площадь ландшафта — 503,4 (9–2677) км², доля типов ландшафтов с площадью более 100 км² — 96,7%. Преобладающие типы ландшафтов: 1) пластово-денудационные ярусные, водно- и озерно-ледниковые песчаные равнины с сосновыми лесами на болотно-подзолистых почвах; 2) пластово-денудационные ярусные, водно-ледниковые песчаные низменные равнины с сосновыми лесами на подзолистых почвах.

Предгорный район. Положение в системе единиц физико-географического районирования: предгорная подпровинция с предгорной среднетаежной тайгой (Атлас ..., 1964), Печорское Предуралье (Макунина, 1974), Щугоро-Вишерская провинция западных предгорий (Прокаев, 1983), Западно-Североуральская провинция (Чибилев, Чибилев, 2012), Ильчско-Вишерская провинция с Шежымизским ландшафтным районом (Шакиров, 2011).

Западная часть района представляет собой относительно выровненную равнину. Приподнятая на 220–250 м над уровнем моря, она имеет общий уклон к западу, которому и следуют главные реки этого края — Печора и Илыч. В восточной части увалистой полосы расположены две, вытянутые в меридиональном направлении, крупные гряды (пармы). Они поднимаются в местах развития плотных кварцевых песчаников. Западная гряда, которая носит название Высокой Пармы, поднимается на 300–350 м над ур. м. Она целиком покрыта лесом. Восточная гряда находится рядом с Уральским хребтом. Отдельные ее вершины практически ничем не отличаются от горных безлесных вершин. Самая высокая из них (Шежымиз) поднимается на 857,4 м над ур. м. Между ними располагаются широкие низины, совпадающие с областями развития девонских и силурийских известняков и вытянутые также с севера на юг (Варсановьева, 1940).

Среднегодовая температура воздуха в западной части предгорного района достигает –1,1 °С. В целом годовой ход показателей температуры воздуха по месяцам в предго-

рье очень близок к таковому в равнинном районе. Однако близость Уральского хребта сильнее сказывается на увлажнении территории. За год в окрестностях дер. Усть-Унья выпадает 704 мм осадков. В типично предгорном районе их количество возрастает до 800 мм.

Зима здесь более продолжительная. В окрестностях кордона Шежым-Печорский снег покрывает землю в среднем 16 октября, что на семь дней раньше, чем в окрестностях Якши. Увеличивается пребывание территории района под снежным покровом. Средняя высота снега в окрестностях кордона Шежым-Печорский составляет 105 см, при максимуме 131 см. Наступление весны в предгорном районе приходится в среднем на 17 апреля. Для района в целом характерна некоторая растянутость в сроках весеннего периода. Снег здесь сходит позднее. Средняя дата этого явления на Шежым-Печорском приходится на 13 мая, а севернее — на кордоне Усть-Ляга — на 17 мая. В темнохвойных лесах снег залеживается до 4 июня. Весной в этой части заповедника часты возвраты холодов. Лето начинается в предгорном районе заповедника позднее, чем на равнине. Если взять за начало лета такой фенологический индикатор как начало цветения шиповника, то эти различия между районами будут составлять неделю. Уже с середины августа по утрам становится прохладно, температура часто опускается до +5 °С. В третьей декаде этого месяца обычны заморозки на почве.

В предгорном районе наибольшее распространение получили типы почв, которые в равнинном районе имеют очень небольшие ареалы, или вообще в нем не встречаются. К ним относятся широко распространенные здесь горно-лесные подзолистые иллювиально-гумусовые почвы и буроземы (Бовкунов и др., 2010; Почвы ..., 2013). Локально встречаются довольно большие пятна дерново-карбонатных почв. В хорошо развитых поймах рек представлены аллювиальные (пойменные) почвы (Забоева и др., 1972).

Предгорный район — царство темнохвойной тайги. Еловые леса здесь занимают 76% территории (рис. 5). Древесный ярус предгорных лесов, как впрочем, и горных, сложен из нескольких пород: ели, пихты, кедра и березы. Лишь в сравнительно редких случаях встречаются чистые насаждения, состоящие из какой-либо одной породы. Эти леса являются своеобразными форпостами сибирской темнохвойной полидоминантной тайги. Их отличительной чертой является господство сибирских видов в древостое и заметное участие этой группы растений в нижних ярусах наряду с широким распространением европейских видов, концентрирующихся в основном в травяном покрове и отчасти в подлеске (Карпенко, 1980). Для лесов предгорий Северного Урала характерно развитие мощного мохового покрова, повышенная роль трав по сравнению с кустарничками и распространение своеобразных папоротниковых лесов (по склонам гряд). Мощность мохового покрова, состоящего из обычных зеленых лесных мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista castrensis*, *Polytrichum commune* и др.), достигает здесь 30–40 см. Такая «гипертрофия» мохового покрова в лесах является следствием высокой влажности на западных склонах Северного Урала и первобытности (девственности) самой тайги (Корчагин, 1940). Большие площади заняты вторичными мелколиственными лесами, главным образом березняками (15,9%), которые имеют здесь пирогенное происхождение.

Большую роль в распределении типов леса играет рельеф. Хорошо дренируемые склоны увалов с богатыми почвами покрыты папоротниковыми лесами нередко с преобладанием пихты (Дегтева, Дубровский, 2014). Среди ельников их доля в районе предгорного стационара достигает 18%. В понижениях между грядами широко распро-

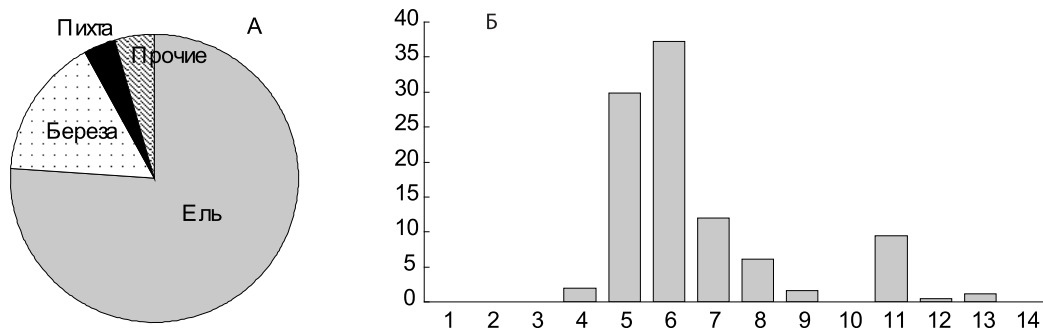


Рис. 5. Распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам (А) и соотношение типов ельников (Б) в припечорской части предгорного района Печоро-Илычского заповедника. 1–14 — типы леса (см. на рис. 4).

странены зеленомошные (25%), долгомошные (23,5%) и заболоченные (13,4%) типы лесов. На сопредельной территории в бассейне реки Уньи большие площади занимают долгомошные типы ельников (Пахучий, 1999). К поймам рек приурочены ельники травяные (12%), для которых характерна комплексность в строении их растительного покрова (Дегтева, Непомилуева, 1997), и луга.

Ландшафтное разнообразие (по материалам С.В. Ильчукова, 2010а,б): число типов ландшафтов — 84, средняя площадь ландшафта — 32,7 (1–196) км², доля типов ландшафтов с площадью более 100 км² — 35,7%. Преобладающие типы ландшафтов в районе предгорного стационара: цокольные тектонико-денудационные возвышенные и пенеппенизированные равнины с еловыми лесами на подзолистых и горно-лесных подзолистых почвах.

Горный район. Положение в системе единиц физико-географического районирования: горная подпровинция (Атлас ..., 1964), Центрально-Североуральская область (Урал и Приуралье, 1968), Ишеримско-Косьвинская провинция (Макунина, 1974), Среднегорная провинция Северного Урала (Прокаев, 1981), Центрально-Североуральская провинция (Чибилев, Чибилев, 2012), Тэльпозиз-Косьвинская провинция с Мань-пупунерским ландшафтным районом (Шакиров, 2011).

Северный Урал относится к так называемым сибиретипным горам (Уфимцев, 2007). Для них характерны пологовыпуклые широкие безлесные вершины (гольцы). На территории заповедника они разделены глубокими продольными и поперечными долинами, по которым протекают речки и ручьи. Эти вершины сложены из массивных кристаллических пород и метаморфических сланцев докембрийского и кембрийского возраста. Преобладающая высота их составляет 750–850 м, отдельные вершины лишь незначительно превышают 1000 м. Тем не менее, в пределах заповедника отчетливо выделяется несколько горных цепей (Варсанофьева, 1940).

В южной половине горного района их две. Наиболее протяженная и самая восточная из них носит название Коренного Поясового Камня. Она начинается на севере за пределами заповедника, а от истока Ыджыд-Ляги прослеживается по всей восточной

границе. Этот хребет слагают на севере такие горы как Яныквотнер, Маньквотнер. Далее на юг тянется собственно Поясовый хребет, на беслесной поверхности которого поднимаются отдельные куполообразные вершинки. Западнее его расположен Близский Поясовый камень, который также начинается на севере за пределами заповедника. Он состоит из таких горных вершин как Атертумп, Нейлентумп, Косиз, Маньпунёр, Яныпунер, Койп и Медвежий камень. Две другие горные цепи расположены в северной половине горного района и обрываются на уровне реки Бджид-Ляги. Они по характеру рельефа и геологическому строению не представляют собой такой целостной и единой группы, как две предыдущие. Западная от Близского Камня гряда получила название Центральной полосы возвышенностей. К ней относятся гранитные массивы Турыньянёр, Липканёр, Макариз, хребет Маньхамбо, Неримиз, Сотчемельиз и заканчивается она на юге горой Торрепорреиз. На западе расположена небольшая горная цепь — Западный хребет, которая состоит из ряда высоких кварцитовых вершин. На севере заповедника она начинается самым высоким массивом Кожымиз, достигающим высоты 1195,4 м над ур. м. В него входят также Кычелиз, Тумбализ, Шукаельиз и невысокая гора Парусиз.

В целом этот ландшафтный район выделяется низкими температурами воздуха, коротким теплым периодом и высокой влажностью. Среднегодовая температура воздуха на севере района составляет -4°C (Объяснительная записка ..., 1979). Суммарное количество осадков достигает здесь 1000 мм (Атлас ..., 1997). Зима в горах длится на двадцать дней больше, чем в равнинном районе. В некоторые годы уже в середине сентября вершины гор покрываются снегом. Средняя температура воздуха января составляет $-21,1^{\circ}\text{C}$. Западные ветры приносят обильные осадки в виде снега. Однако он залегает по территории неравномерно. На вершинах гор снега мало, оттуда он сдувается и накапливается в подгольцовом поясе, где высота снежного покрова в конце зимы часто превышает 2 м. Весна наступает в северной половине горного района на 15 дней позднее (29 апреля), чем на равнине. В это время года в горах резко повышается солнечная радиация. Поэтому, несмотря на относительно прохладную погоду (в среднем $+2,3^{\circ}\text{C}$ в мае), снег на вершинах, а также на открытых лугах в подгольцовом поясе, довольно быстро тает. Остаются лишь снежники на теневой стороне вершин. Они полностью исчезают лишь к концу июня. Однако в горных лесах снег лежит до начала июня. На летний период приходится всего 17% времени от всего года. Для сравнения этот период занимает на равнине 27%. Среднемесячная температура июля составляет $+14,7^{\circ}\text{C}$. Сумма осадков постепенно возрастает в течение лета. Осень в горах наступает быстро. Уже с середины августа по ночам здесь становится очень прохладно. На березах появляются «флаги» — отдельные ветки с желтыми листьями. В третьей декаде августа часты заморозки, из-за чего высокие травы полегают на землю. Осень — самый дождливый месяц в горном районе. За сентябрь—октябрь выпадает 25% годовой нормы осадков. Устойчивый снежный покров образуется в среднем 8 октября.

Для каждого горного пояса характерны определенные типы почв. В нижней и средней части лесного пояса развиты горно-лесные иллювиально-гумусовые и иллювиально-железистые подзолы. В верхней части этого пояса под высокотравными лесами формируются буроземы (Почвы ..., 2013; Семиколенных и др., 2013). В подгольцовом поясе распространены подбуры (горно-редколесные иллювиально-гумусовые оподзоленные почвы), дерново-подбуры и дерново-подзолы, а также горно-лесные торфянисто-дерновые иллювиально-гумусовые оподзоленные почвы (Почвы ..., 2013). На

плоских горных вершинах формируются горно-тундровые и иллювиально-гумусовые оподзоленные и горно-тундровые глеевые (криогенные) почвы.

Характерной особенностью растительного покрова горного района является его вертикальная (высотная) поясность. Горно-таежные леса покрывают горы от их подножий в среднем до высоты 550 м. В общей сложности их площадь составляет 72,4%. В горных лесах уменьшается степень покрытия и мощность мохового покрова, существенно возрастает роль трав. С высотой в горах изменяется состав древостоя. Обычно нижние и средние склоны гор покрыты еловыми лесами с примесью пихты, березы и кедра. Доля ели в горном районе в целом заметно снижается по сравнению с предгорным районом. В целом леса с преобладанием в древостоях пихты занимают 25,5% лесопокрываемой площади (рис. 6). Ее доля в насаждениях значительно увеличивается с высотой. В верхней части горно-лесного пояса с отметки высот от 400 до 550 м над ур. м. в растительном покрове начинают господствовать пихтовые леса, которые особенно выражены в южной половине горного района (Дегтева, 1997). Изменяется и типологическая структура лесов. В нижней части пояса преобладают зеленомошные типы (в целом они составляют около 39,5% от площади темнохвойных лесов), выше они сменяются травяными лесами (Заугольнова и др., 2009; Дегтева, Дубровский, 2014), на долю которых в южной части горного района приходится около 30%. Чаще встречаются папоротниковые, аконитовые и вейниково-таволговые леса. Эти леса по уровню структурного и таксономического разнообразия уникальны для территории Европейского Севера (Смирнова и др., 2011). Горно-лесной пояс на высоте 500–550 м сменяется подгольцовым.

Подгольцовый пояс представляет собой комплекс парковых редкостойных лесов и лугов (Дегтева, 2008). На большей части горного района заповедника парковые леса состоят из пушистой березы или ели и только на самом севере они замещаются лиственничниками. Склоны гольцов покрыты каменистыми россыпями, которые занимают 12,5% площади горного района. Вершины гор и нагорные террасы покрыты горной тундрой. Ее доля составляет 11,6%. Горно-тундровый пояс начинается с высоты

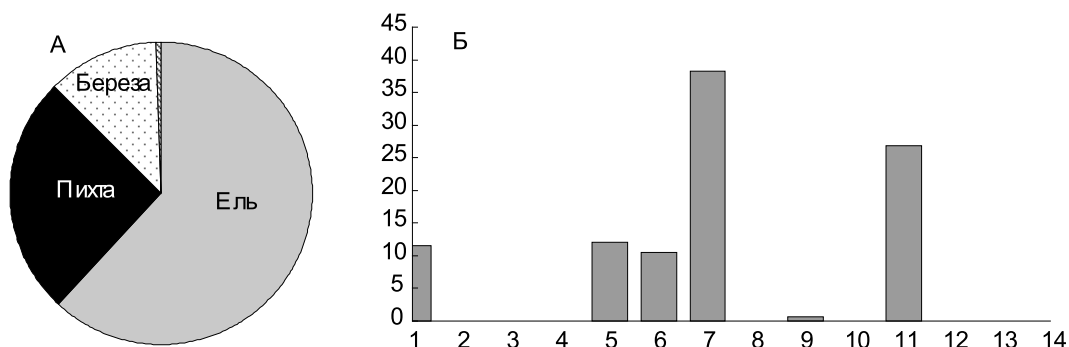


Рис. 6. Распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам (А) и соотношение типов ельников (Б) в горном районе Печоро-Илычского заповедника. 1–14 — типы леса (см. на рис. 4).

600–700 м над ур. м. Широко представлены различные типы тундр — каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые, кустарниково-моховые и травяно-моховые (Горчаковский, 1966; Дубровский, 2007). В зависимости от высоты над уровнем моря, экспозиции склонов преобладает тот или иной тип. Выше тундр обычно лежит уже пояс холодных гольцовых пустынь. В заповеднике он выражен далеко не на всех вершинах гор и представляет собой поля каменных глыб.

Ландшафтное разнообразие (по материалам С.В. Ильчукова, 2010а,б): число типов ландшафтов — 94, средняя площадь ландшафта — 36,3 (1–326) км², доля типов ландшафтов с площадью более 100 км² — 41,1%. Здесь каждому высотному поясу соответствуют определенные типы ландшафтов. Преобладающие типы ландшафтов в районе горного стационара: складчато-денудационные низко- и среднегорные массивы с плосковершинными участками, покрытыми горными лесами, еловым и березовым редколесьем, тундрой и каменистыми россыпями на горно-лесных почвах, буроземах, подбурях и горно-тундровых оподзоленных почвах.

Таким образом, для каждого ландшафтного района характерны специфические типы ландшафтов. Пластово-денудационные ярусные, водно- и озерно-ледниковые песчаные равнины с сосновыми лесами на болотно-подзолистых почвах, например, встречаются только в пределах равнинного района. А распространение денудационно-тектонических возвышенностей с пенеппенизированными участками на плотных карбонатных породах с дерново-карбонатными почвами ограничено только предгорьями Урала. Число типов ландшафтов ограничено на равнине, значительно увеличивается в предгорьях заповедника и достигает максимума в горном районе. В равнинной части отмечены самые значительные по площади ландшафтные контуры: средняя их площадь составляет 503,4 км². Далее к востоку существенно возрастает дробность ландшафтов. Площадь ландшафтных контуров уменьшается до 32,7–36,3 км². Это объясняется тем, что предгорный район, занимая промежуточное положение, граничит с разнообразными природными средами, испытывая их влияние. Кроме того, в значительной степени сказывается и роль рельефа. На увалах формируются зачатки высотной поясности. В горах на увеличении разнообразия типов ландшафтов сказываются максимальные амплитуды высот, что приводит к расчлененности поверхности, существенным экспозиционным различиям и высотной поясности.

Глава 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объем и характеристика материала

Основой для настоящей работы послужили материалы многолетних стационарных исследований (1984–2013 гг.) в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника. В равнинном районе они проводились в окрестностях пос. Якша. В предгорном районе были сосредоточены в окрестностях урочища Гаревка, расположенного в пяти километрах выше кордона Шежым-Печорский. Расстояние между этими двумя стационарами составляет 86 км. В горном районе учеты проводились в юго-западной части горного массива Яныпупунер. Расстояние от Якши до Яныпупунер достигает 120 км.

На каждом стационаре сбор материала проводился в биотопах, которые были широко представлены в данной местности. При этом старались охватить учетами местообитания, приуроченные к разным элементам ландшафта (пойменные, плакорные). На равнине учетные линии ловушек и ловчие канавки были заложены в ельнике зеленомошном прибрежном, ельнике долгомошном плакорном, ельнике травяном в долине реки Печоры и в сосняках лишайниковом и зеленомошном. В предгорьях учетами были охвачены ельник долгомошный (понижения между грядами), ельник зеленомошно-папоротниковый (склоны увалов), ельник высокотравный (пойма реки Печора) и разнотравный луг. В горах учитывалась вертикальная поясность. Учетные линии и ловчие канавки были здесь заложены в горно-лесном (ельник зеленомошно-черничный, пихто-ельники папоротниковый и аконитовый), подгольцовом (березняк травяной, луг) и горно-тундровом (травяно-моховая тундра) поясах.

Отловы мелких млекопитающих проводили в течение каждого лета часто дважды за сезон при помощи разных методов — ловушко-линий, ловчих канавок и мечения (использование живоловок). Было отработано 132640 ловушко-суток и 7194 конусо-суток. Общее количество собранного материала превысило 48 тыс. экземпляров разных видов (табл. 1).

При анализе широко использовали опубликованные данные по мелким млекопитающим Европейского Севера России и северной половины Уральских гор других авторов (рис. 7, табл. 2). Приоритет был отдан многолетним исследованиям, так как демографическая структура видовых популяций и доленое соотношение видов этой группы животных значительно меняется по годам. Применение результатов однолетних учетов может привести к смещенным оценкам (Ануфриев, Пыстин, 1992). Следует отметить, что большая часть публикаций основана на данных, собранных при помощи давилок. При этом нередко использовались разные модификации этого метода. В результате мы не смогли воспользоваться частью опубликованных работ, так как в них отсутствовали оценки обилия животных или они были усредненными за весь летний период, или в них применялись другие модификации методов учета. В этом отношении масштабнос-

тью и полнотой отличались исследования И.Ф. Куприяновой, проведенные в разных районах Европейского Севера. Особенностью ее работ является одновременное использование двух методов учетов — ловушко-линий и ловчих канавок, охват учетами разных местообитаний и что самое важное — сбор материала на каждом стационаре в течение четырех и более лет.

Таблица 1

Объем материала по мелким млекопитающим из разных ландшафтных районов Печоро-Илычского заповедника

Вид	Ландшафтные районы			Итого
	Равнинный	Предгорный	Горный	
Обыкновенная бурозубка	2892	5407	1879	10178
Тундрная бурозубка	41	132	123	296
Средняя бурозубка	1940	3471	553	5964
Малая бурозубка	614	458	173	1245
Равнозубая бурозубка	37	491	691	1219
Крошечная бурозубка	63	12	18	93
Обыкновенная кутора	39	31	40	110
Европейский крот	56	160	265	481
Лесная мышовка	50	469	480	999
Мышь-малютка	3	1	0	4
Красно-серая полевка	8	156	431	595
Рыжая полевка	1929	5168	799	7896
Красная полевка	4141	5653	2299	12093
Лесной лемминг	206	1477	269	1952
Водяная полевка	1	7	478	486
Полевка-экономка	126	1304	376	1806
Темная полевка	848	1269	884	3001
Итого	12933	25666	9758	48357
Количество ловушко-суток	71000	43580	18060	132640
Количество конусо-суток	3644	2598	952	7194

В видовых очерках вместо традиционного родового названия лесных полевок *Clethrionomys* использовали его современный вариант *Myodes*. В настоящее время по этому поводу идет дискуссия (Carleton et al., 2003; Павлинов, 2006; Tesakov et al., 2010; Carleton et al., 2014). Однако этот термин практически вытеснил «старое» родовое название и в работах исследователей из Западной Европы и Северной Америки в последние годы не встречается

Таблица 2

Места исследований мелких млекопитающих на Европейском Севере и Северном Урале

Номер на карте	Место сбора материала	Метод сбора	Автор
Уральская горная страна			
1	Яныпунер (Троицко-Печорский р-н Республики Коми)	давилки канавки	Собственные данные
2	Гаревка (Троицко-Печорский р-н Республики Коми)	давилки канавки	Собственные данные
3	Верховья р. Укью (Троицко-Печорский р-н Республики Коми)	давилки	Тестов, 1983, 1987, 1993
4	Кыбла-Кырта (Троицко-Печорский р-н Республики Коми)	давилки канавки	Калинин, Куприянова, 2010
5	Неройка (Печорский р-н Республики Коми)	канавки	Шарова, 1992; Большаков и др., 1996
6	Сабля (Печорский р-н Республики Коми)	давилки	Турьева, 1977
7	Верховья р. Сыни (Тюменская область)	давилки	Бердюгин, 1992
8	Денежкин Камень (Свердловская область)	давилки	Бердюгин, 1999; Бердюгин и др., 2003
9	Косьвинский Камень (Свердловская область)	давилки канавки	Куликова, Большаков, 1984; Большаков и др., 1996; Бердюгин, 1999
Русская равнина			
10	Якша (Троицко-Печорский р-н Республики Коми)	давилки канавки	Собственные данные
11	Уляшово (Печорский р-н Республики Коми)	давилки канавки	Куприянова, 2009а,б
12	Цильма (Республика Коми)	давилки	Кулик, Никитина, 1960
13	Верховья р. Выми (Княжпогостский р-н Республики Коми)	давилки	Турьева, Балибасов, 1982; Балибасов, 1984
14	Верховья р. Мезени (Удорский р-н Республики Коми)	давилки	Турьева, Балибасов, 1982
15	Ляли (Княжпогостский р-н Республики Коми)	канавки	Ануфриев, Пыстин, 1992, 1994
16	Приозерный (Корткеросский р-н Республики Коми)	давилки	Фауна ..., 1986; Соловьев, 2006
17	Дань (Корткеросский р-н Республики Коми)	давилки канавки	Куприянова, 1987, 1990, 2009; Куприянова, Недосекина, 1983, 1986
18	Нижнее течение р. Очеи (Ленский р-н Архангельской области)	давилки канавки	Колоскова, 1981, 1983
19	Кысса (Лешуконский р-н Архангельской области)	давилки	Собственные данные Губарь и др., 1976;
20	Пинега (Пинежский р-н Архангельской области)	давилки канавки	Куприянова, 2009б; Куприянова, Сивков, 2000; Окулова и др., 2003, 2004
21	Нижняя Тойма (Верхнее-Тоемский р-н Архангельской области)	давилки канавки	Колоскова, 1976, 1981, 1983
22	Раменья (Вельский р-н Архангельской области)	давилки канавки	Куприянова, 1976а,б, 1978а,б, 1980, 1984, 1987; Куприянова, Наумов, 1983
23	Онежский полуостров (Архангельская область)	давилки канавки	Пучковский, 1969а,б; Губарь, 1976
24	Низовья р. Онеги (Архангельская область)	давилки	Королькова, 1977; Корнеева и др., 1984

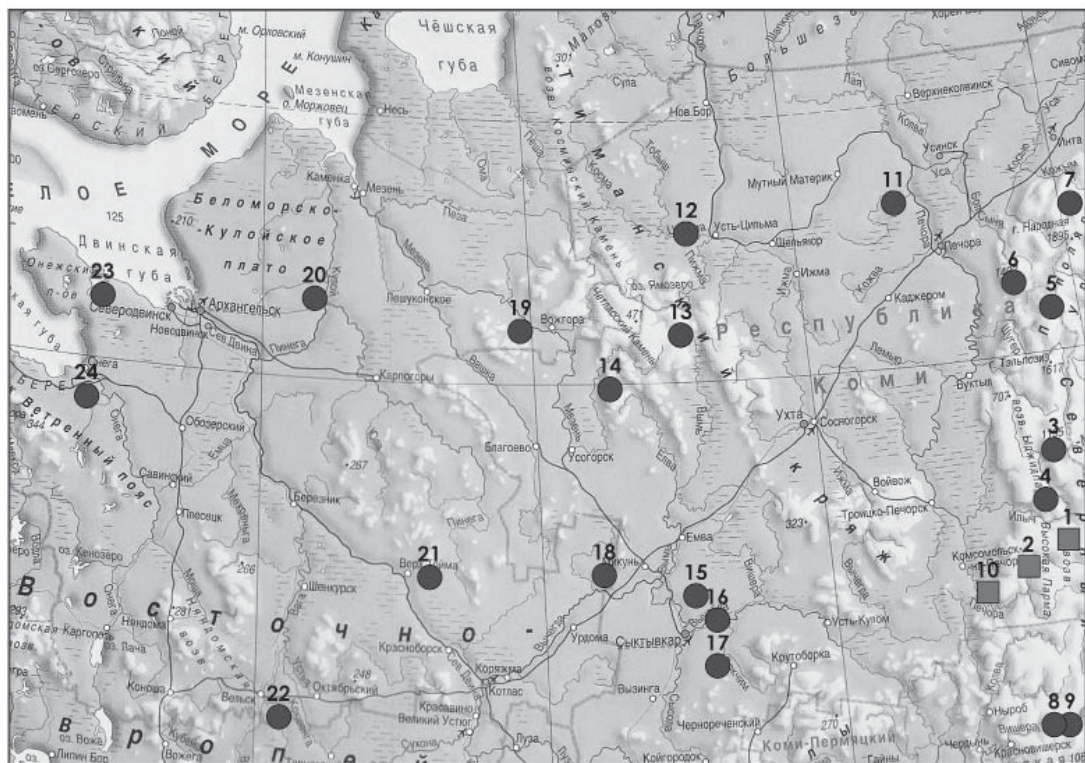


Рис. 7. Расположение стационаров автора и пунктов сбора материалов другими исследователями на Европейском Севере и Северном Урале. Названия точек представлены в таблице 2.

2.2. Методы исследований

Оценка численности. При оценке численности мелких млекопитающих использовали два традиционных метода относительных учетов — ловушко-линии и ловчие канавки, которые уже давно и широко используются в работе исследователей (Формозов, 1937; Юргенсон, 1939; Кучерук, 1952; Наумов, 1955а; Попов, 1967; Hansson, 1967; Barnett, Dutton, 1995; Карасева, Телицина, 1996 и др.). Эти методы позволяют получить индексы обилия, используя которые, по мнению Г. Коли (1979), можно подступиться к решению большинства экологических проблем. Считается, что они пропорционально отражают обилие животных (Slade, Blair, 2000). Однако применение индексов имеет свои ограничения и сложности (McKelvey, Pearson, 2001; Taylor et al., 2011). Кроме того, наличие различных вариантов и модификаций относительных учетов требует в каждом случае детального описания используемых методик, что затрудняет сравнение полученных учетных данных.

Мы использовали ловушки Геро, которые выставляли в линии по 100 штук с интервалом 5 м. Такой интервал между ловушками можно считать наиболее оптимальным для учетов мелких млекопитающих в лесных сообществах с большим числом убежищ (Кучерук, 1952; Карасева, Телицина, 1996), он наиболее близок к расчетным данным (Pelikan et al., 1975). Приманкой служили корочки ржаного хлеба размером 1–1,5 см³, смоченные растительным маслом. Ловушки проверяли ежедневно в утренние часы. После сильного дождя хлебную приманку полностью меняли. Каждая линия ловушек работала 4–5 суток. Такая длительность отлова позволяет более полно выявить видовой состав (Марин, 1982; Zukal, Gaisler, 1992), чем при 1–2-суточных учетах, и избежать нежелательных эффектов, связанных с влиянием погоды (Barnett, Dutton, 1995) и с избирательностью отлова разных демографических групп животных (Лукьянов, Садыков, 1983; Бернштейн и др., 1995; Burger et al., 2009). Экспериментальные многосуточные отловы показали, что кривые вылова обычно резко падают на 4–5-е сутки (Лукьянов, 1988а), что связано с изъятием за этот период оседлой части населения. По данным английских исследователей (Redpath et al., 1995), отлов в течение 5 суток обеспечивал наилучшую информацию для расчета плотности темной полевки. В результате за время одного учета в одном биотопе обрабатывалось 400–500 ловушко-суток, что является достаточным уровнем для получения достоверных данных (Кучерук, 1952). За единицу учета принималось число зверьков, отловленных в пересчете на 100 ловушко-суток. Следует все-таки отметить, что, несмотря на широкое применение данного метода, некоторые исследователи (Bujalska, 1989) делают вывод о его некорректности для оценки популяционных параметров, так как ловушки непропорционально часто посещают более подвижные взрослые животные.

Из ловчих канавок использовали траншеи стандартной протяженности (Кучерук, 1963; Сообщества ..., 1978; Емельянова, 1988), предложенные в свое время Н.П. Наумовым (1955а). Длина их составляет 50 м, ширина 20 см, а глубина до 25 см. На дно каждой канавки вкапывали 5 конусов, расположенных на расстоянии 10 м друг от друга. Высота конусов достигала 40–50 см. Они на одну треть заливались водой, что способствовало сохранности зверьков. Канавки открывали в конце июля – августе на 10–15 дней. В качестве показателя относительной численности при отловах в канавки используют два индекса — число животных, отловленных за 10 суток работы канавки, и число зверьков на 100 конусо-суток.

В первом случае применение зоологами различных модификаций ловчих канавок (их длина по литературным данным равнялась 20, 30 и 50 м) делает несопоставимыми полученные данные. С 1992 по 2001 г. в окрестностях Якши в одном местообитании работало две канавки, протяженностью 50 и 30 м. Индекс суммарного обилия мелких млекопитающих за эти годы для первой канавки составил 45,7 экз., для второй — 37,5 экз. на 10 канавко-суток. Для доминирующей здесь обыкновенной бурозубки они составляли, соответственно, 23,0 и 12,1 экз. В переводе на другой показатель (на 100 конусо-суток) суммарные индексы соответствовали 91,4 и 120,0 экз., а показатели по обыкновенной бурозубке — 46,0 и 38,7 экз. на 100 конусо-суток. Этот пример показывает, что значения такого индекса как число экз. на 10 канавко-суток зависит от протяженности ловчей канавки, поэтому сравнение данных, собранных разными по длине канавками, приводит к ошибкам. Избежать этого можно, используя другую единицу учета — число экземпляров на 100 конусо-суток (далее экз. на 100 кон.-сут).

Разные методы относительных учетов имеют свои преимущества и недостатки (Sibbald et al., 2006). Известно, что метод ловушко-линий далеко не всегда отражает реальную численность мелких млекопитающих (Кучерук, 1952; Бородин, 1966; Brown, 1967; Chelkowska, 1967; Pucek, 1969; Юдин и др., 1979; Pankakoski, 1979; Шапова, 1980; Стариков, Кузякин, 1983; Чернышев и др., 1986; Ельшин, 1988; Zukal, Gaisler, 1992; Большаков и др., 1996). Это было показано не только для палеарктических видов, но и для неарктических грызунов и землероек (Williams, Braun, 1983; Kirkland et al., 1998). Различия связаны с избирательностью ловушек, в которые отлавливаются виды, хорошо идущие на приманку, главным образом лесные полевки, тогда как землеройки и серые полевки явно недоучитываются, а ряд видов в давилки практически не ловится. Но даже из лесных полевков попадает лишь около половины непосредственно соприкасавшихся с ловушками животных (Кучерук и др., 1963). Более того оказалось, что попадаемость в давилки одних и тех же видов лесных полевков в разных регионах различается (Окулова, Тупикова, 1998).

Сравнительный анализ эффективности учетов разных методов мы провели на примере предгорного района Печоро-Ильчского заповедника (рис. 8). В давилки ловились в основном лесные полевки (81,1%), тогда как другие виды регистрировались в небольшом числе. В уловах канавками соотношение видов более выровнено, половина сборов приходится на землероек (51,8%), лесные полевки составляют только 21,9%. Интересно отметить, что доля землероек в отловах живоловками в этом районе очень близка и составляет 54,0% (Бобрецов и др., 2005). Применение ловчих канавок позволило установить в заповеднике наличие регулярных вспышек численности лесного лемминга. Доля этого вида в уловах канавками достигает 11,1%, тогда как в давилки он попадает очень редко (0,4%). Соотношение серых полевков, по данным разных методов, оказалось различным: полевка-экономка чаще, чем темная полевка отлавливается в давилки. А вот соотношение фоновых видов лесных полевков и бурозубок между собой было везде сходным. В уловах и давилками и канавками красная полевка преобладала над рыжей, а обыкновенная бурозубка над средней бурозубкой.

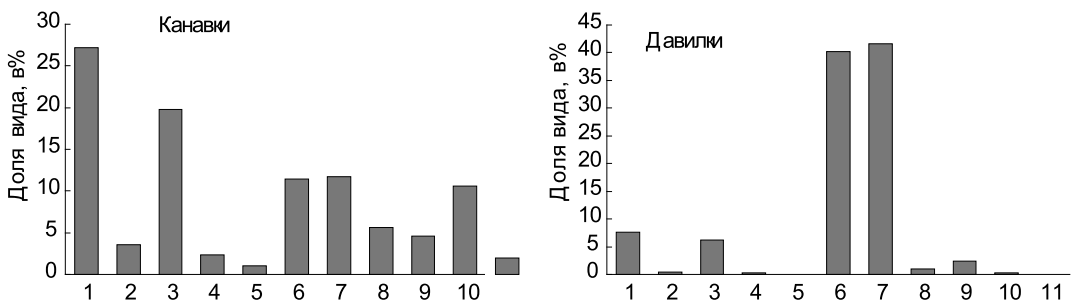


Рис. 8. Соотношение видов мелких млекопитающих по данным отлова в канавки и давилки (на примере предгорного района Печоро-Ильчского заповедника). Виды: 1 — обыкновенная бурозубка; 2 — равнозубая бурозубка; 3 — средняя бурозубка; 4 — малая бурозубка; 5 — крот; 6 — красная полевка; 7 — рыжая полевка; 8 — темная полевка; 9 — полевка-экономка; 10 — лесной лемминг; 11 — лесная мышовка.

Некоторые исследователи считают правомочным использование давилок для учета землероек (Богданов, 1966; Пучковский, 1975; Попов, 1989). Приведенные выше наши материалы в какой-то степени подтверждают этот вывод, по крайней мере, для фоновых видов. Однако во многом данное обстоятельство определяется экологическими особенностями региона. Землеройки-бурозубки чаще идут на хлебную приманку в местообитаниях с низким уровнем кормовых запасов (рис. 9). В равнинном районе заповедника, где кормовые ресурсы обыкновенной бурозубки незначительны, она чаще отлавливается в давилки, хотя ее численность, судя по канавкам, здесь в два раза ниже, чем в других ландшафтных районах. Меньше всего землероек ловится в ловушки в горных лесах, наиболее богатых почвенными беспозвоночными. Канавки же показывают в этом районе самую высокую численность вида. Такая особенность поведения животных по отношению к приманке, по мнению Н.Е. Докучаева (1980), может быть использована в качестве показателя обеспеченности бурозубок животными кормами.

Вместе с тем о закономерностях динамики численности фоновых видов землероек и полевок в Печоро-Илычском заповеднике можно судить как по данным отлова давилками, так и ловчих канавок. Индексы обилия, полученные двумя методами учетов, достоверно коррелируют между собой (рис. 10). Для красной полевки ельника долгомошного предгорного значение рангового коэффициента Спирмена составило $+0,85$ ($t = 8,04$; $p < 0,001$), а для обыкновенной бурозубки ельника травяного — $+0,64$ ($t = 4,07$; $p < 0,001$).

При сравнении разных методов относительных учетов важным остается вопрос о том, насколько полученные индексы отражают реальную численность видов в природе, так как уловы в ловчие канавки зависят не только от численности, но и от степени подвижности животных (Кучерук, 1952; Наумов, 1955; Ермаков, 1981; Щипанов и др., 2003). Считается, что землеройки более подвижны, чем полевки, поэтому высокую долю землероек в уловах канавками можно объяснить поведением этих животных. Наиболее убедительные оценки в этом отношении можно получить при сопоставлении данных относительных учетов с результатами абсолютного вылова на изолированных площадках. Таких работ, к сожалению, немного (Никифоров, 1963; Юдин и др., 1972; Соколов и др., 1974; Ельшин и др., 1988), так как они очень трудоемки. Исследования показали, что и на огороженных площадках значительно преобладают землеройки. В

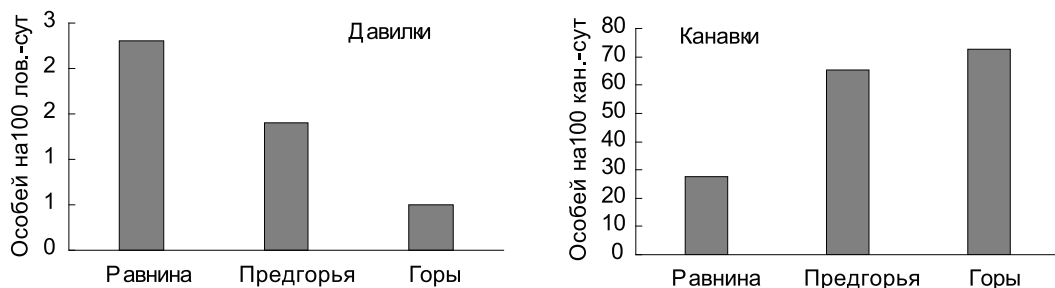


Рис. 9. Попадаемость обыкновенной бурозубки в давилки и ловчие канавки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

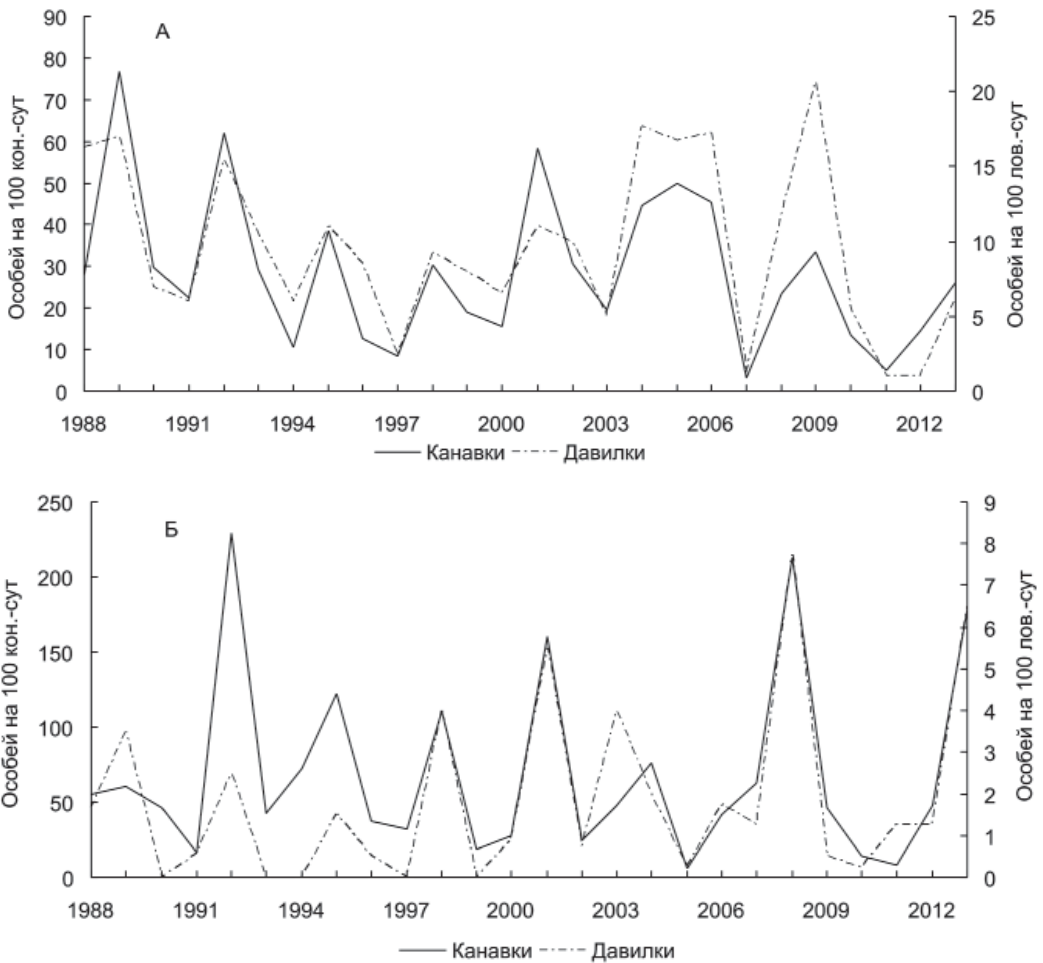


Рис. 10. Динамика численности красной полевки (А) и обыкновенной бурозубки (Б) в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника по отловам в канавки и давилки.

работе Г.А. Соколова с соавторами их доля увеличивалась с 60% в июне до 82% в августе, у С.В. Ельшина с соавторами она составила 72,1% во второй половине лета. Данные значения, таким образом, даже выше показателей, полученных ловчими канавками, что свидетельствует о близости последних к реальным оценкам.

При сопоставлении относительных учетов давилками и канавками следует отметить еще одно обстоятельство, которое необходимо учитывать при анализе демографической структуры популяций. В канавки ловятся преимущественно нерезидентные, а в ловушки — оседлые особи (Моралева, 1992; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003). Как правило, повышенная миграционная активность наблюдается среди молодых животных, тогда как среди оседлой части преобладают перезимовавшие особи (Наумов, 1955; Myers, Krebs, 1971; Лукьянов, 1997). В результате в канавочных уловах преобладают молодые животные, а в уловах в давилках — перезимовавшие (Шарова, 1980; Beacham, Krebs, 1980; Ельшин,

1988 и др.). Более того в канавки среди перезимовавших землероек-бурозубок чаще ловятся самцы, чем самки (Ивантер, 1975; Большаков и др., 1996). Однако общая численность перемещающихся зверьков, по данным А.В. Михеева (2004), в значительной степени определяется ее исходным уровнем: значения коэффициента корреляции составляют в данном случае 0,99. В Печоро-Илычском заповеднике для землероек отмечена достоверная связь между уловами в живоловки и канавки (Щипанов и др., 2010).

Таким образом, выбор метода учета имеет большое значение для решения поставленных задач. В нашем случае численность видов, плохо идущих в давилки, оценивалась по отлову в ловчие канавки. Численность лесных полевок анализировалась также с привлечением учетных данных, собранных при помощи ловушко-линий. Хотя и в этом случае популяционные параметры оказываются смещенными в сторону завышения доли половозрелых животных (Лукьянов, 1988б). Величина такого смещения минимальна в конце сезона размножения. Для получения более полных демографических характеристик использовали материалы обоих методов (Beacham, Krebs, 1980; Maddock, 1992).

При оценке средней численности мелких млекопитающих конкретного района следовали трем правилам. Во-первых, для анализа использовали только многолетние материалы, по крайней мере, ряды не менее трех лет наблюдений в виду большой изменчивости показателей обилия по годам. Во-вторых, годовые оценки обилия получали на основании индексов численности по нескольким биотопам. Если же взять данные только по одному местообитанию, например, самому оптимальному, то эти показатели будут явно завышенными. Например, в обобщающих работах по рыжей полевке (Европейская рыжая полевка, 1981; Ивантер, 2008) для равнинного района Печоро-Илычского заповедника приводится индекс численности данного вида в 6,4 экз., тогда как нами он оценен в 1,3 экз. на 100 лов.-сут. В первом случае оценка была проведена В.П. Тепловым (1960) только по одному местообитанию — ельнику зеленомошному в окрестностях Якши, во втором случае средняя численность определялась по пяти биотопам, среди которых были и пессимальные станции. В-третьих, расчеты индексов обилия вида для района делали на основании годовых показателей численности, а не по числу отловленных животных и количеству отработанных ловушко-суток. В последнем случае получают смещенные оценки, часто занижающие обилие. Поэтому в тех работах, в которых имелись показатели численности по годам и биотопам, мы заново пересчитывали средние индексы, обычно оцененных по общему числу отловленных животных за все годы исследований. При анализе численности мы ограничились лишь северными районами от Фенноскандии до Северного Урала, что позволило выявить закономерности пространственного распределения показателей обилия в широтном и высотном градиенте. Однако при сравнении широко использовали данные по численности видов и по другим территориям.

Биотопическое размещение. Для количественной оценки размещения видов по биотопам использовали два показателя, которые отражают разные стороны его распределения. Первый из них — показатель степени биотопической приуроченности — был предложен Ю.А. Песенко (1982). Он учитывает долю вида в сообществах мелких млекопитающих разных местообитаний и не требует равного объема исследований.

$$F_{ij} = \frac{n_{ij}N - n_iN_j}{n_{ij}N + n_iN_j - 2n_{ij}N_j}, \quad -1 \leq F_{ij} \leq +1$$

где n_{ij} — число особей i -го вида в j -й выборке объемом N_j ; n_i — число его особей во всех сборах объемом N .

В этом случае показатель F_{ij} изменяется от -1 , когда вид отсутствует в данной станции, до $+1$, когда он встречается только здесь. Нулевой показатель свидетельствует о безразличии вида к данному биотопу. Соответственно, значения показателя меньше нуля говорят об избегании видов данного местообитания, а больше нуля — о предпочтении видом данного биотопа.

Этот показатель позволяет более точно определить понятие эври- или стенотопности вида. Такая процедура соотнесения вида к той или иной группе разработана В. Нагловым и И. Загороднюком (2006). Если вид встречается только в одной станции ($+1$) или отдает ей предпочтение ($> +0,7$) при отрицательном или безразличном (близком к нулю) отношении к другим биотопам, то это стенотопный вид. Если показатели приуроченности во всех местообитаниях равны нулю или незначительно от него отклоняются ($\pm 0,3$) в ту или иную сторону, то вид следует отнести к эвритопным. Промежуточное положение занимают виды с широкой экологической валентностью (пластичностью).

Если первый показатель характеризует постоянство обитания вида в конкретном биотопе, то второй — оценивает уровень его устойчивости численности. Такой показатель называется коэффициентом верности биотопу (Ердаков и др., 1978):

$$X = \frac{M_1 - M_2}{\sigma},$$

где M_1 — средняя многолетняя численность вида в данном биотопе, M_2 — средняя многолетняя численность в регионе, σ — среднее квадратичное отклонение для региона.

В этом случае коэффициенты также могут быть положительными и отрицательными. Максимально положительные значения будут иметь характерные и преферентные виды, отрицательные — чуждые для данного местообитания виды. Виды, имеющие положительные значения коэффициентов в нескольких биотопах, либо со значениями близкими к нулю, будут являться индифферентными.

Определение возраста. Последний обзор методов определения возраста млекопитающих (Клевезаль, 2007) показал, что до сих пор при разделении большинства видов мелких млекопитающих на возрастные группы используются старые традиционные приемы. Это обусловлено тем, что разработанный гораздо позже и во многом более результативный метод определения возраста по годовым слоям в тканях зубов и кости (Клевезаль, 1988), пригоден только для млекопитающих, живущих более одного года. Как известно многие виды *Micromammalia* живут около года. Для решения многих задач популяционной биологии этой группы животных достаточно их деления на перезимовавших (взрослых) и одну-две группы прибылых (сеголеток). Однако при выборе возрастных маркеров приходится учитывать видовую специфику.

Возрастными критериями для землероек-бурозубок служат особенности снашивания волосяного покрова на хвосте, степень стертости зубов, форма черепа (Дунаева, 1955; Тупикова, 1964; Пучковский, 1969в; Ивантер, 1975), а также размеры тела. Последний признак в условиях, когда молодые животные практически не участвуют в размножении в совокупности со степенью стертости зубов, является надежным критерием деления животных на перезимовавших и сеголеток. Однако от деления молодых животных на возрастные группы на основании стертости коронок промежуточных зубов (Попов, 1960; Rood, 1965; Викторов, 1967, 1994) мы отказались, так как скорость стирания зубов зависит от состава пищи и сильно меняется по годам (Ивантер, 1975; Pankakoski, 1989).

Возраст лесных полевок устанавливали по степени развития корней зубов (Тупикова и др., 1970; Gustafsson et al., 1982) с учетом принадлежности особи к определенному типу онтогенеза (Оленев, 2009). Было выделено три возрастные группы — прибылые ранних выводков, прибылые поздних выводков и перезимовавшие. Они играют разную роль в функционировании популяции и представляют собой разные функционально-онтогенетические типы (Ивантер, 1975; Оленев, 2002). Как правило, сеголетки первых пометов становятся половозрелыми в год своего рождения, а молодые животные поздних пометов не размножаются.

Для определения возраста некорнезубых полевок (род *Microtus*) использовали комплекс признаков: вес и размеры тела и особенности формы черепа (Башенина, 1953; Ларина, Лапшов, 1974). О возрасте лесного лемминга судили по изменениям конфигурации и пропорций черепа. Эта методика определения возраста была разработана для норвежского лемминга (Кошкина, Халанский, 1961), но сходным образом в процессе старения изменяется череп лесного лемминга. У водяной полевки возрастные группы выделялись по скульптуре черепа и развитию гребней (Пантелеев, 1966; Водяная полевка, 2001).

Лесная мышовка живет дольше других видов мелких млекопитающих. На основании определения возраста по слоистым структурам кости нижней челюсти Э.В. Ивантер (1973) выделил у этого вида пять возрастных групп, из которых четыре группы составляют животные старше одного года. При этом большую часть взрослых зверьков составили особи, родившиеся в прошлом году (80%), т.е. годовики. Именно они и сеголетки преобладают в популяции, поэтому для экологических целей вполне приемлемо выделение двух-трех возрастных групп. Менее трудоемкой, но позволяющей довольно точно выделить такие возрастные классы, является методика определения возраста у этого вида по степени стертости зубов (Цветкова, 1979; Клевезаль и др., 2005).

Размножение. Репродуктивный статус животных определяли по состоянию генеративной системы (Тупикова, 1964). У лесных полевок к половозрелым самцам относили особей, у которых длина семенников равнялась или превышала 8 мм (Воронцов, 1961; Gashwiler, 1977; Рыжая полевка, 1981; Mihok et al., 1985). Хотя следует добавить, что зрелые сперматозоиды регистрировались у некоторых животных Печоро-Ильчского заповедника и при длине в 6,5–7 мм. У неполовозрелых самцов землероек семенники очень малы (около 2 мм), у половозрелых особей они превышают длину 6 мм. При этом у животных разных групп, принимавших участие в репродукции, хорошо выражены семенные пузырьки.

Участие самок в размножении устанавливали по наличию эмбрионов, плацентарных пятен, а также к их числу относили лактирующих и находящихся в тече животных. Плодовитость самок определялась по числу эмбрионов и плацентарных пятен, так как нами не было выявлено достоверных различий между их средними показателями (табл. 3). Плацентарные пятна у грызунов сохраняются до 60 дней и даже более (Свириденко, 1958; Corthum, 1967; Alibhai, 1982; Ермакова, 1984). Для их подсчета матка прессиновалась между двумя предметными стеклами и рассматривалась перед источником света. У землероек видимые визуально плацентарные пятна исчезают очень быстро, уже через пять суток их невозможно определить (Дунаева, 1955).

Таблица 3

Величина выводка у разных видов лесных полевок по числу эмбрионов и плацентарных пятен

Районы	Величина выводка		р
	Эмбрионы	Плацентарные пятна	
Рыжая полевка			
Равнинный район	6,1 ± 0,1 (3–9)	6,3 ± 0,2 (3–9)	> 0,05
Предгорный район	5,9 ± 0,2 (3–9)	6,0 ± 0,2 (3–11)	> 0,05
Горный район	5,8 ± 0,1 (2–9)	5,9 ± 0,1 (2–10)	> 0,05
Красная полевка			
Равнинный район	6,1 ± 0,1 (2–9)	6,0 ± 0,1 (2–11)	> 0,05
Предгорный район	6,6 ± 0,1 (2–10)	6,4 ± 0,1 (2–10)	> 0,05
Горный район	7,0 ± 0,1 (3–10)	7,1 ± 0,1 (4–11)	> 0,05

р — уровень значимости

Методы статистической обработки данных. Для анализа данных и оценки их достоверности широко использовали методы одномерной (Глотов и др., 1982; Зайцев, 1984; Ивантер, Коросов, 2003) и многомерной (Сошникова и др., 1999; Дубров и др., 2000; Пузаченко, 2004) статистики. Многие вычисления проводились с использованием программного пакета Statistica 6.0 for Windows (Боровиков, Боровиков, 1997).

Для выявления связей численности животных с факторами среды применяли непараметрические и параметрические статистические методы. В первом случае широко использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Холлендер, Вульф, 1983), во втором — линейный множественный регрессионный анализ (Ферстер, Ренц, 1983). Регрессионное моделирование, по мнению Окуловой (2001), наилучшим образом подходит для анализа таких связей. Оно с успехом применяется в современных исследованиях динамики популяций (Жигальский, 2002; Кшнясев, 2004 и др.). Для выявления совместного влияния факторов использовали двухфакторный дисперсионный анализ (Плохинский, 1970).

Для анализа структуры временных рядов применялись автокорреляционный и спектральный анализ (Андерсон, 1976). Предварительно была проведена процедура нормализации исходных данных — их логарифмирование, так как распределение годовых показателей численности сильно уклонялось от нормального распределения (соответствие определяли с помощью критерия Колмогорова-Смирнова).

Коррелирование показателей численности ряда между собой при возрастающем временном интервале (лаге) позволяет получить коэффициенты автокорреляции, на основании которых оценивается наличие периодических составляющих. Наглядно их присутствие отображает коррелограмма — график значений корреляции для различных интервалов времени. Значения, превышающие показатели двух стандартных отклонений, и будут указывать на существование циклов определенной длительности.

Использование спектрального анализа предполагает выполнение требования стационарности временного ряда (удаление линейного тренда и т.д.). В модуле «Временные ряды» данная процедура выполняется автоматически. Поиск периодичности осуществлялся при помощи периодограммы (графика зависимости интенсивности колебаний от их частоты). Ярко выраженные пики на соответствующих частотах (в данном случае годах) свидетельствуют о присутствии периодических составляющих определенной длительности. Их значимость проверялась по таблице результатов.

Глава 3.

ЭКОЛОГИЯ ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПЕЧОРО – ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Первые сведения о распространении и экологии мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника были опубликованы в работе «Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника» (Теплов, Теплова, 1947), в которой были приведены результаты инвентаризации этой группы животных за период с 1936 по 1939 г. В ней приводятся неполные данные о численности видов, размножении и структуре популяций. Ценность этой работы заключается в том, что в ней было зафиксировано состояние популяций фоновых видов землероек и полевок на тот период. В 40–50-е годы прошлого века появляются сведения о миграциях мелких млекопитающих — обыкновенной бурузубки (Теплов, 1943) и лесного лемминга (Теплова, 1952), которые были основаны на анализе питания хищных рыб и находках трупов животных по берегам рек. На основании косвенных данных Е.Н. Тепловой была впервые описана вспышка численности лесного лемминга в Предуралье. Одна из публикаций В.П. Теплова (1954) посвящена соотношению полов у млекопитающих, в том числе и у некоторых видов землероек и полевок. В 1960 г. выходит его книга «Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги». Она написана на основе многолетних материалов и содержит подробные сведения о численности и экологии охотничьих видов зверей и включает также очерки по динамике численности мелких млекопитающих. В ней впервые было показано, что изменения численности фоновых видов полевок и землероек в печорской тайге носят циклический характер, а в динамике популяций животных ведущую роль играют погодные и кормовые факторы.

В 80-е годы в северной части горного района заповедника функционировал стационар Института биологии КНЦ УрО РАН, на котором изучалось влияние естественной радиации на состояние популяций мелких млекопитающих. Результатом этих исследований стали публикации Б.В. Тестова (1983, 1987, 1993) по экологической тематике. В них он в частности уже отмечает роль внутренней регуляции в изменении численности красной полевки. Демографические показатели в горной популяции этого вида изменялись в зависимости от фазы цикла.

Многолетние результаты исследований на территории заповедника по мелким млекопитающим за прошлый век были обобщены в книге «Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника» (Бобрецов и др., 2004). В настоящей работе структура видовых очерков изменена. Они существенно дополнены новыми данными и анализом литературы по европейскому Северу и Уралу. Акцент в них был сделан на сравнительном анализе экологических особенностей популяций широко распространенных видов землероек и полевок в ландшафтном градиенте. Поэтому такие редкие виды,

как мышь-малютка и полевка Миддендорфа, обитающие на территории заповедника в каком-то одном ландшафтном районе, в этот анализ не включены. Известно, что пути приспособления мелких млекопитающих к среде обитания отличаются большой сложностью и многообразием (Шварц, 1961; Большаков, 1972; Ивантер, 1975).

3.1. ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА — *SOREX ARANEUS* L.

По характеру своего распространения обыкновенная бурозубка — типичный западный палеаркт (Гуреев, 1979; Юдин, 1989). На Северо-Востоке Русской равнины и на Урале это один из самых обычных видов землероек (Куприянова, Наумов, 1985; Шарова, 1992; Куприянова, 1994). Встречается во всех ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника.

Численность. Обыкновенная бурозубка — самый многочисленный вид среди мелких млекопитающих Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1985), в том числе и Печоро-Ильчского заповедника (Бобрецов, 1992б). Однако показатели ее обилия варьируют в разных регионах (табл. 4). Наиболее заметные различия наблюдаются при сравнении физико-географических стран (Бобрецов, 2011). Самые низкие показатели численности вида на Европейском Севере характерны для Фенноскандии. В разных районах Карелии они колебались от 9,4 до 33,7 экз. и в целом для данного региона составили 16,9 экз. на 100 кон.-сут. (Ивантер, 1975). За 16 лет исследований на Ладожском стационаре показатели учета изменялись от 3,8 до 38,4 (в среднем 15,0) экз. на 100 кон.-сут. (Ивантер, Ивантер, 1984).

Таблица 4

Относительная численность обыкновенной бурозубки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, на 100 кон.-сут		Источник
	средн.	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Яныпупунер)	72,7	5,2–164,9	Собств. данные
Северный Урал (Косьвинский Камень)	37,8	33,8–44,8	Большаков и др., 1996
Предгорья Северного Урала (Печора)	65,4	6,2–229,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	69,0	10,0–155,4	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	26,0	–	Куприянова, Наумов, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	–	6–24	Колоскова, 1976
Пинега (Пинежский р-н АО)	24,8	1,2–34,6	Куприянова, 2009а
Уляшово (Печорский р-н РК)	20,6	1,6–48,0	Куприянова, 2009а
Дань (Корткеросский р-н РК)	21,4	13,–35,0	Куприянова, 1990
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	27,6	7,6–92,4	Собств. данные
Фенноскандия			
Южная Карелия	15,0	3,8–38,4	Ивантер, Ивантер, 1983

Примечание. Здесь и в последующих таблицах: АО — Архангельская область, РК — Республика Коми.

На севере Русской равнины относительная численность вида в два раза выше, чем в Фенноскандии. Однако ее средние показатели на огромной территории изменяются мало. В северной подзоне тайги от Архангельской области (Пинежский заповедник) до Республики Коми (Печора) их колебания составляют от 20,6 до 24,8 экз. на 100 кон.-сут. (Куприянова, 2009а). Практически такие же оценки отмечены для данного вида и в средней тайге региона — 21,4–26,0 экз. В равнинном районе заповедника его обилие достигает 28,2 экз. на 100 кон.-сут.

На западных склонах Северного Урала численность обыкновенной бурозубки существенно повышается. В разных предгорных районах Печоро-Ильчского заповедника средние показатели обилия были очень близки: от 65,4 до 69,0 экз. на 100 кон.-сут. В горном районе Печоро-Ильчского заповедника (г. Яныпупунер) несколько выше — 72,7 экз. на 100 кон.-сут. Однако на восточном макросклоне Северного Урала обилие бурозубок значительно понижается: на Косьвинском Камне оно составляет в среднем 37,8 экз. (Шарова, 1988), на Денежкине Камне — 40,4 экз. на 100 кон.-сут. (Бобрецов, Симакин, 2015). Следует отметить, что в Пермском крае численность обыкновенной бурозубки достигает максимума также в горных районах Урала (Акимов и др., 1993; Карзенкова, 1998). Правда, показатели обилия здесь все же уступают по уровню численности данного вида в Печоро-Ильчском заповеднике. Максимальная численность обыкновенной бурозубки в заповеднике зарегистрирована в ельнике травянистом пойменном в предгорном районе заповедника и составляет 260,0 экз. на 100 кон.-сут. Это самые высокие показатели, отмеченные для данного вида, в целом по ареалу.

В горах она многочисленна во всех высотных поясах. Высотное распределение обыкновенной бурозубки прослежено на горе Яныпупунер. Обилие вида здесь несколько возрастает от горно-лесного пояса (94,0 экз.) до подгольцового (119,6 экз.), а затем снова уменьшается в горно-тундровом поясе (88,0 экз. на 100 кон.-сут.). Довольно высокая численность землероек в горных тундрах обусловлена тем, что тундры представлены здесь травяно-моховыми типами. Другое распределение по высотным поясам отмечено В.Н. Большаковым с соавторами (1996) для землероек восточного макросклона Северного Урала (Косьвинский Камень), где относительная численность вида снижается от горно-лесного к горно-тундровому поясу. Причем это уменьшение составляет 2,6 раза, тогда как на горе Яныпупунер различия по обилию между крайними высотными поясами очень незначительны.

Показатели относительной численности обыкновенной бурозубки, полученные при помощи давилок, на огромной территории севера европейской части России мало различаются между собой. В Пинежском заповеднике за годы наблюдений они составляют в среднем 1,2 экз. на 100 лов.-сут. с колебаниями от 0 до 3,0 экз. (Окулова и др., 2003), в низовьях реки Онеги — 1,8 экз. (Корнеева и др., 1984). В Южной Карелии в сезонный пик численности этот индекс изменялся по годам от 0,2 до 6,5 экз. (Ивантер, Ивантер, 1984), в Корткеросском районе Республики Коми — от 1,0 до 4,8 (в среднем 3,2) экз. на 100 лов.-сут. (Куприянова, 1990). В разных районах Архангельской области (Вельский, Ленский, Верхне-Тоемский) средняя численность колебалась от 3,0 до 4,7 экз. на 100 лов.-сут. (Колоскова, 1983; Куприянова, Наумов, 1983). На восточном макросклоне Северного Урала (Косьвинский Камень) обилие зверьков достигает 3,5 экз. с колебаниями от 0,5 до 6,0 экз. на 100 лов.-сут. (Шарова, 1988). Интересно, что в Печоро-Ильчском заповеднике средние показатели оказались ниже, чем в других районах Европейского Севера и Урала. А на самой территории они изменялись диаметрально противополож-

ным образом по сравнению с данными, полученными при помощи ловчих канавок. В равнинном районе относительная численность землероек составляет в среднем 1,4 (0 до 10,0) экз., в предгорном — 1,3 (0 до 9,6) экз., а в горном — 0,3 (0 до 2,0) экз. на 100 лов.-сут. Данное противоречие в оценках обилия вида, полученное разными методами, объясняется тем, что в более богатых кормовыми ресурсами местообитаниях, землеройки значительно хуже идут на хлебную приманку. По данным Н.Е. Докучаева (1980), в давилки в основном попадают голодные зверьки, о чем свидетельствует низкое содержание бурого жира у таких животных.

В пользу данного объяснения свидетельствует и тот факт, что между уловами обыкновенной бурозубки в канавки и давилки по годам существует тесная связь. Так, для равнинного района Печоро-Ильчского заповедника ранговый коэффициент корреляции Спирмена составил +0,74 ($p < 0,001$), а для предгорий Урала — +0,70 ($p < 0,001$). В то же время подобная связь между уловами в горном районе не выявлена ($r = 0,40$; $p = 0,18$).

Местообитания. Во многих частях своего ареала обыкновенная бурозубка населяет разнообразные местообитания (Попов, 1960; Юдин, 1962; Ивантер, 1981; Гайдук, Блоцкая, 1987; Шефтель, 1990; Шварц и др., 1992; Большаков и др., 1996; Карзенкова, 1998; Млекопитающие ..., 2009), поэтому она считается одним из самых эвритопных видов землероек (Ивантер, 1975; Долгов, 1985). Однако при этом многие авторы отмечали ее явную приуроченность к определенным типам местообитаний. На севере Русской равнины этот вид достигает наибольшей численности в травянистых стациях разного типа (Кулик, Никитина, 1960; Пучковский, 1969а; Куприянова, 1976, 1990, 1994). А так как здесь такие местообитания приурочены в большей степени к долинам рек, это дало повод Ю.П. Губарю и Н.И. Колосковой (1978) отнести этот вид к долинному комплексу. На Полярном Урале чаще всего населяет лесные увлажненные местообитания со сравнительно мощной лесной подстилкой (Бердюгин, 2006). В Северном Зауралье землеройки концентрируются в приречных местообитаниях (Рамазанова, 1984). В Волжско-Камском крае и в Карелии высокая численность животных отмечена в смешанных лиственных и смешанных хвойно-лиственных лесах с хорошо развитым подлеском и густым травостоем (Попов, 1960; Ивантер, Макаров, 2001). Подобные предпочтения выражены у обыкновенной бурозубки и в Финляндии, где она явно тяготеет к участкам леса с мощной рыхлой подстилкой и высоким травостоем (Hanski, Kaikusalo, 1989). В Западной Европе наиболее обильна в лиственных лесах с густой травой и в кустарниковых зарослях (Aulak, 1970; Charchfield, 1991; Rychlik, 2000). На самом востоке ареала она наиболее многочисленна в темнохвойных лесах травянистого типа (Виноградов, 2008). На юго-востоке Западной Сибири также демонстрирует определенную избирательность к местообитаниям с повышенной влажностью (Шубин, 1991). В таежно-черневом поясе гор Южной Сибири ее больше привлекают разнотравные группы типов леса с развитым подлеском, тогда как в зеленомошных лесах или папоротниково-крупнотравных типах леса встречается реже (Сергеев, 2003). Таким образом, этот вид, несмотря на его широкую встречаемость, все же предпочитает более богатые в кормовом отношении биотопы.

Эта закономерность в биотопическом размещении вида присуща и обыкновенной бурозубке Печоро-Ильчского заповедника. Здесь она также населяет весь спектр стадий, встречаясь как во влажных, так и в сухих местообитаниях. Значения степени биотопической приуроченности в основном не превышают 0,30 (табл. 5), что характеризует этот вид в данном регионе как эвритопный. Однако при этом все-таки наблюдаются

определенные предпочтения в выборе местообитаний. В равнинном районе численность этого вида относительно стабильна в ельниках травянистых и ельниках зеленомошных, приуроченных к долинам рек. Коэффициент верности этим биотопам имеет максимальные положительные значения. Явно избегает сосняков лишайниковых, где ловится не каждый год.

Таблица 5

Биотопическое размещение обыкновенной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.-сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	34,2	+0,24	+0,68
Ельник долгомошный	22,6	-0,31	-0,38
Ельник высокотравный пойменный	44,8	+0,07	+1,33
Сосняк зеленомошный	15,4	-0,06	-0,45
Сосняк лишайниковый	6,4	-0,05	-1,19
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	68,4	-0,01	-0,05
Ельник высокотравный пойменный	73,8	-0,04	+0,32
Ельник зеленом.-папоротниковый	49,6	-0,19	-1,33
Луг	84,8	+0,22	+1,07
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	88,8	-0,16	-0,70
Березняк высокотравный	90,6	-0,18	-0,54
Луг подгольцовый	113,6	0	+1,47
Травяно-моховая тундра	94,0	+0,24	-0,25

Примечание. Здесь и в последующих таблицах: F_{ij} — степень биотопической приуроченности; X — коэффициент верности биотопу.

Предгорные и горные местообитания обыкновенная бурозубка заселяет более равномерно и плотно. Максимальная численность в этих районах отмечена на лугах. В первом случае на лугу пойменном, во втором — на лугу подгольцовом. Обилие вида в этих стациях более стабильно, о чем свидетельствуют положительные значения коэффициента верности данным биотопам. Следует отметить, что высокая численность землероек в данных местообитаниях — экологическая особенность вида, характерная для северной половины его ареала. Она наблюдалась, например, на пойменных лугах реки Локчим в бассейне Вычегды (Куприянова, 1994) и на лугах Онежского полуострова (Пучковский, 1969). В южной и восточной частях ареала в этом типе биотопов данный вид встречается очень редко (Попов, 1960; Лукьянова, 1975; Сергеев, 2003). В этом отношении довольно высокие показатели обилия на пойменных лугах в средней енисейской тайге можно рассматривать как исключение (Шефтель, 1990).

Размножение. Небольшое увеличение гонад у самцов обыкновенной бурозубки в равнинном районе заповедника наблюдается с середины марта. В апреле их средняя длина достигает $7,2 \pm 0,1$ (5,5–8,4) мм, а вес двух семенников — $179,9 \pm 9,8$ (115–234)

мг. В это время становятся заметны придатки семенников и семенные пузырьки. Максимальные размеры семенников отмечены в мае, соответственно, $7,9 \pm 0,1$ (6,1–10,2) мм и $227,8 \pm 9,9$ (174–276) мг. В последующие месяцы их размеры постепенно уменьшаются. В июне масса семенников достигает $217,2 \pm 5,6$, в июле — $202,9 \pm 3,6$, в августе — $194,7 \pm 4,7$ мг. Подобная закономерность в изменении размеров семенников отмечена и для самцов обыкновенной бурозубки Карелии (Ивантер, 1975) и средне-таежной части Республики Коми (Куприянова, 1994). Заметные изменения половых органов самок наступают гораздо позже, чем у самцов — только в середине апреля. К концу этого месяца матка достигает крупных размеров. Суммарная длина ее рогов становится равной $8,4 \pm 0,4$ (7,0–10,0) мм, тела — $11,4 \pm 0,6$ (10,2–14,7) мм.

Сроки начала размножения в равнинном и в предгорном районах заповедника значительно варьируют и зависят как от хода весенних событий, так и состояния и плотности популяции. Самая ранняя дата отлова беременной самки приходится на 3 мая (2008 г.), самая поздняя — на 5 июня (1989 г.). Чаще всего они встречаются в уловах в третьей декаде мая (из 15 лет наблюдений в 11 случаях). Средняя дата поимки первой беременной самки в равнинном районе заповедника приходится на 22 мая, что соответствует срокам начала размножения данного вида в других регионах Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986). Обычно к этому времени снежный покров на равнине полностью разрушается, но в предгорьях Урала в затененных местах он еще встречается пятнами. В последнем районе самые ранние сроки регистрации беременных самок отмечены 7–8 мая (1995 г.), но и здесь они в массе встречаются в третьей декаде мая.

В горах размножение бурозубок начинается несколько позже — в последних числах мая и начале июня. Об этом свидетельствует и тот факт, что за весь период отловов в верхней части горно-лесного и в подгольцовом поясах г. Яныпунер мы ни разу не отлавливали в июне сеголеток, хотя в других районах в этот период они уже были обычны. На более поздние сроки репродукции обыкновенной бурозубки в горах Урала (Пермский край) указывает и А.В. Карзенкова (1998). По данным Н.А. Тюриной и А.Г. Габитовой (1992), на Южном Урале раньше всего размножение начинается в лесном поясе и только через одну-две недели — в подгольцовом поясе, еще позже — в горных тундрах.

Сроки окончания репродуктивного периода варьируют сильнее и зависят от уровня численности популяции. В годы высокой численности размножение в равнинном районе заповедника обычно заканчивается в начале третьей декады августа, а в годы нарастания численности отдельные беременные самки встречаются до 12 сентября. Средняя дата поимки последней самки с эмбрионами здесь — 28 августа. В предгорном районе чаще всего размножение завершается несколько раньше — уже во второй половине августа. Таким образом, репродуктивный период у обыкновенной бурозубки в равнинном и предгорном районах заповедника составляет около 4,5 месяца, что, в общем, совпадает с его продолжительностью на территории севера Русской равнины (Куприянова, Наумов, 1986). В Фенноскандии он длится примерно 5,5 месяцев (Ивантер, 1975), а в более южных частях ареала — 6–6,5 месяца (Гайдук, Блоцкая, 1987; Млекопитающие ..., 2009; Дидорчук, 2010). В горах Северного Урала, в связи с тем, что размножение начинается значительно позже, чем на равнине, а заканчивается уже во второй половине августа, репродуктивный период сокращается почти на месяц. Интересно, что в верхних поясах Алтая он более продолжителен, чем на равнине (Юдин, Барсова, 1967).

Интенсивность размножения землероек в течение бесснежного периода закономерно меняется. В мае за все годы исследований доля беременных самок в равнинной и предгорной части заповедника составила 69,2%. Это связано с тем, что самки достигают половой зрелости и вступают в размножение не одновременно. В июне доля таких самок в уловах уменьшается до 52,4%, в июле — до 32,5%, в августе — до 30,9%, а в сентябре — до 22,2%. В горном районе в связи с более поздним размножением доля беременных самок во второй половине лета значительно выше (58,4%) по сравнению с равниной (31,7%).

Величина выводка у обыкновенной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике, как и в других частях ареала, уменьшается от весны к осени (табл. 6). Максимальные ее показатели отмечены в мае, затем происходит постепенное их снижение к концу лета. Следует отметить, что в других равнинных районах Европейского Севера максимальная плодовитость приходится на июнь (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986; Куприянова, 1994). Причиной такого снижения некоторые авторы считают истощение самок, успевающих за лето принести несколько пометов (Дунаева, 1955; Ивантер, Ивантер, 1984; Докучаев, 1990).

Таблица 6

Сезонная динамика величины выводка у обыкновенной бурозубки в равнинном и предгорном районах Печоро-Илычского заповедника

Месяц	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов													M ± m
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Май	25	—	—	—	1	—	1	5	10	6	1	—	—	1	8,1 ± 0,3
Июнь	11	—	—	—	—	1	3	1	3	1	2	—	—	—	7,5 ± 0,5
Июль	13	—	—	—	—	—	3	6	3	—	1	—	—	—	7,2 ± 0,3
Август	194	1	3	6	6	22	35	50	46	22	1	2	—	—	6,8 ± 0,1
Сентябрь	5	—	—	1	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	6,6 ± 0,9
Всего	248	1	3	7	7	23	42	64	64	29	5	2	0	1	7,0 ± 0,1

В изменении размеров выводка обыкновенной бурозубки на Европейском Севере наблюдаются определенные закономерности (табл. 7). Во-первых, плодовитость у данного вида возрастает к северу, что в свое время отмечал еще С.В. Пучковский (1970). В средней равнинной тайге этот показатель на огромной территории колеблется от 6,6 до 6,8 эмбрионов, в северной тайге — от 7,0 до 8,4 эмбрионов на одну самку. Особенно убедительны в этом отношении данные по Финляндии. Здесь на самом юге страны средний размер выводка составляет 6,6 ± 0,1, в средней части — 7,9 ± 0,2, тогда как на самом севере — 8,7 ± 0,2 (Kiakasalo, Tast, 1994). Во-вторых, плодовитость вида, практически одинаковая на равнине, увеличивается на западных склонах Урала. Например, в отдельных пунктах Русской равнины, расположенных примерно на одной и той же широте, на протяжении 800 км эти показатели изменялись незначительно — 6,8 (Раменье), 6,7 (Дань), 7,2 (Якша), 6,9 (Гаревка). Но при переходе, непосредственно, к горам плодовитость резко увеличилась с 6,9 (Гаревка) до 8,0 (Яныпупунер). Небольшое возрастание размера выводка в Якше обусловлено тем, что условия среды здесь оказались менее благоприятными, чем в других, перечисленных выше пунктах. В-третьих, плодовитость обыкновенной бурозубки на разных макросклонах Северного

Урала значительно различается. Например, на горе Косьвинский Камень ее показатели составили только 6,8 эмбрионов на самку (Большаков и др., 1996). Видимо, поэтому В.Н. Большаков (1972) не нашел различий в плодовитости между равнинными и горными популяциями этого вида, так как привлекал для подобного сравнения материалы из разных районов восточного макросклона Урала. Отметим, что и на прилегающей к Северному Уралу части Западно-Сибирской равнины, размеры выводка вида составляют 7,0 (Буйдалина, 1986а), что не отличается от аналогичных показателей на тех же широтах Русской равнины.

Таблица 7

Размеры выводка у обыкновенной бурозубки в разных районах Урала и Европейского Севера

Район работ	Величина выводка		Авторы
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Полярный Урал	9,0	1–11	Бердюгин, 2006
Северный Урал (Яныпупунер)	8,0 ± 0,2	4–12	Собственные данные
Северный Урал (Косьвинский Камень)	6,8 ± 0,2	–	Большаков и др., 1996
Средний Урал (Басеги)	7,1 ± 0,3	–	Карзенкова, 1998
Южный Урал (Иремель)	7,9 ± 0,1	–	Тюрина, Габитова, 1992
Южный Урал	9,1 ± 0,6	–	Большаков и др., 1996
Предгорья Северного Урала (Печора)	6,9 ± 0,1	1–11	Собственные данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	7,5 ± 0,4	–	Куприянова, 2009а
Русская равнина (северная тайга)			
Уляшово (Печорский р-н РК)	8,4 ± 0,5	–	Куприянова, 2009а
Онежский полуостров	7,0	–	Пучковский, 1970
Пинега (Пинежский р-н АО)	7,2 ± 0,3	–	Куприянова, 2009а
Русская равнина (средняя тайга)			
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	7,1 ± 0,2	3–13	Собственные данные
Дань (Корткеросский р-н РК)	6,7 ± 0,1	1–11	Куприянова, 1990
Рамень (Вельский р-н АО)	6,8 ± 0,1	–	Куприянова, Наумов, 1986
Фенноскандия			
Южная Карелия	6,6 ± 0,5	3–10	Ивантер, Ивантер, 1984
Южная Финляндия	6,6 ± 0,1	–	Kiakasalo, Tast, 1994

Биотопические различия в плодовитости в разных районах заповедника без сомнения присутствуют, но какой-то определенной закономерности в них выявить не удалось. Например, в таких разных по условиям предгорных местообитаниях, как ельники долгомошные плакорные и ельники травянистые пойменные, средний размер выводка оказался равным, он составил, соответственно, $6,8 \pm 0,2$ ($n = 61$) и $6,9 \pm 0,2$ ($n = 70$). В то же время В.А. Попов (1960) нашел значительную разницу в плодовитости животных пойменных и притеррасных стадий. Достоверные различия в размерах выводка поймы и коренного берега отмечены и в среднем течении Оби (Максимов и др., 1981). Максимальная плодовитость в предгорьях заповедника оказалась в ельниках зеленомошно-папоротниковых на склоне гряды — $7,6 \pm 0,4$ ($n = 13$). На равнине близкие значения в размерах выводка отмечены у самок из ельников зеленомошных прибрежных ($7,4 \pm$

0,2; $n = 50$) и сосняков лишайниковых ($7,3 \pm 0,5$; $n = 6$), тогда как в других биотопах они не превышали 6,8. Поэтому можно согласиться с Э.В. Ивантером (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975) что, скорее всего, такие отличия в северных регионах носят случайный характер.

Противоречивые сведения в литературе имеются и об изменчивости плодовитости обыкновенной бурозубки в градиенте высот. Так, на г. Косьвинский Камень выявлена тенденция увеличения размера выводка от горно-лесного пояса к горно-тундровому поясу (Шарова, 1987). Правда в этом случае выборка из горных тундр была очень незначительной. На Южном Урале, наоборот, самые большие выводки отмечены в горно-лесном поясе (Тюрина, Габитова, 1992). В Печоро-Илычском заповеднике величина помета перезимовавших самок уменьшается к верхним поясам. В горно-лесном поясе средняя плодовитость составляет $8,4 \pm 0,4$ ($n = 17$), в подгольцовом поясе — $7,8 \pm 0,2$ ($n = 36$), а в горных тундрах — $6,8 \pm 1,1$ ($n = 6$).

Перезимовавшие самки в равнинном и предгорном районах Печоро-Илычского заповедника приносят за лето по 2–3 помета. Известно, что беременность у обыкновенной бурозубки длится примерно 20 дней (Dehnel, 1952; Попов, 1960; Michielsen, 1966), а молодые животные переходят к самостоятельной жизни на 20–22-й день (Dehnel, 1952; Соколова, 1962). В этом случае интервал между спариванием и выходом молодняка из гнезда составляет 40–45 дней (Dehnel, 1952; Michielsen, 1966). Самая ранняя дата появления сеголетов в равнинном районе 5 июня (2008 г.), но обычно они начинают ловиться здесь только с середины июня, а в предгорьях — в третьей декаде этого месяца, но массовый выход молодых приурочен к концу июня — началу июля. В это же время уже встречаются беременные самки, кормящие детенышей первого помета. Второй выводок, по расчетным данным, появляется в период со второй половины июля по начало августа, о чем свидетельствуют отловы землероек, только что вышедших из гнезда (такие особи имеют небольшую массу тела). Третий выводок, скорее всего, рождается только у части перезимовавших самок, и выход молодых особей приходится на первую декаду сентября. Такая интенсивность размножения характерна для обыкновенной бурозубки и других равнинных регионов Европейского Севера (Пучковский, 1970; Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986). В горах число генераций сокращается до двух, что обусловлено непродолжительным периодом репродукции. По данным В.Н. Большакова с соавторами (1996), обыкновенная бурозубка на Косьвинском Камне приносит за лето также два помета.

На большей части ареала молодые животные принимают в размножении незначительное участие — обычно не более 2–5% (Дунаева, 1955; Рuceк, 1960; Пучковский, 1970; Ивантер, 1975; Гайдук, Блоцкая, 1987). Как правило, в год своего рождения созревают самки и очень редко самцы. В Финляндии в начале лета среди прибылых самок отмечено 9% половозрелых особей (Henttonen et al., 1989). В некоторые годы они обеспечивали здесь большие темпы нарастания численности (Kaikusalo, Hanski, 1985). Доля половозрелых сеголетов в некоторых районах может быть значительной. Так, в Казахстане размножается 38% молодых самок (Карасева, Ильенко, 1960), на Ямале число таких самок достигает 30% (Шварц, 1962), на юге Западной Сибири до 12,5%, в среднем — 5,6% (Окулова, 1988). Однако в черневой тайге (пихтово-еловые леса с примесью осины и березы) гор юга Западной Сибири половозрелые прибылые самки регистрировались в уловах не каждый год и довольно редко (Онищенко, Ильяшенко, 1994). В лесостепи Курской области их доля достигает 9–12% (Ходашева, Елисеева,

1992), в лесах Рязанской Мещеры — 5,7–33,3% (Дидорчук, 2010). При этом удельный вес размножающихся сеголеток увеличивался в годы низкой численности, достигая 35–48% (Снегиревская, 1947; Долгов и др., 1968). В какой-то степени это является одним из механизмов компенсации высокой смертности землероек в пессимальных условиях среды.

На севере таежной зоны европейской части России молодые бурозубки в год своего рождения созревают очень редко. По данным И.Ф. Куприяновой (2009а) доля таких животных в средней тайге юга Архангельской области составляет всего лишь 1,3%, а юга Республики Коми — 1,6%. Аналогичные показатели характерны и для обыкновенной бурозубки равнинного и предгорного районов Печоро-Илычского заповедника (по 1,2%). В горах же удельный вес половозрелых сеголеток был очень мал — 0,1%. Небольшие значения приводятся и для других частей Северного Урала (Косьвинский Камень), где в размножении участвовало только 1,8% сеголеток (Большаков и др., 1996). В северной равнинной тайге эти показатели несколько увеличиваются, но не превышают 3%: в Пинеге — 2,9%, в Уляшове — 2,8%, на Илыче — 2,2% (Куприянова, 2009а). Таким образом, вклад этой возрастной группы в репродукцию на Европейском Севере и на Урале очень невелик.

Эмбриональная смертность у обыкновенной бурозубки на территории заповедника незначительна и составляет всего лишь 3,5%. Общая доля рассасывающихся зародышей достигает 0,8%. Отмечено увеличение доли резорбирующихся эмбрионов в равнинном районе (6,7%) по сравнению с предгорным районом (2,1%). Сравнительно высокие показатели эмбриональной смертности (более 11%) у данного вида наблюдаются в равнинных ландшафтах Русской равнины — в Карелии (Ивантер, 1975), на юге Республики Коми (Куприянова, 1994).

Структура популяции. Возрастной состав популяции обыкновенной бурозубки закономерно меняется от весны к осени (рис. 11). В мае в уловах регистрируются исключительно перезимовавшие особи. В июне появляются первые сеголетки, поэтому число взрослых животных уменьшается до 63,8%. Резкое падение их доли отмечается в июле (28,9%). С этого месяца в популяции уже преобладают молодые бурозубки, доля которых к осени постепенно увеличивается. В сентябре, когда размножение животных заканчивается, сеголетки составляют в уловах около 90%. Перезимовавшие особи полностью исчезают только к октябрю.

Однако различия в интенсивности размножения и темпах обновления популяции приводят к существенным отличиям в возрастной структуре вида в разных регионах. Например, доля старшей возрастной группы в августе в Северо-Восточном Приладожье достигала 6,7% (Ивантер, Ивантер, 1984), в средней тайге Республики Коми — 10,5% (Куприянова, 1994). В равнинном районе Печоро-Илычского заповедника этот показатель повышался до 18,7%, в предгорьях Урала — до 23,9%, а в горах южной части заповедника — до 25%. В некоторые годы между ландшафтными районами заповедника наблюдаются существенные различия. В 1990 г. доля перезимовавших животных на равнине составляла 20,7%, в предгорьях — 34,9%, а в горах — 92,3%. В 1999 г. в уловах в равнинном районе присутствовало только 11,8% взрослых особей, тогда как в горном районе — 87,5%. Такие резкие различия объясняются тем, что в некоторые годы перезимовавшие землеройки в горах практически не размножаются.

Во многих частях ареала у обыкновенной бурозубки неоднократно отмечалось преобладание самцов среди перезимовавших животных (Снегиревская, 1947; Дунаева,

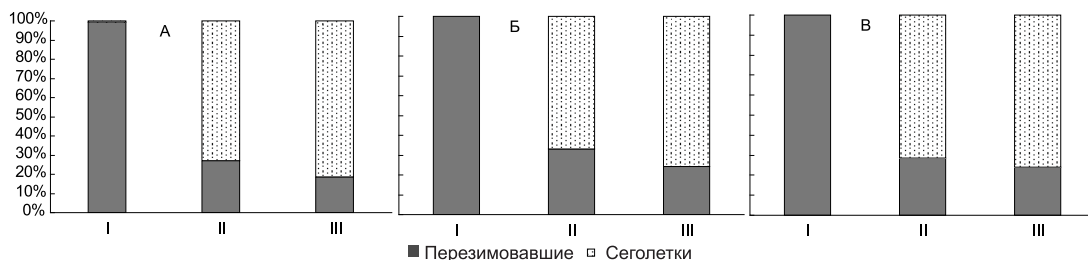


Рис. 11. Сезонная динамика возрастной структуры популяции обыкновенной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

1955; Шварц, 1955; Ивантер и др., 1974; Большаков, Кубанцев, 1984; Лукьянова, 1990; Дидорчук, 2010). Наши данные в целом подтверждают этот вывод (табл. 8). Среди перезимовавших животных самцы были наиболее многочисленны на равнине (71,3%) и в горах (75,8%), где условия обитания по разным причинам являются более пессимальными для данного вида. Значительное преобладание в популяции половозрелых самцов было отмечено и в разных частях Урала (Садыков, 1981; Тюрина, Габитова, 1992; Карзенкова, 1998; Большаков и др., 1996). В относительно благоприятных условиях предгорной тайги соотношение полов в этой возрастной группе было практически равным.

Таблица 8

Возрастная и половая структура популяции обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	1979	21,3	422	71,3	121,0	1557	50,6	0,23
Предгорье	4587	24,8	1138	52,0	1,85	3449	50,9	1,08
Горы	1861	25,1	467	75,8	124,4	1394	52,2	2,76

Здесь и далее: полужирным шрифтом выделены статистически значимые значения.

Соотношение полов у молодых животных в большинстве случаев близко к 1:1 (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Большаков, Кубанцев, 1984; Куприянова, Калинин, 1986; Skaren, 1979). В некоторых регионах отмечено превалирование в популяции самок (Снегиревская, 1947; Сучкова, 1978). Так, в Башкирском заповеднике на Южном Урале они доминировали в уловах в течение трех лет. Очень неустойчивым был состав молодых животных в средней тайге Архангельской области (Куприянова, 1978б). На горе Ирмель соотношение полов в этой возрастной группе во всех высотных поясах было равно 1:1, кроме горной тундры, в которой значительно превалировали самцы. В Печоро-Илычском заповеднике в целом за сезон число молодых самцов и самок в

уловах было равным. Не нашли мы и больших различий в половой структуре обыкновенной бурозубки разных высотных поясов. В них также соотношение полов было близко к 1:1.

В течение сезона число самцов и самок в уловах существенно меняется. В первой половине репродуктивного периода (май-июль) в уловах устойчиво преобладают самцы, на что обращали внимание многие исследователи. По нашим данным, их доля в разных ландшафтных районах заповедника колебалась от 74,2 до 87,1%. В августе происходит существенное сокращение числа особей этой половой группы на равнине (59,4%) и в предгорьях (44,3%). В последнем районе в уловах в этот месяц преобладают самки. В горах же удельный вес самцов практически не меняется — там по-прежнему доминируют самцы (75,9%). В сентябре во всех районах доля самцов сокращается и составляет до 14,3–27,6%. Такие изменения в половой структуре популяции связаны с тем, что с окончанием размножения активность самцов резко снижается, а самок, наоборот, увеличивается (Tarkowski, 1956; Юдин, 1962; Ивантер, 1978; Куприянова, 1978б). Известно также, что самцы на 1–2 месяца раньше самок стареют и вымирают (Dehnel, 1949).

Половой состав перезимовавшей части популяции значительно меняется по годам. Особенно большие различия отмечены для предгорного района, где доля самцов колеблется от 16,5 до 93,8%. Удельный вес этой демографической группы увеличивался при уменьшении численности животных и уменьшался при возрастании их обилия. Изменения полового соотношения среди взрослых животных в разных ландшафтных районах чаще не совпадали. Во второй половине лета 1992 г. на равнине и в горах в уловах преобладали самцы, которые составляли в населении, соответственно, 72,2 и 60,3%. В это же время в предгорной тайге их доля была очень низка (16,5%). Преобладание самок наблюдалось здесь и в другие годы (1988–1989, 1995, 1996, 2001, 2008). Подобные изменения половой структуры у взрослых животных, но не в таком масштабе, описаны и для средней тайги Архангельской области (Куприянова, 1978б; Куприянова, Калинин, 1986). В двух других районах во все годы преобладали самцы.

Динамика численности. Показатели численности обыкновенной бурозубки в равнинном районе заповедника колебались по годам от 7,6 до 92,4 экз., в предгорьях Северного Урала — от 6,2 до 229,0 экз., а в горах — от 5,2 до 164,9 экз. на 100 кон.-сут. В первом случае обилие землероек изменялось в 12,2 раза, во втором — 37 раз, в третьем — в 31,7 раза. Из этого следует, что численность вида очень неустойчива в районах западного макросклона Северного Урала и относительно стабильна на равнине. Это подтверждают материалы и других исследователей (Ивантер, Ивантер, 1984; Куприянова, 2009а), по данным которых амплитуда колебаний вида в разных районах средней тайги на Русской равнине и в западной части Фенноскандии изменялась от 2,8 до 10, а в северной тайге — от 3,0 до 15,0 раз.

Между изменением показателей обилия по годам, полученных при помощи ловчих канавок и ловушко-линий, отмечена статистически значимая связь ($r_s = 0,60$; $p = 0,0003$). По данным отловов давилками, индексы численности колебались в равнинном районе заповедника от 0 до 10 экз., в предгорной тайге — от 0 до 7,4 экз., а в горных лесах — от 0 до 2,0 экз. на 100 лов.-сут. Однако в этом случае амплитуда изменения численности обыкновенной бурозубки явно сокращалась от равнины к горам. Это может быть объяснено двумя причинами — реакцией землероек на приманку в районах с разными кормовыми ресурсами (в более бедных по запасам почвенных беспозвоночных

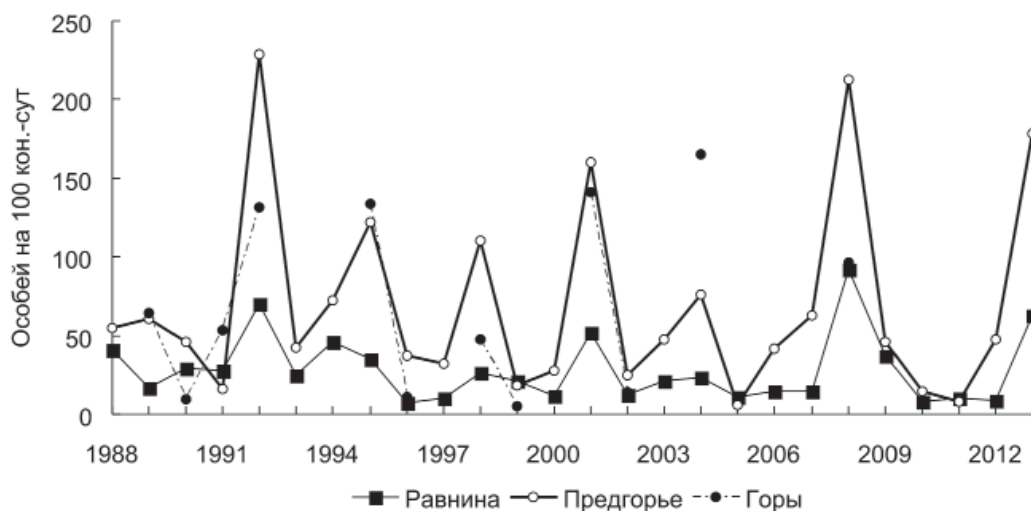


Рис. 12. Динамика численности обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учетов в канавки).

уловистость землероек в ловушках возрастает) и увеличением числа нерезидентных особей в популяциях от равнины к предгорьям (они в отличие от оседлых животных плохо ловятся в ловушки).

Изменения численности землероек в разных ландшафтных районах заповедника довольно синхронны (рис. 12). Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между обилием животных равнинного и предгорного районов составил $+0,71$ ($p < 0,001$), а между предгорным и горным районами $+0,69$ ($p < 0,001$). Однако такая достоверная связь отсутствует между колебаниями численности равнинного и горного районов. Пики численности зарегистрированы в 1992, 1995, 1998, 2001, 2004 и в 2008 гг. Они, как правило, совпадали во всех ландшафтных районах и повторялись через каждые 2–4 года. Единственное исключение составил 1989 г., когда обилие землероек в предгорьях и горах достигло максимума, а на равнине в это время оно упало до минимума.

Несмотря на очевидную регулярность в изменении численности землероек, статистические методы анализа временных рядов показали, что периодическая составляющая в них выделяется нечетко (рис. 13). Лишь для предгорного района спектральный анализ выявил значимые периоды, которые укладываются в пределы 2–4 лет. Видимо, для землероек, в большей степени зависимых от погодных факторов, такая нечеткость в выделении периодических составляющих — вполне обычная закономерность. Она отмечена для многих регионов: Финляндии (Kaikusalo, Hanski, 1985; Korpinaki, 1986), Карелии (Ивантер, 1975), Костромской области (Формозов, 1947), Украины (Межжерин, 1960). Х. Хентонен с соавторами (Henttonen et al., 1989), обобщая данные по динамике численности обыкновенной бурозубки за длительный период в шести районах Финляндии, собранные к тому времени разными исследователями, показали отсутствие четких популяционных циклов у этого вида. При этом он все же отмечал некоторые признаки регулярности в изменениях численности вида в ряде районов.

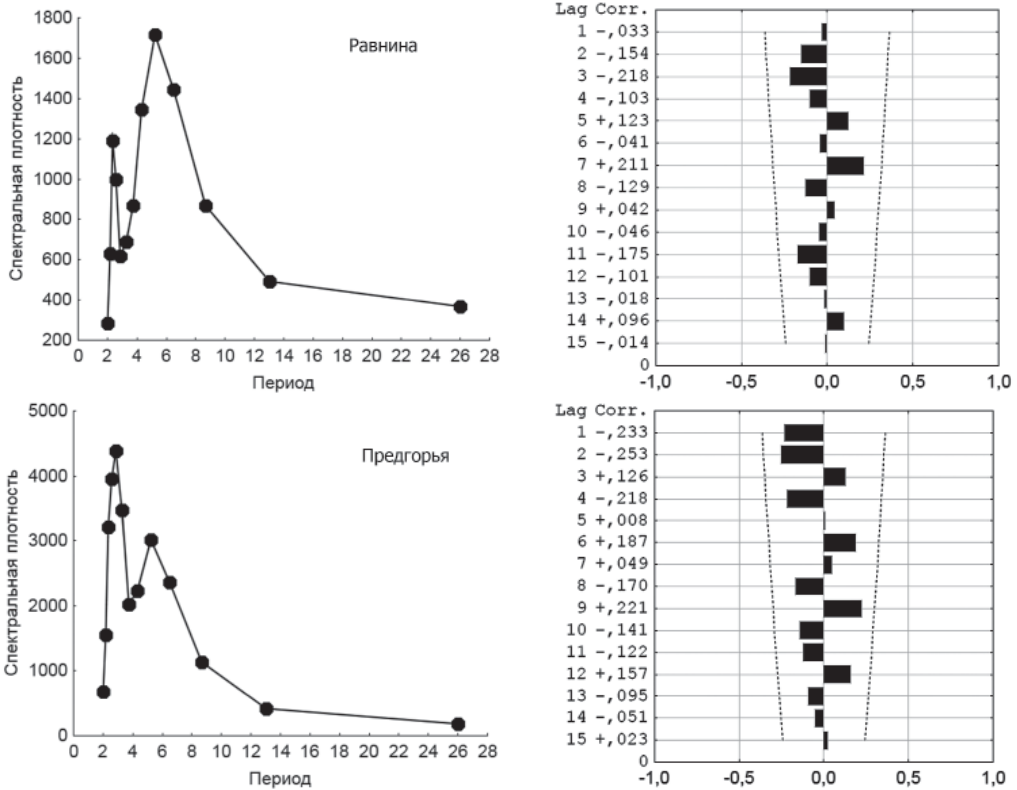


Рис. 13. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным отлова в канавки).

Отчетливая цикличность у землероек выявлена на Среднем Урале (Стадухин, 1979), в Средней Сибири (Sheftel, 1989) и в Центральной лесостепи европейской части России (Ходашева, Елисеева, 1992). В этих регионах максимумы обилия обычно регистрировались на третий, четвертый или пятый годы. Подобные изменения численности обыкновенной бурозубки отмечены в черневой тайге гор Южной Сибири (Сергеев и др., 2001). Хорошо выраженные 4-летние циклы наблюдались в енисейской тайге (Шефтель, 1988; Sheftel, 1989), 3-летние циклы — в восточной части Польши (Zub et al., 2012). В других регионах средней и южной тайги подъемы численности вида наступают через 1–2 года (Формозов, 1948; Долгов и др., 1968; Новиков и др., 1970). В горно-лесной части Кольского полуострова пики обилия регистрировались через 2 года на третий, но начиная с 2000 г. здесь в динамике популяции наметились нарушения (Катаев, 2007). На юге ареала данного вида выявлены затяжные депрессии, продолжавшиеся иногда три года (Межжерин, 1960).

3.2. ТУНДРЯНАЯ БУРОЗУБКА — *SOREX TUNDRENSIS* *Merriam*

Тундряная бурозубка является автохтонным видом Северо-Восточной Азии, имеет голарктический ареал (встречается и на крайнем северо-западе Северной Америки). Ее относят либо к арктобореальной фауно-генетической группе (Матюшкин, 1972; Чернявский, 1984), либо к восточно-сибирской (Шварц, 1989). В.А. Нестеренко (1999) рассматривает ее в качестве тундрово-степного элемента. Ю.В. Ревин (1989) предлагает отнести этот вид к выделенной им группе гипоарктических элементов.

Основной ареал тундряной бурозубки — Сибирь и Дальний Восток. Ее распространение в европейской части России до последнего времени было неясным. По материковым тундрам этот вид достигает низовий Печоры (Строганов, 1957; Петров, 1992), а западная граница в пределах лесной зоны проходит по Предуралью (Зайцев и др., 2014). Он был отмечен в предгорьях Среднего Урала в Пермской области (Долгов и др., 1968). По Уральским горам тундряная бурозубка проникает далеко на юг (Большаков и др., 1996), но ее размещение носит здесь локальный характер. На Северном Урале до недавнего времени были известны лишь ее единичные находки. Она была найдена на Косьвинском Камне, отсутствовала в сборах землероек на горе Чистоп (Шарова, 1992). Севернее в Печоро-Илычском заповеднике — сравнительно обычный вид (Бобрецов, 1992а).

Проведенные нами исследования на Европейском Севере (Бобрецов и др., 2008) выявили ряд новых местонахождений вида в таежной зоне Республики Коми и на востоке Архангельской области, что отодвигает границу его ареала более чем на 400 км западнее Уральского хребта (рис. 14). Однако и здесь тундряная бурозубка распространена спорадически. Она выявлена в окрестностях с. Дань (Корткеросский район Республики Коми), с. Вожгора (Лешуконский район Архангельской области) и в среднем течении реки Печорская Пижма. Отсутствие этого вида в многолетних сборах из других локалитетов Республики Коми, скорее всего, объясняется тем, что он диагностировался как обыкновенная бурозубка, с которой он внешне очень схож.

Численность. В равнинных районах Республики Коми это очень редкий вид (табл. 9). Средний многолетний показатель обилия для окрестностей Якши составляет, например, 0,6 экз. на 100 кон.-сут. В направлении гор численность увеличивается. В предгорных лесах заповедника ее значения возрастают до 2,0 экз., а в горах — до 4,6 экз. на 100 кон.-сут. Максимальное обилие (22,4 экз. на 100 кон.-сут.) отмечено в 1991 г. в подгольцовом поясе г. Яныпупунер в березняке травянистом. Относительная численность тундряной бурозубки в горно-лесном и подгольцовом поясах практически одинакова и составляет 2,2–2,3 экз. на 100 кон.-сут. Выше в горно-тундровом поясе она снижается до 1,5 экз. на 100 кон.-сут.

Судя по материалам Л.П. Шаровой (1992), численность тундряной бурозубки на Урале уменьшается с севера на юг. Наши данные подтверждают эту закономерность. Если в горной части заповедника (г. Яныпупунер) этот вид довольно обычен, то в южной части Северного Урала (г. Косьвинский Камень и г. Чистоп) становится очень редким (0,5% среди землероек).

Таблица 9

Относительная численность тундряной бурозубки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Яныпупунер)	4,6	0–13,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	2,0	0–10,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	0,6	0–1,2	Куприянова, 2009б
Русская равнина			
Рамень (Вельский р-н АО)	0	0	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	0	0	Куприянова, 2009б
Дань (Корткеросский р-н РК)	0,07	–	Бобрецов и др., 2008
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,6	0–2,6	Собств. данные
Уляшово (Печорский р-н РК)	0	0	Куприянова, 2009б

Местообитания. Считается, что тундряная бурозубка — один из самых эвритопных видов землероек (Юдин, 1962; Долгов, 1985; Докучаев, 1990; Вольперт, Шадрина, 2002). При этом многие исследователи отмечают явную привязанность ее в лесной зоне к открытым или полуоткрытым местообитаниям (Юдин, 1971; Сообщества мелких млекопитающих ..., 1978; Швецов и др., 1984; Воронов, 1993). В Южной Якутии этот вид в 2–3 раза чаще встречается в травяно-брусничных березняках и пойменных закустаренных лугах, чем в других биотопах (Ревин, 1989). На Алтае он встречается во многих местообитаниях, однако оптимум ценогического ареала приходится на горные тундры и лесостепной пояс (Долговых, 2006). В черневой тайге юга Западной Сибири тундряная бурозубка отдает предпочтение вырубкам и лугам разного уровня залегания (Сергеев, 2003). Ее распространение в горах юга Западной Сибири, по мнению Б.С. Юдина (1988), как бы в миниатюре повторяет схему ее распространения по природным зонам: она доминирует в гольцовом и подгольцовом поясах, на верхней границе леса, но отсутствует или крайне редка в лесном поясе. В Саянах эта землеройка максимальной численности достигает в разреженных лесах с развитым травянистым покровом. Низкая численность связана с сомкнутым древесным пологом и развитым моховым покровом (Виноградов, 2011). В Центральном Верхоянье она предпочитает разнотравно-злаковые луга (Яковлев и др., 1992). На Урале, по данным Л.П. Шаровой (1992), она также приурочена к разреженным биотопам.

В Печоро-Ильчском заповеднике тундряная бурозубка населяет разные типы биотопов (табл. 10). Однако избирательность в отношении открытых местообитаний у нее здесь явно отсутствует. Более того, значения показателя степени биотопической приуроченности свидетельствуют о том, что этот вид на территории заповедника приурочен к лесным типам местообитаний. В равнинном районе тундряная бурозубка чаще всего встречается в ельниках зеленомошных приречных и ельниках травяных. Отсутствует в сосняках и ельниках плакорных. В предгорьях она отмечена во всех исследованных биотопах, но более характерна для ельников травяных в пойме Печоры и явно избегает плакорные типы еловых лесов. В горах она ведет себя как эвритопный вид,

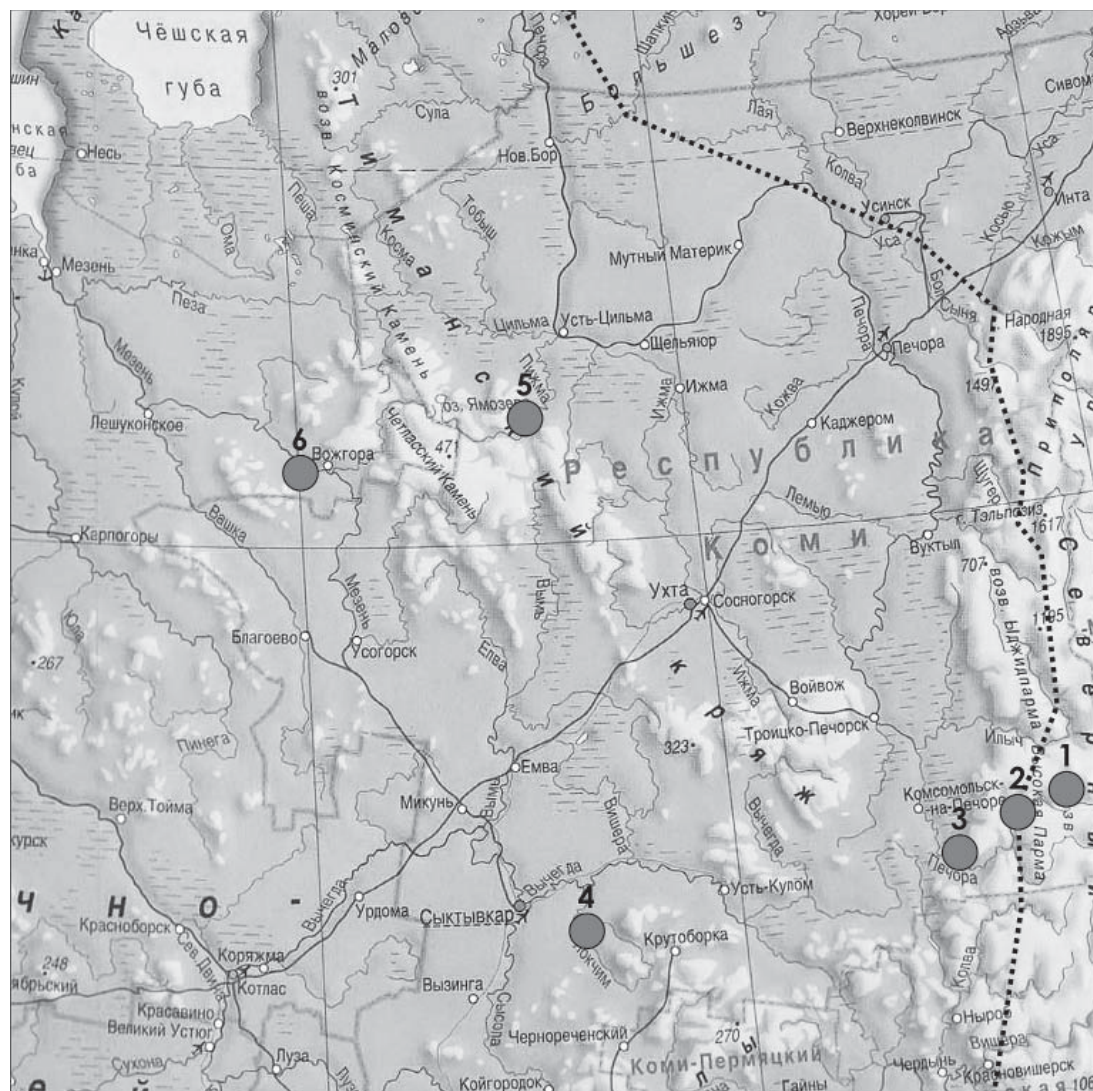


Рис. 14. Распространение тундрной бурозубки в таежной зоне Европейского Севера. Пункты находок: 1 — Янышупунер (Троицко-Печорский р-н Республики Коми), 2 — Гаревка (Троицко-Печорский р-н РК), 3 — Якша (Троицко-Печорский р-н РК), 4 — Дань (Корткеросский р-н РК), 5 — среднее течение реки Печорская Пижма (Усть-Цилемский р-н РК), 6 — Вожгора (Лешуконский р-н Архангельской области). Пунктиром показана западная граница ареала данного вида.

обладающий более широкой экологической пластичностью, чем на равнине и в предгорьях, и заселяет разнообразные биотопы в разных высотных поясах. Однако лугов и горных тундр этот вид здесь явно избегает.

Таблица 10

Биотопическое размещение тундрной бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		Fij	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	0,6	+0,55	+1,09
Ельник долгомошный	0	0	-0,73
Ельник травянистый пойменный	0,6	-0,002	+1,09
Сосняк зеленомошный	0	-	-0,73
Сосняк лишайниковый	0	-	-0,73
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	1,0	-0,38	-0,55
Ельник травянистый пойменный	3,2	+0,45	+1,47
Ельник зеленом.-папоротниковый	0,8	-0,39	-0,73
Луг	1,4	-0,04	-0,18
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	4,6	+0,04	+0,28
Березняк травянистый	6,4	+0,26	+1,28
Луг подгольцовый	2,4	-0,39	-0,95
Травяно-моховая тундра	3,0	+0,06	-0,61

Размножение. Сведения о размножении вида фрагментарны. Средняя плодовитость перезимовавших самок, рассчитанная по пяти самкам, составила $7,2 \pm 0,7$ с колебаниями от 5 до 9 эмбрионов. Это сопоставимо с аналогичными данными по Западной Сибири (Юдин, 1962). Следует отметить, что в северных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока средняя величина выводка довольно значительна и колеблется от 8 до 11 эмбрионов (Кривошеев, 1964; Юдин и др., 1976; Вольперт, Шадрина, 2002). В более южных районах этих регионов показатель значительно меньше — 5,5–6,3 эмбрионов (Лямкин и др., 1985; Ревин, 1989; Нестеренко, 1999). Последняя кормящая самка в равнинном районе заповедника зафиксирована 17 августа (1993 г.). В это же время в горно-лесном поясе г. Яныпунер отлавливали перезимовавших самцов с крупными семенниками ($7,0 \times 4,6$ мм). Первые сеголетки в уловах появились 30 июня (1992 г.).

Структура популяции. Число перезимовавших землероек уменьшается в течение лета (рис. 15). В выборке первого периода они составляли в целом по заповеднику 78,0%, второго — 39,3%, третьего (август) — 20,3% всех отловленных животных. В сентябрьских отловах представители этой возрастной группы отсутствовали. У этого вида отмечена относительно высокая доля взрослых землероек в середине лета, что свидетельствует о низкой интенсивности размножения. Доля перезимовавших животных увеличивается от равнины к горам (табл. 11). Если она во вторую половину лета на равнине составляла 15,4%, в предгорьях — 20,0%, то в горах достигала уже 32,0%.

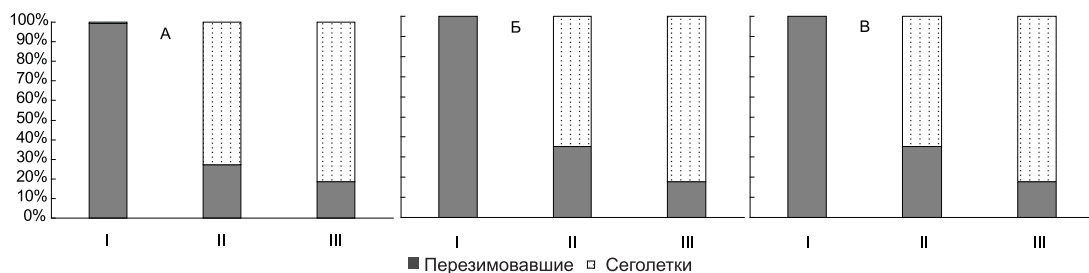


Рис. 15. Сезонная динамика возрастной структуры популяции тундряной бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

Таблица 11

Возрастная и половая структура популяции тундряной бурозубки в разных ландшафтных районах заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	39	15,4	6	83,3	2,67	33	57,6	0,76
Предгорье	124	20,0	25	64,0	2,00	99	59,6	3,65
Горы	122	32,0	39	66,7	4,33	83	57,8	2,04

Соотношение полов среди обеих возрастных групп уклоняется в сторону самцов. У перезимовавших особей достоверно это выражено только в горном районе, в двух других районах из-за малого объема выборки значимые различия не выявлены, хотя тенденция в преобладании самцов явно присутствует.

Динамика численности. Численность вида в равнинном районе изменялась от 0 до 2,6 экз., в предгорной тайге — от 0 до 10,2 экз., в горах — от 0 до 13,0 экз. на 100 кон.-сут. На равнине на фоне низкой плотности тундряной бурозубки некоторое повышение обилия землероек наблюдалось в 1991–1993 гг. и в 1998 г. (рис. 16). В предгорной тайге самые высокие пики ее численности пришлось на 1992, 1994 и 2008 гг. При этом только в одном случае они совпадали с пиками обилия животных в горах. Поэтому синхронность в изменениях обилия животных в разных ландшафтных районах у этого вида отсутствовала. Значения рангового коэффициента корреляции не превышали 0,40 ($p > 0,05$).

Оценить наличие или отсутствие регулярности в изменении численности удалось только в предгорном районе. При этом лишь спектральный анализ выявил значимую периодическую составляющую, равную трем годам (рис. 17), тогда как автокорреляционный анализ никакой регулярности в динамике обилия не обнаружил. Возможно, это связано с тем, что автокорреляционный анализ дает самую общую характеристику периодичности временного ряда.

В многолетнем аспекте в динамике численности тундряной бурозубки во всех ландшафтных районах выделяется период с 1988 по 1994 г. Он характеризовался отно-

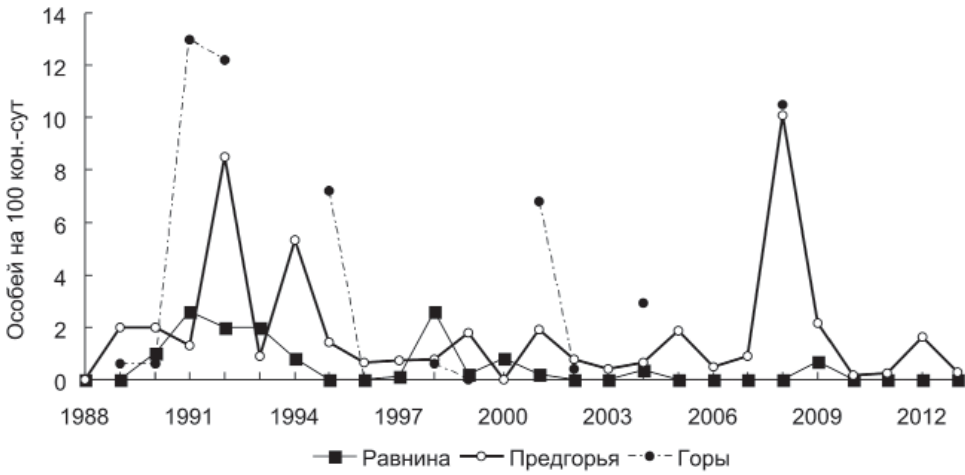


Рис. 16. Динамика численности тундрной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учетов в канавки).

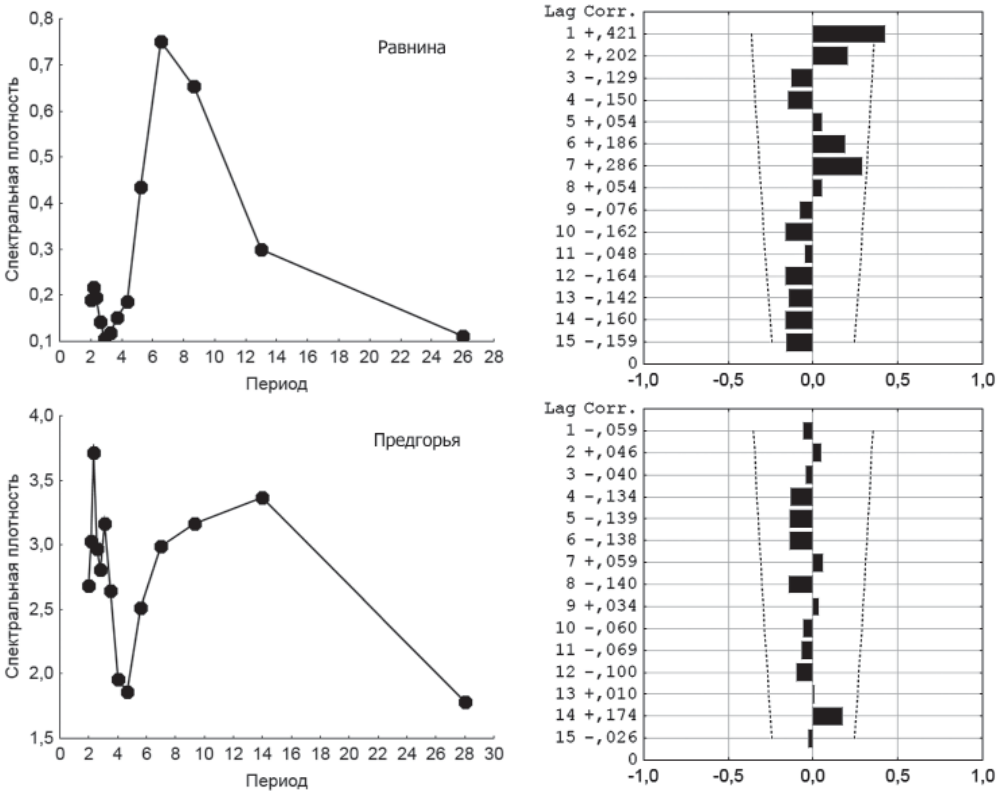


Рис. 17. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) тундрной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным отлова в канавки).

сительно высокими средними показателями численности данного вида, которые превышали таковые в последующие годы в 1,7–3,0 раза. На этот же период приходится и максимальные показатели обилия, зарегистрированные за весь период наблюдений, за исключением предгорного района.

3.3. СРЕДНЯЯ БУРОЗУБКА — *SOREX CAECUTIENS* Laxmann

Средняя бурозубка является видом с транспалеарктическим ареалом (Юдин, 1971; Гуреев, 1979; Долгов, 1985). В фауно-генетическом отношении ее относят к дальневосточному комплексу (Матюшкин, 1972; Шварц, 1989) или, по выражению Е.Н. Матюшкина, к фаунале «средней бурозубки и лося». Она распространена по всей таежной зоне Северо-Востока европейской части России. Широко населяет Уральскую горную страну (Большаков и др., 1996). Повсеместно встречается на территории Печоро-Ильчского заповедника.

Численность. Средняя бурозубка — один из фоновых видов мелких млекопитающих заповедника, по численности уступает лишь обыкновенной бурозубке (Бобрецов, 1992а). В разных ландшафтных районах показатели обилия вида различаются (табл. 12). Однако в отличие от обыкновенной бурозубки пространственные изменения носят иной характер. В равнинном районе средний показатель относительной численности самый незначительный — 16,5 экз. на 100 кон.-сут. Значение данного индекса мало отличается от аналогичных показателей других равнинных районов Европейского Севера. Так, в бассейне средней Вычегды обилие землероек составляет 15,9 экз. (Куприянова, 1990), на юге Архангельской области — 12,4 экз. (Куприянова, Наумов, 1983), в Пинежском заповеднике — 23,2 экз. на 100 кон.-сут. (Куприянова, Сивков, 2000). Меньше их только в северной тайге в нижнем течении Печоры, где на 100 кон.-сут. ловилось 4,8 экз. (Куприянова, 2009а). В Западной Сибири в заповеднике «Малая Сосьва» уровень обилия вида такой же, что и в средней тайге Русской равнины, и составляет 15,1 экз. на 100 кон.-сут. (Буйдалина, 1992).

Максимальных средних показателей численность вида достигает в припечорской части предгорного района заповедника — 45,7 экз. на 100 кон.-сут. Здесь же зарегистрировано по годам и самое высокое обилие землероек на Европейском Севере (139,4 экз. в среднем по всем биотопам). Севернее в пределах северной подзоны тайги в приильчской части заповедника относительная численность средней бурозубки падает в 1,6 раза. Высокая плотность средней бурозубки в предгорьях Урала обусловлена, прежде всего, широким распространением зеленомошных и долгомошных темнохвойных лесов — наиболее оптимальных местообитаний этого вида. Следует отметить, что такая высокая численность отмечается лишь в восточных районах ареала, где этот вид доминирует в населении землероек. Например, в долине Верхней Ангары показатели варьировали от 96,6 до 106,8 экз. на 100 кон.-сут. (Мальшев, 1992). В горах заповедника, где площадь их значительно сокращается, численность вида понижается в два раза. На горе Яныпупунер средние показатели обилия составили всего 19,6 экз. на 100 кон.-сут. Здесь средняя бурозубка населяет все высотные пояса, но ее плотность уменьшается от горно-лесного пояса к горно-тундровому. Интересно отметить, что на восточном макросклоне Северного Урала средняя численность варьирует от 10,0 экз. на г. Косвинский Камень (Большаков и др., 1996) до 21,7 экз. на 100 кон.-сут на г. Денежкин Камень (Бобрецов, Симакин, 2015).

Таблица 12

Относительная численность средней бурозубки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным отлова ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Косьвинский Камень)	10,0	3,0–15,2	Большаков и др., 1996
Северный Урал (Денежкин Камень)	21,7	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	19,6	1,4–63,2	Собств. данные
Средний Урал	14,4	–	Шарова, 1988б
Предгорья Северного Урала (Печора)	45,7	4–139,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	28,2	6,4–45,4	Куприянова, 2009а
Русская равнина			
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	16,5	3,2–46,2	Собств. данные
Уляшово (Печорский р-н РК)	4,8	0–10,0	Куприянова, 2009а
Дань (Корткеросский р-н РК)	15,9	8,6–25,4	Куприянова, 1990
Раменье (Вельский р-н АО)	12,4	–	Куприянова, Наумов, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	–	2,0–19,0	Колоскова, 1976
Пинега (Пинежский р-н АО)	21,0	0,8–38,2	Куприянова, Сивков, 2000
Фенноскандия			
Южная Карелия	4,5	0–12,5	Ивантер, Ивантер, 1983

Местообитания. Средняя бурозубка в пределах своего обширного ареала населяет разнообразные местообитания. Однако при этом многие авторы отмечают ее тесную связь с лесными сообществами таежного типа, в напочвенном покрове которых доминируют мхи (Попов, 1975; Юдин и др., 1979; Долгов, 1985; Ревин и др., 1988; Докучаев, 1990; Шефтель, 1990; Малышев, 1992; Шварц и др., 1992; Вольперт, Шадрина, 2002; Попов, 2003; Сергеев, 2003). Региональные особенности биотопического размещения этого вида сводятся к тому, что в западной части своего ареала средняя бурозубка с успехом заселяет и более сухие местообитания — различные типы сосновых лесов (Попов, 1960; Пучковский, 1969; Ивантер, 1975; Куприянова, 1990), избегая при этом открытых биотопов. В какой-то мере для этого вида здесь справедливо замечание С.В. Пучковского (1973) о том, что он распределяется по биотопам в явно обратной зависимости от наличия обыкновенной бурозубки. Однако на севере Фенноскандии средняя бурозубка приурочена к болотам разного типа и редкостойным березовым лесам с черникой (Finch, Koopij, 2005). В восточной части ареала спектр занимаемых этим видом местообитаний существенно расширяется. В Западной Сибири средняя бурозубка помимо зональных таежных сообществ населяет и сильно увлажненные и заболоченные биотопы (Юдин, 1971), а в горах Алтая в большом количестве встречается на подгольцовых лугах и в тундрах (Долговых, 2006).

На территории Печоро-Ильчского заповедника биотопическое распределение в целом отражает уже перечисленные выше закономерности, но имеет определенные особенности в разных ландшафтных районах (табл. 13). В равнинном районе средняя бурозубка ведет себя как типично эвритопный вид. Значения степени биотопической приуроченности колеблются здесь от $-0,13$ до $+0,23$. Показатели верности биото-

пу указывают на высокую и относительно стабильную численность вида в ельниках долгомошных и ельниках травяных пойменных. Значения этого индекса для данных местообитаний превышают +0,70. В них отловлено более половины всех зверьков, соответственно, 26,1 и 30,2%. При этом ельники травяные не являются оптимальными для данного вида стациями, но относительная численность землероек в них довольно высокая. В том же регионе на средней Вычегде в ельниках крупнотравных добыто всего лишь 9,0% животных (Куприянова, 1994). Ценотический оптимум для средней бурозубки располагается здесь в мохово-лишайниковых, зеленомошных и сфагновых ельниках и сосняках (Куприянова, 1990). Ельники зеленомошные в равнинной части заповедника заселены в меньшей степени. Численность ее здесь очень нестабильна. Сосняков лишайниковых средняя бурозубка также избегает, хотя обилие ее в этом биотопе в среднем выше обыкновенной бурозубки.

Таблица 13

Биотопическое размещение средней бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		Fij	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	18,8	-0,11	-0,34
Ельник долгомошный	35,8	+0,03	+1,45
Ельник высокотравный пойменный	29,8	-0,13	+0,69
Сосняк зеленомошный	19,6	+0,15	-0,26
Сосняк лишайниковый	8,2	+0,23	-1,33
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	63,2	+0,24	+0,81
Ельник высокотравный пойменный	29,2	-0,32	-0,46
Ельник зеленом.-папоротниковый	64,0	+0,38	+0,84
Луг	9,6	-0,64	-1,19
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	31,0	+0,22	+1,17
Березняк высокотравный	13,2	-0,37	-0,98
Луг подгольцовый	15,8	-0,27	-0,67
Травяно-моховая тундра	25,2	+0,36	+0,47

Наиболее четко связь вида с лесными моховыми сообществами выражена в предгорьях Северного Урала. На эти сообщества приходится 77,3% всех поимок средней бурозубки. Положительные значения степени биотопической приуроченности вида отмечены для ельников долгомошных и ельников зеленомошно-папоротниковых, тогда как для травянистых местообитаний они отрицательны и превышают 0,32. Эту же закономерность выявил и индекс верности биотопу. Следует отметить, что показатели относительной численности средней бурозубки в оптимальных для данного вида биотопах или не намного меньше обилия обыкновенной бурозубки (ельник долгомошный) или превышают их (ельник зеленомошно-папоротниковый).

В горном районе биотопическое распределение средней бурозубки более равномерное. Она преобладает здесь в пихто-ельниках папоротниковых и в травяно-моховой

тундре. В этих местообитаниях произрастают мхи, которые образуют разреженный напочвенный покров (тундры) или пятна, локализованные у основания деревьев (пихто-ельники). Показатели степени биотопической приуроченности для этих биотопов положительные и имеют наибольшие значения. В подгольцовом поясе, где доминируют травянистые сообщества, средняя бурозубка встречается значительно реже.

Размножение. Небольшое увеличение семенников у самцов фиксируется в некоторые годы уже в третьей декаде марта. В начале апреля часть зверьков готова к размножению. В это время размеры гонад увеличиваются до 7,5 мм, а их вес до 162 мг. В середине-конце апреля достигают половой зрелости и самки. Суммарная длина рогов матки составляет 8,4–8,5 мм. Гон, таким образом, приходится на конец апреля — начало мая.

Первые беременные самки в равнинном районе заповедника отмечены в разные годы в период с 3 по 30 мая, но чаще всего они регистрируются в третьей декаде мая. В предгорном районе самая ранняя поимка таких самок приходится на 9 мая. Размножение обычно заканчивается в третьей декаде августа, самая поздняя дата поимки беременной самки на равнине — 4 сентября. Весь период размножения, таким образом, занимает пять месяцев.

Средняя плодовитость средней бурозубки в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника составляет $6,8 \pm 0,2$ эмбриона и мало отличается от аналогичных показателей в других равнинных районах севера Русской равнины (табл. 14). На севере Западной Сибири величина выводка одна из самых минимальных: в Сосьвинском Приобье она составляет $6,3 \pm 0,0$ (Буйдалина, 1992), а в Сибирских Увалах — $6,4 \pm 0,5$ (Слуту, 2009). В целом же для равнинной части Западной Сибири Б.С. Юдин (1971) приводит показатель в 7 эмбрионов. На периферии ареала в Карелии это показатель увеличивается до 7,5 эмбрионов (Ивантер, 1975). В предгорьях Северного Урала и на его восточном макрослоне на одну беременную самку приходится в среднем всего 5,0–6,4 молодых. Однако на западном макрослоне Северного Урала величина выводка вновь возрастает.

Таблица 14

Размеры выводка у средней бурозубки на Урале и прилегающих равнинах

Район работ	Величина выводка		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Полярный Урал	7,0	4–10	Бердюгин, 2006
Северный Урал (Яныпупунер)	$7,2 \pm 0,3$	6–9	Собств. данные
Северный Урал (Косьвинский Камень)	$5,0 \pm 0,2$	–	Большаков и др., 1996
Предгорья Северного Урала (Печора)	$6,4 \pm 0,3$	1–10	Собств. данные
Русская равнина			
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	$6,8 \pm 0,2$	5–10	Собств. данные
Дань (Корткеросский р-н РК)	$7,0 \pm 0,3$	4–10	Куприянова, 1990
Рамень (Вельский р-н АО)	$7,1 \pm 0,3$	–	Куприянова, Наумов, 1986
Пермская область (южная тайга)	$6,4 \pm 0,2$	–	Преснецова, 1985
Фенноскандия			
Карелия	7,5	6–10	Ивантер, 1975
Западно-Сибирская равнина			
Сосьвинское Приобье	$6,3 \pm 0,0$	–	Буйдалина, 1992

Наиболее высокие показатели плодовитости для этого вида характерны для Северо-Восточной Азии. Например, в среднем течении Омолона они достигают 8,7 (Докучаев, 1979), а верхнем течении — 9,5 (Юдин и др., 1976), а в долине средней Лены — 8,5 эмбрионов (Вольперт, Шадрина, 2002). При этом максимальный размер выводка составляет здесь 14 детенышей.

Резорбция эмбрионов у средней бурозубки Печоро-Илычского заповедника наблюдается редко. Из 36 просмотренных самок она отмечена только у одной особи (2,6%).

В течение лета перезимовавшие животные приносят не менее двух пометов. Сеголетки первых выводков появляются в уловах в конце июня — начале июля. Появление первых прибылых в уловах фиксируется в разные годы в очень близкие сроки: в 1991 г. — 26 июня, в 1992 г. — 26 июня, в 1998 г. — 27 июня, в 2001 г. — 27 июня. Рождение молодых второго выводка приходится на август. Видимо, небольшая часть перезимовавших самок может давать третий помет. Так, у пойманной во второй половине августа самки беременность была совмещена с лактацией.

Сеголетки практически не принимают участие в воспроизводстве популяции. За весь период исследований было отмечено только 8 половозрелых прибылых зверьков, что составило 0,4% от общего числа сеголеток ($n = 2212$). Видимо, это общая закономерность, характерная для данного вида прилегающих равнин и Северного Урала. Так, например, в средней тайге Европейского Севера и Зауралья этот показатель также невысок и колеблется в пределах 1,2–1,8% (Рамазанова, 1983; Куприянова, Наумов, 1986), а на Косьвинском Камне Северного Урала половозрелые молодые животные в уловах отсутствовали (Большаков и др., 1996). В тоже время в южной тайге Уральского Прикамья они составляли ежегодно от 3,4 до 16,7% (Преснецова, 1985). На Северо-Востоке Азии участие в размножении сеголеток средней бурозубки является обычным явлением (Юдин и др., 1976; Докучаев, 1979; Вольперт, 1986; Ревин, 1989).

Структура популяции. Возрастная структура популяции у средней бурозубки, как и у других видов землероек, меняется в течение лета, что обусловлено размножением и элиминацией животных старших возрастных групп (рис. 18). Она очень близка к таковой у обыкновенной бурозубки, но падение удельного веса перезимовавших особей происходит к середине лета быстрее. Молодые животные появляются в уловах в июне (26,0%), в июле они уже преобладают в них (84,3%), а в августе составляют почти 90%.

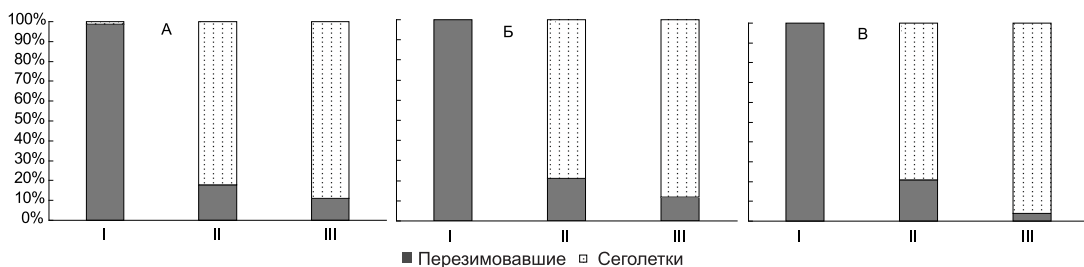


Рис. 18. Сезонная динамика возрастной структуры популяции средней бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике (в %). А — равнинный район, Б — предгорный район, В — горный район.

Возрастной состав популяции средней бурозубки существенно меняется по годам. Отмечена отрицательная связь числа перезимовавших особей во второй половине лета с численностью популяции. Коэффициент корреляции Спирмена составил для предгорной группировки $-0,60$ ($p < 0,05$), для равнинной популяции — $-0,69$ ($p < 0,01$). В годы высокой численности удельный вес взрослых животных был минимальным, а в годы низкой численности возрастал. В предгорной тайге доля взрослых животных колебалась от 0 до 42,9% и составила в среднем 13,9%. На равнине ее годовые изменения были сходны с предгорьями. В горном районе корреляция между данными популяционными параметрами отсутствовала. Все это свидетельствует о том, что большая роль в регуляции численности принадлежит перезимовавшим бурозубкам. Эти механизмы работают в условиях повышенной численности (равнина и предгорья), тогда как при более низкой плотности они отсутствуют.

Соотношение полов среди взрослой части популяции за все годы наблюдений было близко к единице и статистически не различалось. Лишь для предгорий характерно незначимое преобладание самок (табл. 15), доля которых в некоторые годы достигала здесь 92,9%. Для данного района отмечена положительная связь числа самок с плотностью популяции ($r_s = 0,59$; $p < 0,01$). Преобладание самок в августовских сборах зарегистрировано и для Сибирских Увалов (Слуту, 2009). Среди сеголеток также характерно некоторое превалирование самцов, особенно в предгорьях заповедника. В целом наши данные не отличаются от опубликованных материалов по другим равнинным районам Европейского Севера. Например, в Карелии в целом среди перезимовавшей части популяции соотношение полов близко 1:1 (Ивантер, 1975), в Вельском районе Архангельской области среди обеих возрастных групп это соотношение было также равным (Куприянова, Калинин, 1986). Равенство полов в половозрелой части популяции средней бурозубки Ю.В. Ревин (1989) связывает с тем, что у нее в отличие от других видов бурозубок, в ловушки одинаково ловятся как самцы, так и самки. Однако следует отметить, что в некоторых регионах восточной части ареала данного вида достоверно доминируют самцы: среди обеих возрастных групп в долине средней Лены (Вольперт, Шадрина, 2002), среди взрослых особей на протяжении всего периода на юге Дальнего Востока (Нестеренко, 1999).

Таблица 15

Возрастная и половая структура популяции средней бурозубки в разных ландшафтных районах заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	1380	13,9	147	51,0	0,08	1233	51,7	1,50
Предгорье	2795	15,1	332	46,7	1,46	2473	52,2	4,63
Горы	536	10,3	42	54,7	0,38	492	53,4	2,07

Динамика численности. Численность средней бурозубки по годам существенно меняется (рис. 19). Показатели обилия вида в равнинном районе колеблются от 3,2 до 46,2 экз., в предгорном районе — от 4,2 до 139,4 экз., в горном районе — от 1,4 до 63,2 экз. на 100 кон.-сут. Амплитуда колебаний численности животных значительно

повышается от равнины к горам. Если на равнине обилие землероек отличается в 14,4 раза, в предгорье — в 33,2 раза, то в горах — в 45,1 раза. Судя по опубликованным многолетним материалам, амплитуда изменений численности данного вида в равнинных районах Европейского Севера незначительна. На средней Вычегде показатели обилия меняются в 3 раза (Куприянова, 1990).

Изменения обилия животных в пределах заповедника синхронизированы в пространстве. Отмечена четкая связь между колебаниями численности средней бурозубки равнинного и предгорного районов с одной стороны ($r_s = 0,57$; $p < 0,001$), и между предгорным и горным районами ($r_s = 0,77$; $p < 0,001$) с другой. При этом обилие землероек в предгорьях и горах изменялось более синхронно. Пики численности одновременно во всех районах наблюдались в 1992, 1998, 2001, 2004 и 2007 гг. Они обычно совпадали с высоким обилием обыкновенной бурозубки, что предполагает влияние общих факторов на динамику популяций обоих видов. Некоторые особенности в динамике численности выявлены у средней бурозубки равнинного района. Здесь на фоне довольно высокого ее обилия в других частях заповедника в некоторые годы отмечены депрессии (1989, 1995 гг.).

На равнине за период наблюдений зарегистрировано девять пиков, в предгорье — только семь. Средняя продолжительность между ними составила, соответственно, 2,5 и 3 года. Эту особенность в динамике популяций разных ландшафтных районов подтверждают и периодограммы (рис. 20): наибольшая спектральная плотность приходится на 2 года на равнине и на 3 года в предгорьях. При этом совпадение пиков между районами наблюдалось в шести случаях (67%), что и объясняет сопряженность в изменениях численности средней бурозубки в этих районах.

В горном районе отмечены самые глубокие депрессии обилия землероек. В 1999 и 2002 гг. численность животных здесь опускалась ниже 0,7 экз. на 100 кон.-сут., что

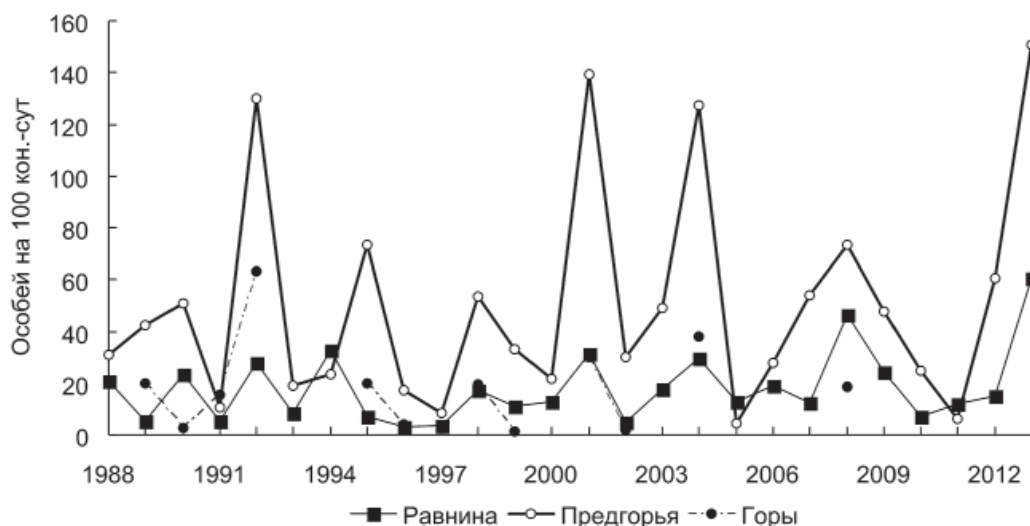


Рис. 19. Динамика численности средней бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учетов в канавки).

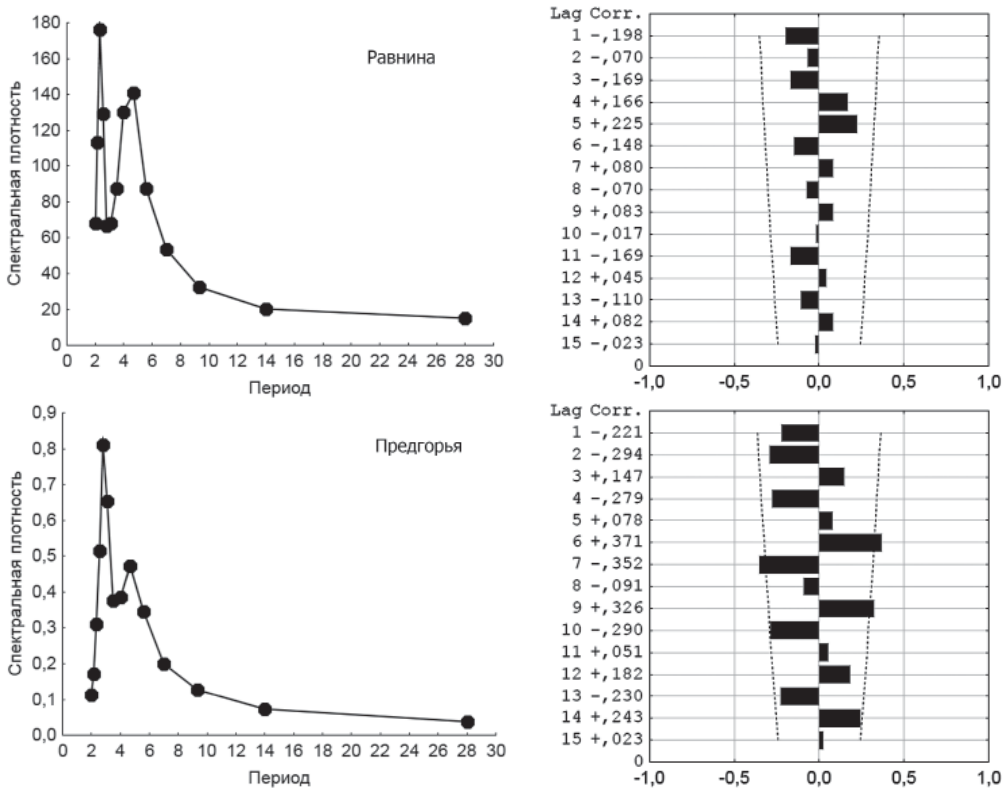


Рис. 20. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) средней бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в канавки).

было связано с неблагоприятными погодными условиями весны. В других районах понижение численности в эти годы было незначительным.

3.4. МАЛАЯ БУРОЗУБКА — *Sorex minutus* L.

Малая бурозубка по характеру распространения, как и обыкновенная бурозубка, — типичный западный палеаркт (Гуреев, 1979; Юдин, 1989), принадлежит к числу видов европейского происхождения (Иваницкая, 1985). Ю.В. Ревин (1989) относит ее к фауне южно-палеарктических хвойно-широколиственных лесов (неморальных элементов). На Северо-Востоке европейской части России и на Урале в пределах лесной зоны встречается повсеместно (Шарова, 1992; Куприянова, 1994). Обычна во всех ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

Численность. Численность малой бурозубки на территории заповедника, как и во многих частях ареала, незначительна (табл. 16). Практически повсеместно на Европейском Севере она не превышает 6,5 экз. на 100 кон.-сут. Несколько больше ее в горном районе Печоро-Илычского заповедника, где показатели численности составили 7,4 экз.

на 100 кон.-сут. На восточном макросклоне Урала ее обилие меньше: здесь на север от Южного до Полярного Урала уловы малой бурозубки понижаются с 4,6 до 0,4 экз. на 100 кон.-сут. (Шарова, 1985). А.А. Максимов с соавторами (1981) считают такой уровень плотности видовой нормой существования вида.

Таблица 16

Относительная численность малой бурозубки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Яныпупунер)	7,4	0,8–21,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	5,8	0–21,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	3,4	0,7–9,0	Куприянова, 2009а
Русская равнина			
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	6,0	0,4–17,6	Собств. данные
Дань (Корткеросский р-н РК)	6,4	1,8–9,6	Куприянова, 1990
Уляшово (Печорский р-н РК)	2,4	0–9,6	Куприянова, 2009а
Раменье (Велький р-н АО)	3,8	–	Куприянова, Наумов, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	–	0,2–4,4	Колоскова, 1976
Пинега (Пинежский р-н АО)	2,0	0,4–2,0	Куприянова, 2009а
Фенноскандия			
Южная Карелия	5,4	1,6–10,2	Ивантер, Ивантер, 1983

Местообитания. Многие исследователи отмечают большое сходство в биотопическом размещении малой и обыкновенной бурозубок (Строганов, 1957; Юдин, 1962; Michielsen, 1966; Пучковский, 1973; Куприянова, 1978; Долгов, 1985; Churchfield, 1990; Шварц и др., 1992; Ивантер, Макаров, 2001; Сергеев, 2003). По данным Б.И. Шефтеля (1990), центры пространственных ниш этих видов в Средней Сибири частично перекрываются. Аналогичный результат показал кластерный анализ стациального распределения шести видов бурозубок на Урале: обыкновенная и малая бурозубки вошли в одну пару (Большаков и др., 1996). В Карелии малая бурозубка по своим биотопическим предпочтениям занимает промежуточное положение между обыкновенной и средней бурозубками (Ивантер, 1975).

При этом некоторые разногласия среди исследователей вызывает отношение малой бурозубки к биотопам различной влажности. По мнению многих авторов, данный вид предпочитает более сухие участки по сравнению с обыкновенной бурозубкой. Эта точка зрения основывается на том факте, что в ряде регионов малая бурозубка наиболее плотно заселяет сосняки и ельники зеленомошные и совершенно избегает приручевые и заболоченные ельники и болота (Попов, 1960; Ивантер, 1975 и др.). Однако в ряде районов она явно тяготеет к влажным местообитаниям. Такой вывод был сделан, например, Е.А. Шварцем с соавторами (1992) в отношении Валдайской возвышенности. В бассейне средней Вычегды наибольшее число малой бурозубки было отловлено в крупнотравном ельнике, а в зеленомошных и сфагновых ельниках она встречалась

примерно в равном количестве (Куприянова, 1994). Под Сыктывкарком она постоянно ловилась на верховых болотах открытого и закрытого типа (Куприянова, Ануфриев, 1992). В Пинежском заповеднике столь же часто встречалась в зеленомошных и сфагновых лесах, как и в травяных биотопах (Куприянова, Сивков, 2007). На Онежском полуострове была обычной в ельниках сфагновых (12,7%) и встречалась в небольшом числе в сосняках лишайниковых (Пучковский, 1969а). В южной тайге Западной Сибири заселяет наиболее влажные биотопы — низинные болота и заболоченные леса (Равкин, Лукьянова, 1976). Приведенные данные демонстрируют более высокую толерантность малой бурозубки по сравнению с обыкновенной бурозубкой по отношению к различным местообитаниям, что в свое время отмечал В.А. Долгов (1985).

В Печоро-Илычском заповеднике экологический оптимум этого вида находится в травянистых пойменных лесах и на лугах (табл. 17), что в какой-то степени сближает его с равнозубой бурозубкой. В данных биотопах зарегистрированы максимальные для заповедника показатели обилия малой бурозубки. В равнинной части заповедника малая бурозубка отмечена во всех исследованных биотопах. Однако ельники долгомошные и сосняки лишайниковые являются явно чуждыми местообитаниями для данного вида. Наибольшее число животных было отловлено в ельниках травянистых и зеленомошных, расположенных в долине реки Печоры, соответственно, 49,2 и 30,6%. В единичном числе отмечена на верховых болотах.

Таблица 17

Биотопическое размещение малой бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	9,0	+0,15	+0,51
Ельник долгомошный	1,0	-0,90	-0,85
Ельник травянистый пойменный	14,6	+0,11	+1,47
Сосняк зеленомошный	4,4	-0,13	-0,27
Сосняк лишайниковый	0,8	-0,42	-0,89
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	4,8	-0,22	-0,73
Ельник травянистый пойменный	8,6	+0,14	+0,91
Ельник зеленом.-папоротниковый	4,2	-0,26	-0,99
Луг	8,4	+0,24	+0,82
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	6,0	-0,22	-0,24
Березняк травянистый	9,0	+0,03	+0,42
Луг подгольцовый	12,0	+0,24	+1,08
Травяно-моховая тундра	1,4	-0,59	-1,26

В предгорном районе малая бурозубка является эвритопным видом. Однако наибольшее число животных регистрировалось в ельниках травянистых и на лугах (примерно в равном количестве). Была обычной также на осоково-травяных болотах. В 2010 г. в

них фиксировалась максимальная численность малой бурозубки. Если в ельниках травянистых на 100 кон.-сут. отлавливалось 6,6 экз., то на болотах — 11,6 экз.

В горном районе наиболее оптимальными станциями являются местообитания подгольцового пояса. Здесь на лугах было поймано 52,7% всех животных, в травянистых парковых березняках — 29,1%. В горно-лесном поясе встречается реже — 17,3%. В небольшом числе встречается и в травяно-моховых тундрах, но их явно избегает, о чем свидетельствуют отрицательные значения биотопических показателей.

Размножение. Первые беременные самки в окрестностях Якши отмечены в уловах 19 мая. Это самые ранние сроки начала размножения данного вида, зафиксированные на территории заповедника. Обычно сеголетки появляются в уловах в первой декаде июля, что подтверждает мнение о несколько более позднем начале размножения малой бурозубки по сравнению с другими видами землероек (Снегиревская, 1947; Юдин, 1962; Ивантер и др., 1974; Куприянова, Наумов, 1986). В близкие сроки (в конце первой декады июля) наблюдала выход молодых в более южных районах Северного Урала Л.П. Шарова (1985).

Средняя плодовитость малой бурозубки равнинного района Печоро-Илычского заповедника незначительно отличается от аналогичных показателей из других регионов средней тайги Европейского Севера (табл. 18). Здесь она выше, чем в предгорьях и горах заповедника. Однако в ряде других районов Урала отмечены крупные размеры среднего выводка. По данным Л.П. Шаровой (1985) в разных районах Урала на одну самку приходилось 8,0–8,3 эмбрионов. Максимальная плодовитость отмечена на Южном Урале — 10,1 (Большаков и др., 1996).

Таблица 18

Размеры выводка у малой бурозубки в разных районах Урала и Европейского Севера

Район работ	Величина выводка		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Яныпупунер)	6,5 ± 0,8	4–8	Собств. данные
Южный Урал	10,1 ± 0,3	–	Большаков и др., 1996
Предгорья Северного Урала (Печора)	6,0 ± 0,6	1–9	Собств. данные
Русская равнина (средняя тайга)			
Раменье (Вельский р-н АО)	7,7 ± 0,3	–	Куприянова, Наумов, 1986
Дань (Корткеросский р-н РК)	7,0 ± 0,3	4–9	Куприянова, 1990
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	7,3 ± 0,4	6–9	Собств. данные
Фенноскандия			
Карелия	5,8 ± 0,5	2–11	Ивантер, 1975

Молодые животные практически не участвуют в размножении. За годы наблюдений были отмечены 4 половозрелых самки, что составило лишь 0,4% от общего числа сеголеток. Одна из них явно кормящая по состоянию сосков была поймана в окрестностях Якши 2 сентября (1996 г.). Для сравнения в других равнинных районах Европейского Севера значение в размножении сеголеток также незначительно: на юге Архангельской области — 1,1% (Куприянова, Наумов, 1986), в средней тайге Республики Коми — 1,4% (Куприянова, 1994), в Карелии — 0,2 (Ивантер, 1975). Между тем, в южной части Ура-

ла размножающиеся прибылые животные обычны (Снегиревская, 1974; Долгов и др., 1968). На Южном Урале они составляют 14,3% среди сеголеток (Шарова, 1985). Резорбция эмбрионов у просмотренных беременных самок из заповедника не отмечена.

Структура популяции. Возрастная структура популяции малой бурозубки в заповеднике сходна с такой у равнозубой бурозубки (рис. 21). В мае—июне в уловах встречаются только перезимовавшие особи. В июле их доля резко падает до 24,6%. Далее темпы отхода этой возрастной группы замедляются, в августе ее удельный вес составляет 20,3%. В сентябре преобладание молодых животных составляет в сборах 94,2%.

Отмечены четкие различия в возрастной структуре малой бурозубки разных ландшафтных районов (табл. 19). Число перезимовавших животных в равнинной части заповедника во второй половине лета было в два раза ниже, чем в горных районах. Это указывает на интенсивность размножения землероек в равнинном районе. Хотя в ближайшем к заповеднику Корткеросском районе Республики Коми удельный вес старшей возрастной группы был выше, чем в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника, и составил 19,5% (Куприянова, 1994). В Карелии за все годы наблюдений доля перезимовавших равнялась лишь 13,3% (Ивантер, 1975).

Таблица 19

Возрастная и половая структура популяции малой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	413	12,1	50	74,0	11,52	363	51,2	0,22
Предгорье	398	27,4	109	71,6	20,27	289	58,8	9,00
Горы	171	28,1	48	77,1	14,08	123	52,0	0,20

Среди перезимовавших животных во всех ландшафтных районах статистически значимо преобладали самцы. Их доля в уловах в этой возрастной группе во второй поло-

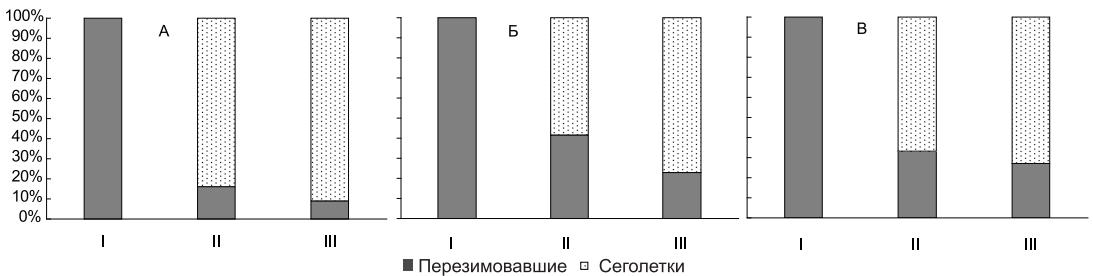


Рис. 21. Сезонная динамика возрастной структуры популяции малой бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

вине лета колебалась от 71,6% (предгорья) до 77,1% (горы). Значительное превалирование самцов среди перезимовавших животных отмечено также в Карелии (Ивантер, 1975), в средней тайге Республики Коми (Куприянова, 1994) и в разных районах Урала (Шарова, 1985). Среди сеголеток соотношение полов в равнинном и горном районах было близко 1:1, соответственно, 51,2 и 52,1%. Только в предгорьях достоверно преобладали самцы (58,8%).

Динамика численности. Средние индексы обилия малой бурозубки в равнинном районе заповедника варьировали от 0,4 до 17,6 экз., в предгорном районе — от 0 до 21,2 экз., в горном районе — от 0,8 до 21,4 экз. на 100 кон.-сут. Таким образом, численность вида изменялась на равнине в 44 раза, в горах — в 27 раз. Наибольший размах колебаний отмечен в предгорном районе.

Динамика популяций малой бурозубки в разных ландшафтных районах характеризовалась значительной асинхронностью (рис. 22). Так, значение рангового показателя корреляции Спирмена между обилием землероек равнинного и предгорного районов составило лишь 0,20 ($p = 0,36$). Наиболее высокие подъемы численности вида в равнинном районе пришлось на 1994, 1997, 2003 и 2008 гг., в предгорной тайге — на 1992, 2001 и 2006 гг., а в горных лесах — на 1991, 2001 и 2004 гг. Однако в период с 1996 по 2004 г. отмечены довольно согласованные изменения численности малой бурозубки. Наиболее глубокая депрессия численности малой бурозубки отмечена в 1999 г. во всех районах одновременно. Она совпала с аналогичной фазой цикла у обыкновенной бурозубки.

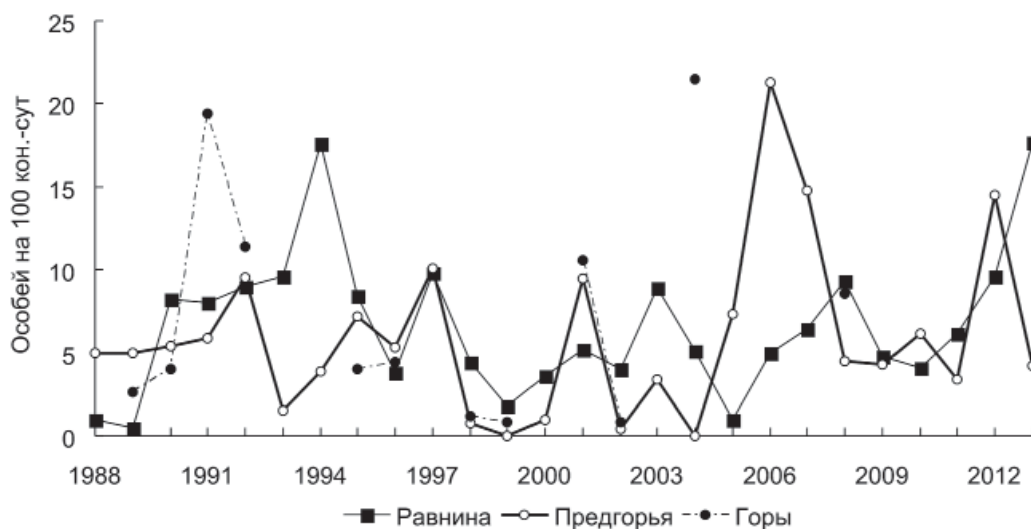


Рис. 22. Динамика численности малой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки).

3.5. КРОШЕЧНАЯ БУРОЗУБКА — *SOREX MINUTISSIMUS* Zimmermann

Крошечная бурозубка относится к древнетаежному (дальневосточному) фауногенетическому комплексу (Шварц, 1989; Нестеренко, 1999), что аналогично фауне «средней бурозубки и соболя» Е.Н. Матюшкина (1972). Занимает обширный (транспалеарктический) ареал и является одним из наименее изученных видов землероек (Юдин, 1971, 1989; Долгов, 1967; Гуреев, 1979). На севере Русской равнины, скорее всего, обитает по всей таежной зоне, но из-за ограниченности применения ловчих канавок конфигурация ареала здесь не выяснена. Находки этого вида в Республике Коми концентрируются в ее южной части. Самые северные точки расположены в пределах северной подзоны тайги: Уляшово Печорского района Республики Коми (Куприянова, 1994) и среднее течение реки Печорская Пижма. В Архангельской области встречается на Пинеге и на Онежском полуострове (Пучковский, 1969; Куприянова, Сивков, 2000). На Урале до недавнего времени северным пределом ее распространения считали гору Чистоп на севере Свердловской области (Шарова, 1992). Нами этот вид найден севернее в Печоро-Ильском заповеднике как на самом юге горного района (г. Яныпупунер), так и на самом севере (г. Турыньянер). Крошечная бурозубка отлавливалась исключительно в канавки. На территории заповедника она отмечена во всех ландшафтных районах.

Численность. Практически везде крошечная бурозубка — один из самых малочисленных видов семейства землероек. Обычно за многие годы работы на одном ста-

Таблица 20

Относительная численность крошечной бурозубки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным отлова ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	0,5	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	0,5	0–2,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	0,1	0–1,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	0,5	0–1,6	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0,8	–	Куприянова, Наумов, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	0,8	–	Колоскова, 1976
Пинега (Пинежский р-н АО)	1,2	0–1,2	Куприянова, 2009а
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,8	0–2,0	Собств. данные
Дань (Корткеросский р-н РК)	1,2	0,2–2,6	Куприянова, 1990
Уляшово (Печорский р-н РК)	0,4	0,2–1,2	Куприянова, 2009а
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,1	0–1,9	Ивантер, Ивантер, 1983

онаре отлавливается незначительное число животных. Например, в Южной Якутии на Олекме этот вид в суммарных уловах землероек был представлен всего лишь 2% (Ревин, 1989). В Северном Приохотье за 10 лет работы было добыто 26 экз. или 0,9% от числа всех бурозубок (Докучаев, 1990). В Северном Забайкалье и Прибайкалье относительная численность в разных котловинах колебалась от 0,7 до 1,6 экз. на 100 кон.-сут. (Лямкин и др., 1985). В Западной Сибири средние показатели обилия данного вида редко достигали 1,0 экз. на 100 кон.-сут. (Юдин, 1988). На юге Дальнего Востока встречается практически везде, но также является относительно редким видом. Однако здесь зафиксирована и самая высокая численность в ареале — 6,7 экз. на 100 кон.-сут. (Нестеренко, 1999).

На Европейском Севере и Урале средние показатели крошечной бурозубки не превышали 1,4 экз. на 100 кон.-сут. (табл. 20). На этом фоне можно лишь отметить очень низкие индексы численности (0,1 экз.) в Карелии и в припечорской части (средняя тайга) предгорного района Печоро-Ильчского заповедника. На остальной территории заповедника индексы обилия колебались от 0,5 до 0,8 экз. на 100 кон.-сут.

Местообитания. Крошечная бурозубка заселяет разнообразные биотопы и считается одним из самых политопных видов землероек (Юдин и др., 1979; Долгов, 1985). Однако, как заметил Ю.В. Ревин (1989), из-за редкости этого вида стациальное распределение его носит «смазанный» характер, что очевидно и послужило основанием для подобного вывода. В небольшом количестве она ловится во многих местообитаниях. Например, в Приладожье в Карелии она отмечена в 8 из 10 биотопах. При этом показатели обилия в них колебались от 0,1 до 1,0 экз. на 100 кон.-сут. (Ивантер, Макаров, 2001). В средней

Таблица 21

Биотопическое размещение крошечной бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F _{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	1,0	+0,37	-0,04
Ельник долгомошный	3,4	+0,72	+1,72
Ельник травянистый пойменный	0,6	-0,51	-0,34
Сосняк зеленомошный	0,2	-0,54	-0,63
Сосняк лишайниковый	0,06	-0,55	-0,73
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	0,4	+0,41	+0,90
Ельник травянистый пойменный	0,06	-0,85	-0,80
Ельник зеленом.-папоротниковый	0,4	+0,41	+0,90
Луг	0,04	-0,41	-0,90
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	0,6	+0,04	+0,91
Березняк травянистый	0,4	-0,12	-0,91
Луг подгольцовый	0,6	+0,05	+0,91
Травяно-моховая тундра	0,4	+0,08	-0,91

тайге бассейна р. Вычегды она также отмечена во всех станциях, в которых работали ловчие канавки, но и здесь индексы численности данного вида в них изменялись от 0,2 до 1,8 экз. на 100 кон.-сут. и лишь в ельниках сфагново-черничных обилие землероек было несколько выше (Куприянова, 1994). Более определенно о тесной связи крошечной бурозубки в горах юга Западной Сибири с конкретными типами местообитаний — черневой тайгой пишет В.Е. Сергеев (2003). В Атласе европейских млекопитающих отмечается его предпочтение к сырым ельникам с плотным покровом зеленых мхов (Sulkava, 1999). На Валдайской возвышенности намечается совпадение между местами поимок этого вида и стациальным распределением средней бурозубки (Шварц и др., 1992). На Урале результаты кластерного анализа показали большое сходство в выборе местообитаний крошечной бурозубки с равнозубой бурозубкой (Большаков и др., 1996).

В Печоро-Илычском заповеднике крошечная бурозубка встречается во всех исследованных станциях. Однако в равнинном и предгорном районах явно тяготеет к сообществам таежного типа (табл. 21). Здесь максимальные положительные значения показателей биотопической приуроченности этого вида характерны для ельников долгомошных и зеленомошных.

В равнинной части заповедника в этих двух биотопах было отловлено 83,7% всех особей. При этом она явно избегает пойменных стадий и разных типов сосновых лесов. Они, судя по коэффициенту верности биотопу, являются чуждыми для крошечной бурозубки. В Корткеросском районе Республики Коми характерными ее станциями являются ельники заболоченные, смешанные зеленомошно-черничные леса и вырубки и чуждыми — сосновые леса и ельники приречные (Куприянова, 1994). Однако на Онежском полуострове этот вид более обычен в борах разного типа (Пучковский, 1969а).

В горном районе распределение крошечной бурозубки по местообитаниям более равномерное. Она является здесь эвритопным видом. В небольшом количестве встречается во всех высотных поясах, вплоть до горной тундры.

Размножение. В связи с большой редкостью этого вида в уловах сведения о его размножении крайне скудны. За весь период в Печоро-Илычском заповеднике были пойманы только две беременные самки и обе в горном районе в конце июля. Каждая из них имела по 9 эмбрионов. Безусловно, на основе этого материала делать какие-то выводы о плодовитости вида крайне сложно. Тем не менее, эти данные показательны, так как максимальное число в помете крошечной бурозубки в Западной Сибири и на Дальнем Востоке достигает только 7 эмбрионов (Юдин, 1962; Наземные млекопитающие ..., 1984), а в Северном Забайкалье — 8 эмбрионов (Лямкин и др., 1985). 18 августа 1990 г. была добыта кормящая самка. Единственный взрослый самец, пойманный в конце августа, имел хорошо развитые семенники ($4,4 \times 3,1$ мм). Первые сеголетки отмечены в уловах 12 июля (1990 г.). Все прибылые животные в выборке были неполовозрелыми.

Структура популяции. В августе в равнинном ($n = 51$) и предгорном ($n = 12$) районах заповедника доля перезимовавших животных в выборках была очень близка и составляла, соответственно, 17,6 и 16,7%. Это существенно ниже, чем в Карелии, где удельный вес взрослых особей достигает 35% (Ивантер, 1975). Однако выше, чем на средней Вычегде, где эта возрастная группа составляла в уловах в последний летний месяц всего лишь 8,9% (Куприянова, 1994). Особенно много перезимовавших особей в горах. В разных высотных поясах горы Янышупунер их ($n = 12$) удельный вес достигал 66,7%. Во второй половине июля 2007 г. в северной части горного района (гора Турыньянер) в тундрах были добыты четыре бурозубки, три из которых оказались взрослыми.

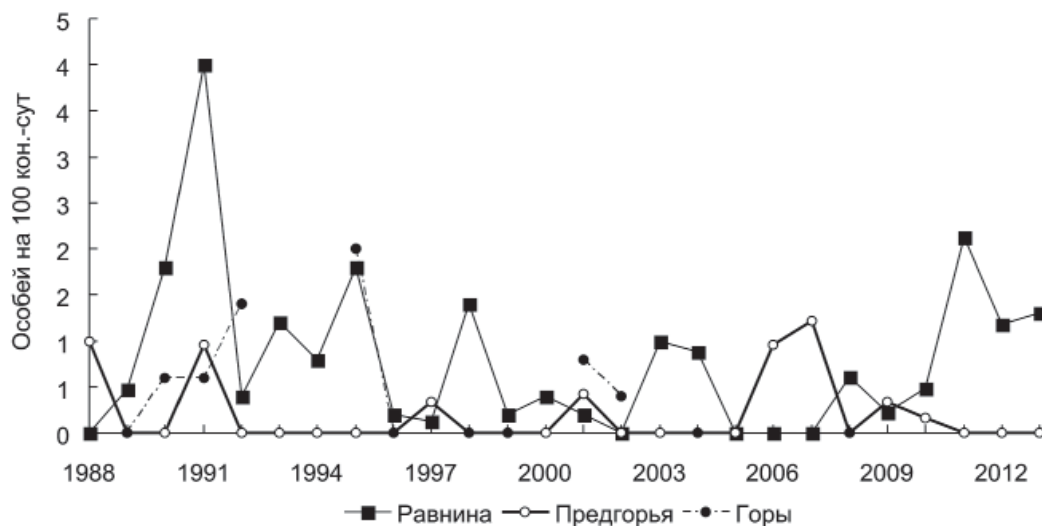


Рис. 23. Динамика численности крошечной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета в канавки).

ми (75%). Данный показатель свидетельствует об очень низких темпах воспроизводства крошечной бурозубки в этом ландшафтном районе.

В имеющейся выборке среди перезимовавших животных равнинного и предгорного районов соотношение полов среди обеих возрастных групп было близко 1:1. В других равнинных районах Европейского Севера обычно в уловах преобладают самцы, доля которых превышает 65% (Ивантер, 1975; Куприянова, 1994). Такое соотношение в Печоро-Ильчском заповеднике характерно только для перезимовавшей части ($n = 15$) популяции крошечной бурозубки гор, где доля самцов очень высока — 80% ($\chi^2 = 5,4$; $p < 0,05$).

Динамика численности. Амплитуда колебаний численности у этого вида незначительна, поэтому выявить какие-то закономерности в динамике его обилия очень сложно (рис. 23). Обычно годы с небольшой уловистостью животных чередуются с годами, когда эти землеройки отсутствуют в сборах. В равнинном районе заповедника, например, крошечная бурозубка за период наблюдений (24 года) ловилась только 19 лет, в предгорьях — 8 лет. В горах регистрировалась 6 лет из 10.

Сопряженность в динамике численности вида между разными ландшафтными районами отсутствует. В многолетнем аспекте выделяется период относительно высокой численности в начале (1988–1992 гг.) и в конце исследований (2011–2013 гг.). В эти периоды показатели обилия в некоторые годы превышали 1 экз. на 100 кан.-сут.

3.6. РАВНОЗУБАЯ БУРОЗУБКА — *SOREX ISODON* L.

Равнозубая бурозубка — восточный палеаркт, ареал которой простирается от Камчатки до Скандинавского полуострова. В своем распространении она более строго придерживается лесного пояса, чем другие виды землероек (Долгов, 1985). Е.А. Шварц (1989) относит ее к алтайскому фауно-генетическому комплексу. Позднее В.Е. Сергеев

(2003) приводит веские доказательства в пользу этого положения. Несмотря на то, что большая часть Республики Коми лежит в пределах области распространения данного вида, равнозубая бурозубка в обобщающих сводках по этому региону не приводилась (Остроумов, 1972; Марвин, Турьева, 1979), так как долгое время отождествлялась с обыкновенной бурозубкой. Лишь в последние десятилетия стала в общих чертах известна конфигурация ареала этого вида на Северо-Востоке европейской части России (Мелкие млекопитающие ..., 1994; Бобрецов, 1996). В Уральской горной стране северная граница проходит на Приполярном Урале, однако распространение вида здесь носит мозаичный характер (Шарова, 1981, 1992).

Численность. На Европейском Севере равнозубая бурозубка — довольно редкий вид (табл. 22). Средние показатели ее численности изменялись в разных районах от 0 до 2,4 экз. на 100 кон.-сут. (Пучковский, 1969; Колоскова, 1976; Куприянова, Наумов, 1983; Ивантер, Ивантер, 1988а; Куприянова, 1990, 2009б). Такой же уровень обилия отмечен и в равнинном районе заповедника (0,2 экз. на 100 кон.-сут.), а также в равнинной части Северного Зауралья. В последнем случае показатели учета колебались по годам от 0,1 до 1,7 экз. (в среднем 0,8) на 100 кон.-сут. (Рамазанова, 1984). В предгорьях Урала относительная численность вида в припечорской части заповедника повышается до 9,6 экз. на 100 кон.-сут. В то же время в бассейне Илыча в пределах северной тайги она ненамного превышала показатели, отмеченные для равнинных популяций.

Таблица 22

Относительная численность равнозубой бурозубки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным отлова ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	6,5	—	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпунар)	28,0	0,6–82,6	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	9,6	0–61,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	4,2	0–16,6	Куприянова, 2011
Русская равнина			
Пинега (Пинежский р-н АО)	1,6	0–2,0	Куприянова, 2009б
Раменье (Вельский р-н АО)	0,6	—	Куприянова, Наумов, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	—	0,4–3,2	Колоскова, 1976
Онежский полуостров	0,9	—	Пучковский, 1969
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,2	0–2,2	Собств. данные
Дань (Корткеросский р-н РК)	2,4	1,4–4,6	Куприянова, 1990
Уляшово (Печорский р-н РК)	0	0	Куприянова, 2009б
Фенноскандия			
Карелия	0,05	—	Ивантер, Ивантер, 1988а

Высокая численность равнозубой бурозубки отмечена в горном районе заповедника. На западном склоне г. Яныпунар средний показатель обилия составил 28,0 экз. на 100 кон.-сут. Здесь она занимала второе место в сборах землероек (18,7%), а в некото-

рые годы (1989) даже доминировала среди них (48,4%). Равнозубая бурозубка относительно редка в нижней части горно-лесного пояса, где большие площади заняты ельниками зеленомошными. В верхней части горно-лесного пояса (27,6 экз.) и в подгольцовом (29,2 экз. на 100 кон.-сут.) это уже обычный, а в некоторые годы и многочисленный вид. Максимальная численность отмечена в березняках травянистых подгольцовых — 105 экз. на 100 кон.-сут. Выше, в горных тундрах, обилие равнозубой бурозубки резко падает и составляет уже 7,6 экз. на 100 кон.-сут.

Высокая численность данного вида на западных склонах горного района Печоро-Ильчского заповедника (по крайней мере, его южной части) — явление уникальное как для севера европейской части России, так и для Уральского региона в целом. Следует отметить, что на восточном макросклоне Северного Урала он отсутствовал в многолетних уловах на Косьвинском Камне и Чистопе (Шарова, 1992). Относительно высокая его значимость, но при меньшем уровне обилия, отмечена только для г. Иремель на Южном Урале (Мелкие млекопитающие..., 1986). Однако, по данным тех же авторов, этот вид не обнаружен на другом хребте этой части Урала — Ирэндьке.

По уровню численности равнозубая бурозубка гор заповедника сопоставима или даже превышает аналогичные показатели для гор юга Западной Сибири, для которых приводятся самые высокие оценки обилия вида в ареале. Она многочисленна в горной тайге Кузнецкого Алатау (Сергеев, 2003; Бабина, 2009), на Алтае (Лукиянова, 1992; Долговых, 2006; Литвинов, Пожидаева, 2007; Виноградов, 2010), в Саянах (Малышев, 2007), а также на северном макросклоне Хамар-Дабана (Швецов, 1977). Максимальная относительная численность вида на этих территориях колебалась от 15 до 90,6 экз. на 100 кон.-сут. В.В. Виноградовым (2010) было показано, что в горах юга Сибири доминирование равнозубой бурозубки в населении мелких млекопитающих четко совпадало с избыточно-влажными районами. К таким территориям относятся и западные склоны Северного Урала в пределах Печоро-Ильчского заповедника.

Местообитания. По сравнению с другими видами землероек населяет в Печоро-Ильчском заповеднике сравнительно узкий спектр местообитаний, главным образом лесные травянистые станции, что позволяет отнести ее к стенотопным видам. Так, 75% от общего числа ($n = 28$) отловленных на равнине животных пришлось на ельники травяные пойменные. В предгорье в этих станциях поймано 80,9% (из 382 экз.), тогда как в ельниках зеленомошных — всего 9,7%. В сосновых лесах этот вид встречен не был. Аналогичные цифры приводит И.Ф. Куприянова (1990) для Корткеросского района Республики Коми, где в ельниках крупнотравных приручьевых было добыто 77,8% всех животных. Равнозубая бурозубка в равнинном и предгорном районах заповедника явно отдает предпочтение одному типу местообитаний. Максимальные значения коэффициента биотопической приуроченности (больше +0,70) отмечены только для ельников травяных пойменных, тогда как в отношении других местообитаний они были отрицательными (табл. 23). На эту же особенность в биотопическом размещении указывают и показатели верности биотопу. Приуроченность к травянистым темнохвойным лесам — характерная особенность данного вида на Европейском Севере (Куприянова, 1978а, 1994; Ивантер, 1981; Ивантер, Ивантер, 1988а; Бобрецов, 1996; Поздняков, 1997; Кутенков, 2006). На Онежском полуострове и Валдайской возвышенности он заселяет в том числе и разные типы лугов (Пучковский, 1969; Шварц и др., 1992). Следует отметить, что в Сибири спектр занимаемых местообитаний значительно шире (Лукиянова, 1975; Равкин, Лукиянова, 1976; Юдин

и др., 1979; Ревин, 1989; Долговых, 2006), но и здесь четко выражена приуроченность к залесенным и достаточно увлажненным биотопам с хорошо развитым высокотравьем (Лукьянова, 1992). В Финляндии обитает в еловых лесах с плодородными почвами, на влажных лугах по берегам рек и озер (Hanski, Kaikusalo, 1989). На Чукотке, восточной периферии ареала, распространение вида ограничено пойменными участками (Докучаев, 1994).

Таблица 23

Биотопическое размещение равнозубой бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	0,2	-0,31	-0,25
Ельник долгомошный	0	-	-0,53
Ельник травянистый пойменный	1,6	+0,87	+1,78
Сосняк зеленомошный	0	-	-0,53
Сосняк лишайниковый	0,03	-	-0,49
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	1,8	-0,67	-0,56
Ельник травянистый пойменный	18,8	+0,75	+1,46
Ельник зеленом.-папоротниковый	0,4	-0,86	-0,72
Луг	4,8	-0,11	-0,20
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	27,6	+0,06	+0,39
Березняк травянистый	31,8	+0,13	+0,78
Луг подгольцовый	26,6	-0,005	+0,30
Травяно-моховая тундра	7,6	-0,38	-1,46

Биотопическое распределение равнозубой бурозубки в горном районе Печоро-Ильчского заповедника во многом напоминает ее размещение в высотных поясах Северного Алтая, максимальное обилие которой зарегистрировано в подгольцовом и лесном поясах (Долговых, 2006). Основными биотопами в этих поясах на территории заповедника являются травянистые типы — пихто-ельники крупнопоротниковые и аконитово-разнотравные леса, березняки и луга подгольцовые. Судя по коэффициентам биотопической приуроченности, в горах равнозубая бурозубка ведет себя как эвритопный вид. Однако при этом она явно избегает травяно-моховые тундры (отрицательные значения показателей биотопической приуроченности). В тоже время в Центральном Алтае прослеживается тесная связь вида с травяно-ерниковыми тундрами (Долговых, 2006), а в горных тундрах Кузнецкого Алатау выходит по численности на первое место (Бабина, 2009).

Размножение. Начало размножения у равнозубой бурозубки в заповеднике, как и в других западных районах ареала вида (Skaren, 1979; Ивантер, Ивантер, 1988a), приходится на более поздние сроки, чем у других видов бурозубок, но и раньше заканчивается. Первая беременная самка здесь отмечена 24 мая (1989 г.), последняя — 15 августа (1993 г.). По сравнению с обыкновенной бурозубкой различия в сроках начала репродукции составляют 15–20 дней. Продолжительность периода размножения в печорской

тайге превышает чуть более 3 месяцев. В восточной части ареала основные фенологические даты репродуктивного цикла приурочены к тому же времени, что и у других бурозубок, но несколько сдвинуты к осени (Юдин, Барсова, 1967; Сообщества ..., 1978; Лямкин и др., 1985; Докучаев, 1998). Лишь В.Ф. Лямкин с соавторами (1985) отмечали, что продолжительность размножения у этого вида в Северном Забайкалье и Прибайкалье меньше, чем у других видов землероек, хотя и здесь сроки его окончания приходится на сентябрь.

Взрослые самки приносят за сезон по два выводка. Самки с первой беременностью встречаются с конца мая по конец июня, со второй — со второй половины июля до середины августа. Первые сеголетки отмечены в уловах со 2 июля (1992 г.). Молодые зверьки практически не участвуют в размножении. За все годы отловлена лишь одна половозрелая самка (0,1%). Этот показатель будет несколько выше, если допустить, что часть молодых самок с увеличенными матками, встречающаяся в некоторые годы, принимает участие в репродукции. Однако и в этом случае участие сеголеток в размножении не превышает 1,4%, что совпадает с данными приводимыми И.Ф. Куприяновой (Млекопитающие ..., 1994) для средней равнинной тайги Республики Коми. На западной окраине ареала (Финляндии и Карелии) случаи созревания молодых самок не отмечены (Skaren, 1979; Ивантер, Ивантер, 1988а). В тоже время для Сибири это вполне обычная закономерность (Лямкин и др., 1985; Ревин, 1989). Впрочем, и здесь по отдельным районам данный показатель варьирует от 0 до 42,4%.

Число эмбрионов у перезимовавших самок колеблется от 3 до 11 и составляет в среднем по предгорному и горному районам $7,5 \pm 0,4$ ($n = 21$). При этом в горах интенсивность размножения выше, средняя плодовитость достигает $7,7 \pm 0,5$ ($n = 13$), тогда как в предгорьях заповедника — $7,1 \pm 0,7$ ($n = 8$). Такие высокие показатели плодовитости приводятся в литературе только для гор Южной Сибири и Приохотья (Юдин и др., 1979; Докучаев, 1990), где равнозубая бурозубка многочисленна. В районах с низкой численностью, например, в Карелии средняя плодовитость вида достигает лишь 5,1 эмбрионов (Ивантер, Ивантер, 1988а), в бассейне Средней Вычегды — 6,1 эмбрионов (Куприянова, 1990). Эмбриональная смертность у бурозубок Северного Урала довольно значительна. Резорбция эмбрионов отмечена у 2 из 14 самок (14,3%).

Структура популяции. Особенностью возрастной структуры равнозубой бурозубки является значительное преобладание в уловах молодых животных уже в середине лета (рис. 24). В горных районах Печоро-Илычского заповедника доля сеголеток в июле достигала уже 84,3%. При этом в мае—июне ловились исключительно перезимовавшие особи. К этому следует добавить, что у обыкновенной бурозубки молодые зверьки уже в июне составляли в популяции заповедника 36,2%. Это также одно из свидетельств более позднего и, по-видимому, активного начала размножения равнозубой бурозубки в данном районе. В равнинных среднетаежных регионах (Карелия, Республика Коми) сеголетки также появляются в уловах только в июле, но их доля в среднем здесь несколько меньше, чем в горах заповедника, и колеблется в пределах 72,1–72,3% (Ивантер, Ивантер, 1988а; Куприянова, 1994). В Южной Якутии также обращает на себя внимание увеличенное (по сравнению с другими видами) число молодых животных в середине лета (Ревин, 1989).

Сравнение удельного веса старшей возрастной группы за вторую половину лета выявило ландшафтные различия по этому показателю (табл. 24). Число перезимовавших животных было в два раза (18,2%) выше в равнинном районе заповедника по сравне-

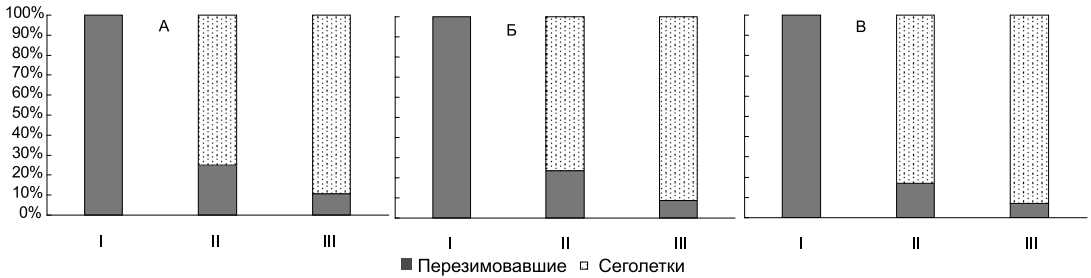


Рис. 24. Сезонная динамика возрастной структуры популяции равнозубой бурозубки в Печоро-Ильичском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

нию с горными районами. В связи с этим нами по материалам некоторых исследователей (Ивантер, Ивантер, 1988а; Куприянова, 1994) были рассчитаны значения данного показателя для других равнинных регионов Европейского Севера, где они колебались от 18,2 до 20,2%. Оказалось, что в равнинных районах доля старшей возрастной группы достоверно больше, чем в горных популяциях. Быстрая смена поколений в популяциях равнозубой бурозубки в горных ландшафтах свидетельствует, по-видимому, о высокой интенсивности размножения.

Таблица 24

Возрастная и половая структура популяции равнозубой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильичского заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	22	18,2	4	25,0	1,00	18	61,1	0,89
Предгорье	443	9,5	42	47,6	0,09	401	46,9	1,56
Горы	682	9,1	62	61,3	3,16	620	51,3	0,41

Возрастной состав популяции вида по годам сильно варьирует. В горных районах отмечена тесная отрицательная связь его с динамикой численности популяции ($r_s = -0,95$; $p < 0,001$). В годы высокой плотности бурозубок доля взрослых животных была очень низкой (5,7–9,0%), а в годы низкой численности — высокой (25,0–100%).

Половая структура равнозубой бурозубки значительно меняется по ландшафтным районам заповедника. Среди перезимовавшей части популяции в равнинном и предгорном районах намечается некоторое преобладание самок, а в горах — самцов. Однако объем материала оказался недостаточным, чтобы доказать ее статистическую значимость. Тенденция к превалированию самок в уловах у этого вида отмечена и в других частях ареала (Куприянова, 1994; Докучаев, 1990; Вольперт, Шадрина, 2002). Среди молодых животных соотношение полов в горных районах оказалось равным, тогда как некоторое преобладание самцов отмечено на равнине.

Динамика численности. В равнинном районе заповедника диапазон изменений численности равнозубой бурозубки по годам незначительный и укладывается в пределы от 0 до 2,2 экз. на 100 кон.-сут. (рис. 25). В течение 23 лет наблюдений она ловилась здесь только восемь лет. Близкие цифры приводит И.Ф. Куприянова (1990) для средней тайги Вычегды, где показатели обилия изменялись от 1,4 до 4,6 экз. на 100 кон.-сут., но здесь животные отлавливались в небольшом количестве ежегодно.

В предгорном районе отмечены более масштабные по своей амплитуде изменения численности — от 0 до 61,1 экз. на 100 кон.-сут. Причем нулевой результат зафиксирован только один раз в 1999 г. На кривой изменения численности отчетливо выявляются два периода, которые различаются разной динамикой. Период с 1988 по 1997 г. характеризуется высокими пиками и незначительными депрессиями. Пики отмечены в 1989, 1992, и 1995 гг., показатели обилия в эти годы колебались от 27,0 до 35,9 экз. на 100 кон.-сут. В последующий период (1998–2010 гг.) они уже ни разу не достигали такого уровня. Максимум численности, отмеченный в это время, составил всего лишь 13,9 экз. на 100 кон.-сут. Депрессии были наиболее глубокими. Наиболее высокая амплитуда колебаний численности равнозубой бурозубки отмечена в горном районе. Показатели обилия изменялись здесь по годам от 0,3 до 82,6 экз. на 100 кон.-сут.

Изменения численности вида в предгорьях Северного Урала имеют довольно регулярный характер. Спектральный и автокорреляционный анализы выявили периодическую составляющую, равную трем годам (рис. 26).

Показатели относительной численности равнозубой бурозубки в разных ландшафтных районах заповедника изменялись в целом синхронно. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между обилием животных горного и предгорного районов составил +0,73 ($p = 0,007$), между равнинным и горным районами — +0,65 ($p = 0,02$). Только

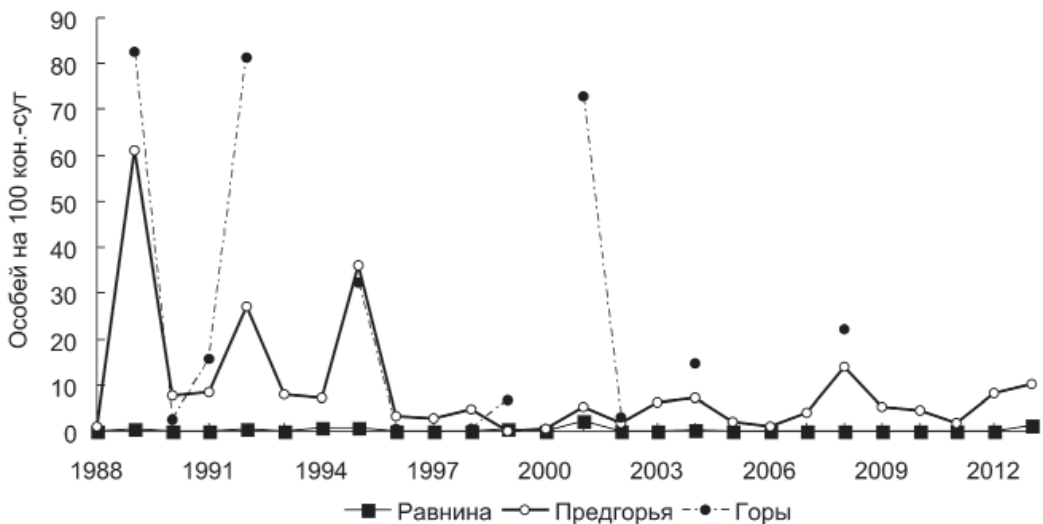


Рис. 25. Динамика численности равнозубой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки).

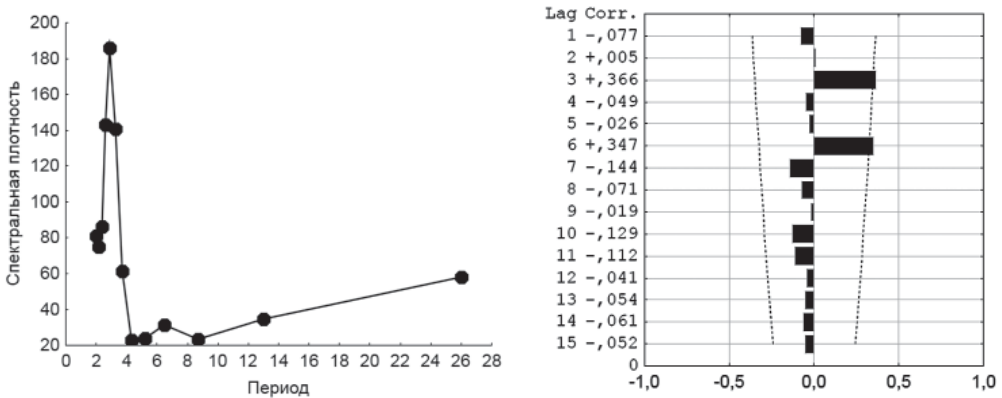


Рис. 26. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) равнозубой бурозубки в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в канавки).

между колебаниями обилия бурозубок равнинного и предгорного районов он оказался недостоверным ($+0,29$; $p = 0,18$), но возможно это связано с тем, что численность вида в равнинной части заповедника очень мала. Пики обилия равнозубой бурозубки пришлись в горах на 1989, 1992, 1995, 2001 и 2008 гг. и совпали с таковыми в предгорьях Урала.

3.7. ОБЫКНОВЕННАЯ КУТОРА — *NEOMYS FODIENS* Pennant

Один из самых широко распространенных видов землероек с транспалеарктическим ареалом. Выделяется в самостоятельную фауну южно-палеарктических полуводных элементов (Матюшкин, 1972; Ревин, 1989; Нестеренко, 1999). Населяет практически всю территорию европейского Северо-Востока и Урала (Млекопитающие ..., 1994; Большаков и др., 1996). Однако специфический образ жизни, четкая привязанность к определенным местообитаниям, делают кутору довольно неприметным животным. Она регистрируется гораздо реже других мелких млекопитающих. Уловы в ловчие канавки, которые, как правило, располагаются вне типичных стадий ее обитания, далеко не всегда могут быть показателем относительного обилия этого вида (Ивантер, 1975). В Печоро-Илычском заповеднике она встречается по всей территории. В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) отмечали в свое время, что кутора на верхней Печоре не редкий вид и ее хорошо знают местные жители.

Численность. Средняя численность вида в Печоро-Илычском заповеднике мало отличается от аналогичных показателей в других регионах Европейского Севера. Она повсеместно низкая, в равнинных районах не превышает 0,8 экз. на 100 кон.-сут. (табл. 25). Лишь в горном районе Печоро-Илычского заповедника показатели обилия достигают 1,6 экз. на 100 кон.-сут. Это обусловлено тем, что спектр оптимальных стадий для куторы здесь расширяется. Самая высокая численность отмечена на Южном Урале, где

на 100 кон.-сут. отлавливалось от 12,0 до 49,2 экз. (Шарова, 1990). По-видимому, это самые высокие оценки обилия для этого вида в ареале.

Таблица 25

Относительная численность обыкновенной куторы в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	0,2	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	1,6	0–3,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	0,5	0–2,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	0,6	0–0,8	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0,5	–	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	0,2	0–0,8	Куприянова, Сивков, 2000
Дань (Корткеросский р-н РК)	0,6	0,2–3,8	Куприянова, 1994
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,6	0–4,0	Собств. данные
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,3	0–1,6	Ивантер, Ивантер, 1983

В горном районе Печоро-Ильчского заповедника встречается во всех высотных поясах. В горно-лесном поясе относительная численность в среднем за все годы составила 1,2 экз., в подгольцовом — 2,0 экз., а в горных тундрах — 0,6 экз. на 100 кон.-сут. В этой связи интересно отметить, что на восточном макросклоне Северного Урала (г. Косьюинский Камень) кутора в небольшом числе встречалась только в горных лесах и отсутствовала в подгольцовом поясе и в горных тундрах (Большаков и др., 1996). В высотном градиенте Южного Урала она представлена шире: ловилась и в горных тундрах на высоте 1440 м (Шарова, 1990).

Местообитания. Водяная кутора — типичный стенотоп (Строганов, 1957; Юдин, 1971). Она тесно связана с водоемами, примыкающая территория к которым и является ее основным местом обитания. Наибольшее предпочтение она отдает пойменным стациям, изобилующим небольшими старицами. Биотопические индексы в равнинном и предгорном районах имеют положительные значения только для ельников травяных пойменных (табл. 26). В этих местообитаниях было отловлено 62% всех животных. В другом равнинном районе Республики Коми в долине р. Локчим на луга и травяные леса пришлось 83% всех пойманных землероек (Куприянова, 1994). Биотопы, удаленные от рек и ручьев, заселяются куторой в меньшей степени. Благодаря своей подвижности, она изредка встречается и в довольно сухих стациях, например, в сосняках лишайниковых как в Печоро-Ильчском заповеднике, так и других районах Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, 1994; Кутенков, 2006).

Таблица 26

Биотопическое размещение обыкновенной кутуры в Печоро-Илычском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	0,6	-0,12	+0,16
Ельник долгомошный	0,2	-0,30	-0,48
Ельник травянистый пойменный	1,6	+0,41	+1,75
Сосняк зеленомошный	0,2	-0,38	-0,48
Сосняк лишайниковый	0,06	-0,34	-0,70
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	0,08	-0,76	-0,58
Ельник травянистый пойменный	1,6	+0,67	+1,53
Ельник зеленом.-папоротниковый	0,1	-0,67	-0,56
Луг	0,4	-0,01	-0,14
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	0,6	-0,22	-0,35
Березняк травянистый	1,0	+0,14	+0,82
Луг подгольцовый	1,0	+0,10	+0,82
Травяно-моховая тундра	0,3	-0,21	-1,23

В горном районе биотопическое размещение вида несколько иное. Здесь она в меньшей степени связана с водотоками из-за широкого распространения относительно влажных травяных лесов и парковых подгольцовых травяных редколесий и более равномерно встречается по территории. Судя по значениям степени биотопической приуроченности кутору в этом районе можно отнести к эвритопным видам. Наиболее излюбленные ее местообитания в этом районе — травяные станции в подгольцовом поясе (69% всех встреч). В небольшом количестве встречается в горных травяно-моховых и луговинных тундрах.

Размножение. Известно, что у этого вида сроки начала репродуктивного сезона сдвигаются, а его продолжительность уменьшается с запада на восток и с юга на север (Сообщества мелких млекопитающих ..., 1978). На Среднем Урале размножение длится с конца апреля до сентября (Эфрон, 1962), в Якутии — с начала мая до начала августа (Тавровский и др., 1971), а Волжско-Камском крае — с середины апреля по конец августа (Попов, 1960). На Северном Урале в пределах Печоро-Илычского заповедника, вероятнее всего, репродукция самок ограничена периодом с середины мая по начало третьей декады августа. Взрослые самки приносят за лето два выводка. Первые выводки появляются в июле, вторые — в августе, о чем свидетельствуют поимки землероек в эти сроки с минимальной массой тела. Всего поймано две беременные самки с числом эмбрионов 6 и 7, все в первой половине августа. В этот период еще встречаются самцы с крупными семенниками (более 7 мм), что свидетельствует об активно идущем сперматогенезе.

В западной части ареала молодые животные первых выводков, как правило, достигают половой зрелости в год своего рождения и участвуют в размножении (Wogowski, Dehnel, 1952). Доля половозрелых самок сеголеток в популяции куторы в Карелии составляет в среднем 28% (Ивантер, 1975), в средней тайге Республики Коми — 24,9% (Куприянова, 1994). По данным В.А. Попова (1960), в Волжско-Камском крае из пяти пойманных в августе беременных самок, три были молодыми животными. В Барабе доля размножающихся сеголеток в разные годы изменялась от 7,8 до 11,1% (Сообщества мелких млекопитающих ..., 1978). На Южном Урале среди прибылых самок 14,4% участвовало в размножении, чего не наблюдалось на Северном Урале (Шарова, 1990). В последнем случае материалы были собраны на восточных склонах гор. В равнинной части Печоро-Илычского заповедника во второй половине лета размножалось 15% ($n = 20$), в предгорном районе — 18,7% ($n = 16$), а в горах — 24% ($n = 25$) молодых самок.

Структура популяции. В июне в немногочисленной выборке животных присутствовали только одни перезимовавшие особи. В июле доля этой возрастной группы в целом по заповеднику составила 44,4%, что значительно больше, чем у остальных видов землероек. В августе она уменьшилась всего лишь до 32%. Наибольшее количество взрослых животных во второй половине лета отмечено в предгорьях заповедника — 42,3%, тогда как в двух других районах это показатель колебался от 25,9 до 29,6%. Эти данные свидетельствуют о сравнительно низких темпах воспроизводства популяции куторы в заповеднике. Близкие цифры приводятся для восточного макросклона Северного Урала — 28,5% (Шарова, 1990) и средней равнинной тайги Республики Коми — 24,3% (Млекопитающие ..., 1994).

В равнинной части Печоро-Илычского заповедника во второй половине лета среди взрослой части популяции вида преобладают самки (77,8%), в предгорном и горном районах — самцы (более 60%). Среди молодых животных соотношение полов близко 1:1. О явном преобладании в старшей возрастной группе самцов (81%) на Косьвинском Камне (Северный Урал) писала Л.П. Шарова (1990). В то же время она отмечала, что на Южном Урале в августовских уловах доминировали самки (до 62,2%). В средней тайге бассейна Вычегды среди перезимовавших животных в этот месяц также преобладали самки (Куприянова, 1994). Э.В. Ивантер (1975) связывает увеличение удельного веса самок среди взрослой части популяции куторы с повышением активности их после окончания размножения.

Динамика численности. Закономерности в колебаниях численности этого вида, как и в случае с крошечной бурозубкой, в связи с его низкой плотностью, выявить сложно. Синхронность в динамике обилия куторы между разными ландшафтными районами отсутствует (рис. 27). Годы с относительно высокими индексами численности обычно приходятся на разные периоды. На равнине за 24 года наблюдений кутора регистрировалась в уловах только 11 лет, в предгорьях она была более постоянна (16 лет из 24). В горах она отсутствовала в уловах только 2 года из 12.

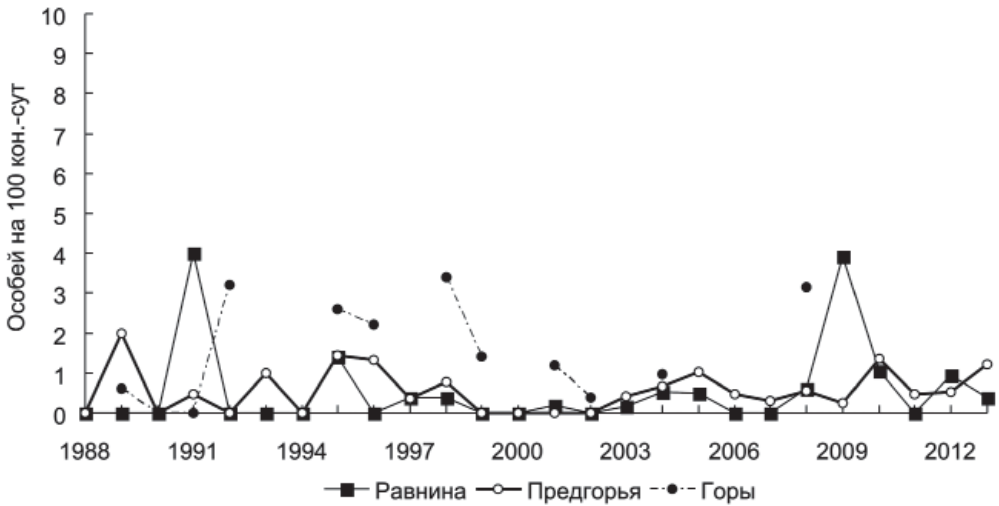


Рис. 27. Динамика численности обыкновенной кутуры в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки).

3.8. ЛЕСНАЯ МЫШОВКА — *SICISTA BETULINA* Pallas

Лесная мышовка имеет евро-сибирский ареал. Относится к фауне европейских видов (Шварц, 1989). На Северо-Востоке европейской части России широко населяет лесную зону, по интразональным местообитаниям проникает до устья реки Печоры, встречается в южных тундрах (Колоскова, 1984; Млекопитающие ..., 1994; Петров, 2007). Широко распространена на Урале, где северной точкой распространения этого вида являются верховья реки Усы на западном склоне Полярного Урала (Балахонов, Лобанова, 1986; Бердюгин, 2006). В пределах Печоро-Илычского заповедника лесная мышовка обитает повсеместно.

Численность. Численность данного вида оценивалась только по уловам в ловчие канавки, так как в давилки он ловится плохо (Попов, 1960; Ивантер, 1975). Из общего числа пойманных мышовок в Печоро-Илычском заповеднике 93,2% всех особей было отловлено в канавки (Бобрецов, 2008). При отлове на изолированных площадках в Кировской области давилками и канавками основная масса зверьков (75–90%) была поймана также в конусы (Каратаев, Ельшин, 1990).

На большей части ареала, в том числе и на Европейском Севере, лесная мышовка является немногочисленным видом. В равнинных районах Европейского Севера средние показатели обилия вида не превышали 2,6 экз. на 100 кан.-сут. (табл. 27). Близкие значения приводятся и для Кировской области — 2,7 экз. и для предгорий Алтая — 4,0 экз. на 100 кан.-сут. (Кулик и др., 1968). В Волжско-Камском крае обилие лесной мышовки варьировало по годам от 0,4 до 3,8 экз. (Попов, 1960), в Окском заповеднике — от 0 до 10 экз. (Дидорчук, 1999), в южной тайге Приобья — от 0,9 до 6,0 экз. (Равкин, Лукьянова, 1976), в Верхнеангарской котловине на краю ареала — от 1,5 до 2,1 экз. на 100 кан.-сут. (Лямкин и др., 1983а). В тайге Сосьвинского Приобья средняя численность составила 1,9 экз. на 100 кан.-сут. (Буйдалина, 1987).

Таблица 27

Относительная численность лесной мышовки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	4,5	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	20,1	0,5–63,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	7,2	0–19,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	2,3	0–8,8	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	2,0	–	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	0,5	0–1,4	Куприянова, Сивков, 2000
Ленский р-н АО	0,02	–	Колоскова, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	0,03	–	Колоскова, 1983
Дань (Корткеросский р-н РК)	2,6	0,6–4,8	Млекопитающие ..., 1994
Окпад (Усть-Вымский р-н РК)	0,2	–	Кулик и др., 1968
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	1,1	0–13,4	Собств. данные
Фенноскандия			
Южная Карелия	2,4	0–8,0	Ивантер, Кухарева, 2008

В равнинном районе Печоро-Илычского заповедника лесная мышовка является довольно редким видом: показатели обилия сравнимы с таковыми других районов севера Русской равнины. В предгорьях Северного Урала ее численность увеличивается в припечорской части до 7,2 экз., оставаясь при этом довольно низкой в северной тайге приилычской части Печоро-Илычского заповедника. Максимальных показателей обилие лесной мышовки достигает на западном макросклоне горного района — 20,1 экз. на 100 кон.-сут. В некоторые годы здесь регистрировались вспышки обилия этого вида, когда индекс численности поднимался до 63 экз. на 100 кон.-сут. Особенно много животных было в 1996 г. в пихто-ельниках папоротниковых — 100 экз. на 100 кон.-сут. Более высокую численность этого вида на Урале по сравнению с окружающими равнинами неоднократно фиксировали и другие исследователи (Турьева, 1977; Цветкова, 1979; Габитова, 1988). Нами были отмечены значительные различия в уровне обилия лесной мышовки на разных макросклонах Северного Урала (Бобрецов, Симакин, 2015).

В горах Северного Урала заселяет все высотные пояса (Цветкова, 1979; Бердюгин, 1999). Однако обилие вида с высотой уменьшается. В Печоро-Илычском заповеднике на г. Яныпупунер в верхней части горно-лесного пояса ловилось в среднем 25,8 экз., в подгольцовом поясе — 19,6 экз., а в горных тундрах — 7,6 экз. на 100 кон.-сут.

Местообитания. Лесная мышовка населяет разнообразные местообитания. Однако особое предпочтение она отдает травянистым стациям. Если это лесные биотопы, то породный состав значения не имеет (Попов, 1960; Шварц и др., 1992). При этом многие авторы отмечали, что в выборе местообитаний большую роль играет и наличие

хороших защитных условий — в виде старых пней, упавших деревьев и кустарникового яруса (Благосклонов, 1948; Шенброт и др., 1995; Ивантер, Кухарева, 2008). В таежной зоне спектр таких биотопов ограничен и локализован главным образом в поймах рек. Основными стациями здесь являются луга и травяные ельники. Приуроченность к пойменным биотопам — характерная черта данного вида на Урале и на Европейском Севере (Кулик, Никитина, 1960; Колоскова, 1976; Цветкова, Стадухин, 1976; Турьева, 1977; Куприянова, Недосекина, 1986; Садыков и др., 1986).

Эта же закономерность присуща лесной мышовке в равнинном и предгорном районах Печоро-Илычского заповедника. Характерными биотопами данного вида здесь являются ельники травяные, ельники зеленомошные и луга в долинах рек (табл. 28). Показатели биотопической приуроченности показывают некоторые различия в стациональном распределении лесной мышовки в этих двух районах. В равнинном районе она ведет себя как эвритопный вид, что, по-видимому, связано с небольшой численностью вида здесь. В незначительном числе она отлавливалась в сосняках зеленомошных, единично — в сосняках лишайниковых и на верховых болотах. В этой связи следует отметить, что на юге Архангельской области лесная мышовка наиболее плотно заселяет сосняки зеленомошные 10,6 экз., тогда как в ельниках травяных и зеленомошных показатели обилия составляют всего лишь 4,4 и 2,2 экз. на 100 кон.-сут. соответственно (Куприянова, 1976а). В средней равнинной тайге Республики Коми по данным И.Ф. Куприяновой (Млекопитающие ..., 1994) этот вид наиболее многочислен в смешанных травяных лесах (20,2 экз.) и на лугах (12,6 экз. на 100 кон.-сут.).

Таблица 28

Биотопическое размещение лесной мышовки в Печоро-Илычском заповеднике

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	1,0	+0,12	+0,41
Ельник долгомошный	0	–	–0,96
Ельник травянистый пойменный	1,8	+0,03	+1,51
Сосняк зеленомошный	0,4	–0,13	–0,41
Сосняк лишайниковый	0,2	–0,21	–0,68
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	0,8	–0,82	–0,91
Ельник травянистый пойменный	10,6	+0,14	+0,36
Ельник зеленом.-папоротниковый	2,4	–0,54	–0,70
Луг	17,4	+0,48	+1,25
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	25,8	+0,14	+0,88
Березняк травянистый	20,2	–0,02	+0,34
Луг подгольцовый	19,0	–0,05	+0,22
Травяно-моховая тундра	1,8	–0,75	–1,44

В предгорном районе самые высокие показатели индекса верности биотопу лесной мышовки отмечены для лугов (17,4 экз. на 100 кон.-сут.). В то же время она явно избегает ельники долгомошные, куда изредка заходит по долинам небольших ручьев. В Северном Зауралье максимальное обилие животных также зарегистрировано на лугах (Буйдалина, 1987).

В горном районе лесная мышовка более равномерно заселяет территорию. Показатели обилия варьируют по станциям незначительно, за исключением горной тундры, где она немногочисленна. Наиболее характерными биотопами являются пихто-ельники папоротниковые (коэффициент верности равен +0,88), расположенные в верхней части горно-лесного пояса. Сходное размещение вида отмечено для западных склонов Северного Урала в Прикамье (Акимов и др., 1990).

Размножение. Беременность у лесной мышовки длится около тридцати дней (Фокин, 1978), что значительно дольше, чем у других видов грызунов. А так как первая беременная самка в горном районе Печоро-Ильчского заповедника отмечена 18 июня (1991 г.), то начало гона и спаривание приходится на третью декаду мая – начало июня. Это близко к срокам в Южной Карелии (Ивантер, Кухарева, 2007), но позже почти на месяц по сравнению с более южными частями ареала.

Среди перезимовавших самок доля беременных животных в июне составила в целом по заповеднику 43,7%, в июле — 28,6%. В августе размножение полностью прекращается, в уловах встречаются лишь кормящие самки. Если учесть, что продолжительность гнездового развития, по сравнению с другими видами грызунов, также сильно растягнута и вместе со сроками беременности они составляют 60–67 дней (Айрапетьянц, 1969; Фокин, 1978), то можно с уверенностью говорить о том, что самки приносят за лето только один выводок. Это одна из характерных видовых особенностей биологии лесной мышовки, которая отмечена во многих частях ареала (Ивантер, 1975; Цветкова, 1979; Буйдалина, 1987; Сообщества ..., 1978; Шенброт и др., 1995).

Часть взрослых самок в заповеднике, как и в некоторых других частях ареала (Попов, 1960; Кулик и др., 1968), не участвует в размножении, их доля варьирует по годам. В выборке за июнь–июль доля таких животных за все годы достигала 20,5%. В Татарстане яловые самки (с нитевидной маткой) составляли 10% (Попов, 1960), а в Кировской области в некоторые годы их число доходило до 70% (Кулик и др., 1968). В Карелии практически все взрослые самки принимают участие в размножении (Ивантер, Кухарева, 2007). По мнению Э.В. Ивантера (1975), изменение числа участвующих в репродукции перезимовавших самок может служить вероятным механизмом регулирования численности этого вида.

Малый размер выводка — другая характерная особенность данного вида, свидетельствующая о низкой интенсивности размножения (Окулова и др., 1980). На большей части ареала он не превышает 6 эмбрионов (табл. 29). Такой же показатель отмечен у мышовок равнинного и предгорного районов Печоро-Ильчского заповедника. Более высокая плодовитость, чем в других частях ареала, зарегистрирована в горном районе заповедника — $6,5 \pm 0,3$, где число эмбрионов изменялось от 6 до 8 ($n = 8$).

Первые сеголетки отмечены в равнинном районе заповедника 5 июля (2007 г.), в предгорном — 7 июля (2000 г.). Молодые животные, как и в других частях ареала, участия в размножении не принимают (Штильмарк, 1965; Кулик и др., 1968; Айрапетьянц, 1969; Лямкин и др., 1983а; Шенброт и др., 1995).

Таблица 29

Размер выводка у лесной мышовки в разных частях ареала

Район	Величина выводка		Источник
	средняя	min—max	
Печоро-Ильчский заповедник			
Северный Урал (Яныпупунер)	6,5 ± 0,3	6–8	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	5,3 ± 1,2	2–7	Собств. данные
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	5,3 ± 0,3	5–6	Собств. данные
Другие территории			
Республика Коми	5,9	–	Кулик и др., 1968
Южная Карелия	4,8	3–6	Кухарева, 2007
Кировская область	5,5	–	Кулик и др., 1968
Волжско-Камский заповедник	6,4	–	Назарова, Мовчаренко, 1980
Ивановская область	4,0	–	Хелевина, Окулова, 1988
Заповедник «Малая Сосьва»	5,9	–	Буйдалина, 1987
Бараба	5,0 ± 0,2	–	Сообщества ..., 1978
Предгорья Алтая	4,3	–	Кулик и др., 1968
Верхняя Ангара	3,7	2–5	Лямкин и др., 1983

Структура популяции. В июне в Печоро-Ильчском заповеднике ловятся исключительно перезимовавшие животные. Сеголетки появляются в уловах в июле, вследствие чего доля взрослых животных снижается за месяц до 34,9%. В Карелии, например, до конца данного месяца попадают в канавки и ловушки только перезимовавшие мышовки (Ивантер, Кухарева, 2007). Поэтому возрастная структура вида в заповеднике очень напоминает таковую на Южном Урале, где взрослые зверьки в июльских отловах составляют 26,6% (Цветкова, 1979). В августе перезимовавшие животные практически исчезают из популяции (всего лишь 6% в сборах). Темпы изменения возрастного состава различаются по районам. В предгорьях обновление популяции происходит быстрее. Здесь во второй половине лета доля взрослых животных составляла 5,4%, в горах в этот же период их отмечено в два раза больше (11,8%).

В начале лета в Печоро-Ильчском заповеднике в сборах преобладают самцы (66%), что связано с их большей подвижностью в период размножения. Однако уже в июле доля представителей этой группы среди перезимовавших животных снижается. В разных ландшафтных районах начинают преобладать самки (73,3%; $\chi^2 = 6,5$; $p < 0,05$). Близкая диспропорция в соотношении полов сохраняется в этой группе и в августе (68,7%; $\chi^2 = 6,4$; $p < 0,05$). Среди сеголеток преобладают самцы. В этой связи следует отметить, что в некоторых частях ареала среди обеих возрастных групп доминируют самцы (Снегиревская, 1947; Цветкова, 1979; Лямкин и др., 1983а; Плешак, Козловский, 1983; Млекопитающие ..., 1994). Близкая к заповеднику ситуация отмечена в Карелии. Здесь в июне в уловах среди перезимовавших животных преобладают самцы, в июле соотношение половых групп становится равным, а в августе уже преобладают самки (Ивантер, 1975). В Северном Зауралье соотношение полов близко 1:1 (Буйдалина, 1987). Преобладание самок в популяции лесной мышовки в период размножения может являться механизмом, в результате которого происходит резкое увеличение численности вида в некоторые годы на Северном Урале.

Динамика численности. Относительные показатели численности лесной мышовки в равнинном районе заповедника (в среднем по всем биотопам) колебались по годам от 0 до 13,4 экз., в предгорном районе — от 0 до 16,8 экз., а в горах — от 0,8 до 64,4 экз. на 100 кон.-сут. Наиболее существенные 80-кратные изменения обилия отмечены для горного района. По сравнению с другими регионами численность вида здесь крайне нестабильна. Так, в Татарии, Карелии и на юге Республики Коми обилие лесной мышовки изменяется не более чем в 8 раз (Попов, 1960; Ивантер, 1975; Млекопитающие ..., 1994). Еще более стабильна численность вида по годам в Кировской области и в предгорьях Среднего Урала (Дарголец, 1964; Кулик и др., 1968).

Определенная регулярность в колебаниях численности лесной мышовки в заповеднике за период исследования отсутствовала (рис. 28). Годы массового появления животных в горах приходились на их спад или депрессию в предгорьях или на равнине. В горном районе высокое обилие мышовки отмечено в 1996 г. (63,0 экз.), в 1998 г. (59,6 экз.) и в 2004 г. (51,9 экз. на 100 кон.-сут.). А вот глубокая депрессия численности вида в 1999 г. охватила все ландшафтные районы. В тот год обилие лесной мышовки в горах было минимальным — 0,5 экз. на 100 кон.-сут., а в других районах она отсутствовала в уловах. Похожая ситуация складывалась и в 1992 г., но в данный сезон в небольшом числе она фиксировалась везде.

Четкая сопряженность в колебаниях обилия лесной мышовки и землероек-бурозубок, отмеченная Э.В. Ивантером (1975) для Карелии, которая предполагает зависимость численности этих животных от каких-то общих средовых факторов, на Северном Урале отсутствует. Так, во время одного из самых мощных пиков численности землероек в 1992 г. у мышовки была отмечена депрессия. Однако в 1998–1999 гг. одноименные фазы динамики популяций у обеих групп совпали.

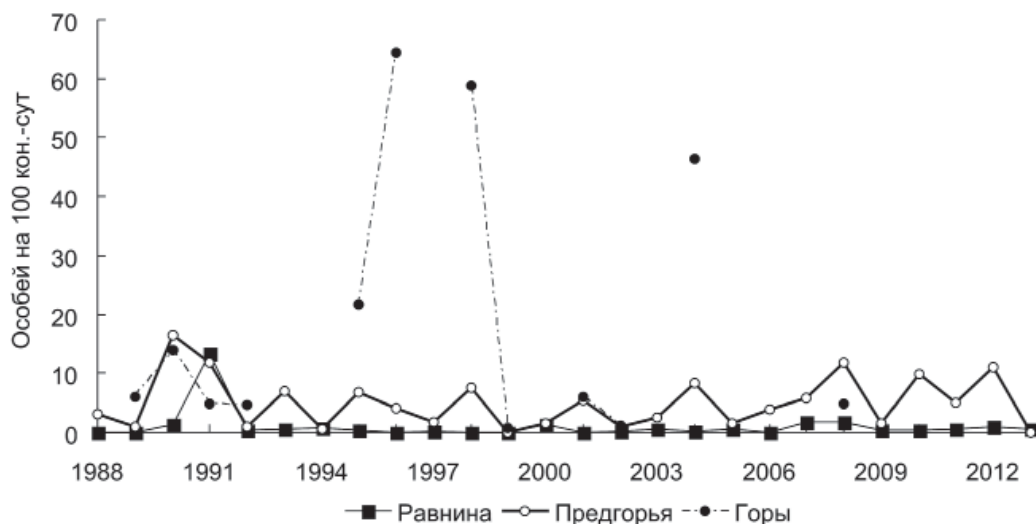


Рис. 28. Динамика численности лесной мышовки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки).

Лесная мышовка — вид с несовершенной терморегуляцией, поэтому ее зависимость от температурного режима сезона очевидна. В Татарстане и в Карелии, например, температура воздуха в первую половину вегетационного периода во многом обуславливает численность мышовок (Попов, 1960; Ивантер, 1975). Кроме того, здесь, а также в Окском заповеднике (Дидорчук, 1999) обилие зверьков зависит и от глубины промерзания почвы. В Печоро-Илычском заповеднике прослеживается четкая связь между уровнем численности животных и температурой воздуха в июне ($r_s = 0,71$; $p < 0,05$). Затяжная весна с частыми возвратами холодов может самым губительным образом сказаться на обилии мышовки. Так, в 1999 г. в горах после небольшого потепления в конце мая, в первой половине июня установилась холодная погода, в результате которой до середины этого месяца в лесах лежал снег. Основная часть животных после выхода из спячки в этих условиях, скорее всего, погибла. Оставшиеся зверьки размножились очень слабо. Было добыто всего два перезимовавших зверька. Численность лесной мышовки в этот год была самой низкой за весь период наблюдений (0,4 экз. на 100 кон.-сут.) и уменьшилась по сравнению с предыдущим летним сезоном в 119 раз.

3.9. КРАСНО—СЕРАЯ ПОЛЕВКА — *MYODES RUFOCANUS* Sundevall

По характеру распространения красно-серая полевка относится к восточно-палеарктическим видам. Ареал вида ограничен таежными лесами от Кольского полуострова до Северо-Восточной Сибири и Дальнего Востока (Громов, Ербаева, 1995). В фауно-генетическом отношении красно-серая полевка относится к древнетаежным элементам темнохвойной тайги (Чернявский, 1984; Кривошеев, 1988; Ревин, 1989; Шварц, 1989) или к фауне «средней бурозубки и соболя» (Матюшкин, 1972).

Ареал вида на Европейском Севере имеет прерывистый характер и довольно узкой полосой тянется от Урала до Кольского полуострова. Но если на Кольском полуострове красно-серая полевка обычна (Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Окулова, Катаев, 2003), то в Архангельской области и на большей равнинной части Республики Коми, кроме самых южных и юго-восточных районов, отсутствует (Млекопитающие ..., 1994). В этой связи следует отметить, что вывод В.В. Турьевой (1977) о том, что красно-серая полевка встречается по всей территории Республики Коми, не совсем верен. Распространена она от Полярного до Южного Урала (Большаков, 1971, 1975; Семенов, 1975; Бердюгин, 1982). В Печоро-Илычском заповеднике sporadически регистрируется в равнинной части и повсеместно населяет горную территорию.

Численность. Численность красно-серой полевки на территории заповедника понижается в направлении с востока на запад — от гор к равнине. Эту закономерность отражают как отловы в ловушки, так и в ловчие канавки (табл. 30, 31). В последнем случае показатели относительной численности для гор будут занижены, вследствие того, что канавки невозможно было установить в наиболее плотно заселенных местообитаниях — каменистых россыпях. По отловам в ловушки среднее обилие вида в горном районе составило 2,2 экз., в предгорьях — 0,04 экз., а на равнине — 0,001 экз. на 100 лов.-сут. В последнем районе за 30 лет было отловлено в давилки только пять

зверьков. По этому показателю равнинный район заповедника, несмотря его близость к горам, ничем не отличается от других равнинных районов Республики Коми, где данный вид регистрировался. Идентичная картина наблюдается и при сравнении отловов в канавки. Обычно там, где красно-серая полевка ловилась единично в давилки, она отмечалась и в уловах в канавки. К востоку от Урала на Западно-Сибирской равнине обилие вида значительно возрастает. В заповеднике «Малая Сосьва» годовые показатели изменялись по годам от 0,4 до 11,7 экз. и составили в среднем 5,7 экз. на 100 кон.-сут. (Рамазанова, 1986).

Таблица 30

Относительная численность красно-серой полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета давилками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 лов.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Полярный Урал	2,7	–	Балахонов, 1981
Приполярный Урал	2,4	–	Бердюгин, 1992
Приполярный Урал (Сабля)	0,1	0–0,8	Турьева, 1977
Северный Урал	1,0	–	Бердюгин, 1999
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,7	0,5–3,6	Бердюгин и др., 2003
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,2	0–2,7	Дубровский и др., 2003
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,1	0–2,4	Чернявская, 1959
Северный Урал (Яныпупунер)	2,2	0–11,8	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	1,0	0–3,8	Калинин, Куприянова, 2010
Предгорья Северного Урала (Печора)	0,04	0–1,2	Собств. данные
Русская равнина			
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,01	0–0,6	Собств. данные
Усть-Цильма (Республика Коми)	0	–	Кулик, Никитина, 1960
Оквад (Усть-Вымский р-н РК)	0	–	Кулик, Никитина, 1960
Верховья Мезени (Республика Коми)	0,01	0–0,02	Турьева, Балибасов, 1982
Верховья Выми (Республика Коми)	0	–	Турьева, Балибасов, 1982
Прилузье (Республика Коми)	0,4	0–2,0	Млекопитающие ..., 1994
Раменье (Вельский р-н АО)	0	–	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	0	–	Губарь и др., 1976; Куприянова, Сивков, 2000
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	0	–	Колоскова, 1976
Ленский р-н (Архангельская область)	0	–	Колоскова, 1983
Онега (Архангельская область)	0,07	0–1	Королькова, 1977
Фенноскандия			
Северная Карелия	0,006	–	Ивантер, 1975

Таблица 31

Относительная численность красно-серой полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,0	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	2,8	0–16,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала(Печора)	2,4	0–19,8	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	2,7	0–5,8	Калини, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0	–	Куприянова, Наумов, 1983
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	0	–	Колоскова, 1976
Пинега (Пинежский р-н АО)	0	–	Куприянова, Сивков, 2000
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,06	0–2,0	Собств. данные
Окпад (Усть-Вымский р-н РК)	0	–	Кулик, Никитина, 1960
Уляшово (Печорский р-н РК)	0	–	Куприянова, 2009
Дань (Корткеросский р-н РК)	0,06	–	Куприянова, Недосекина, 1986
Фенноскандия			
Средняя Карелия	0,03	–	Ивантер, 1975

На большей части предгорного района Печоро-Ильчского заповедника численность этого вида незначительна. Однако здесь наблюдается резкое несоответствие между попадаемостью в ловушки и в канавки. Если на равнине различия между этими показателями достигают всего лишь 6 раз, то в предгорном районе — уже 60 раз. Такое несоответствие объясняется миграционной активностью красно-серой полевки в предгорной тайге, в силу чего в ловушки она попадает довольно редко. Например, в ельниках долгомошных на плакоре эти животные в давилки ни разу не ловились, тогда как в некоторые годы на 100 кон.-сут. регистрировалось до 17,6 экз. Самый высокий показатель обилия по данным учета давилками в темнохвойной тайге этого района — 1,2 экз. на 100 лов.-сут., по данным учета канавками — 22,0 экз. на 100 кон.-сут. На отдельных безлесных вершинах численность красно-серой полевки существенно возрастает. Так, на верхнем пределе леса с каменистыми россыпями на г. Эбельиз обилие полевок достигало 12 экз. на 100 лов.-сут. (Теплов, Теплова, 1947).

В горах численность вида выше, чем на Русской равнине. Ее средние показатели, судя по данным отлова давилками, в разных районах северной половины Урала мало различаются между собой. Однако здесь плотность вида значительно варьирует по местообитаниям. Как, правило, в лесных стациях полевок мало. Она концентрируется здесь в каменистых россыпях. Например, в горной тайге на г. Яныпупунер численность вида колебалась по годам от 0 до 6,7 экз. (в среднем 1,6 экз.), а в каменистых россыпях — от 0 до 11,8 экз. (4,2 экз.) на 100 лов.-сут. В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) приводят для каменистых россыпей г. Медвежий Камень число равное 24 экз., а для г. Кычелиз — 22 экз. на 100 лов.-сут.

Местообитания. Красно-серая полевка в регионе является стенотопным видом. Основными ее стациями на Урале являются каменистые россыпи, преимущественно, подгольцового и горно-тундрового поясов (Флеров, 1933; Теплов, Теплова, 1947; Большаков, 1967, 1969; Балахонов, 1981; Бердюгин, 1984). Они во многом определяют характер распространения вида. На Южном и, особенно, на Среднем Урале его размещение носит выраженный пятнистый характер: красно-серая полевка здесь приурочена к отдельным вершинам гор (Большаков, 1975), где имеются каменные россыпи. В северных районах Урала, хотя эта связь и сохраняется, она в меньшей степени привязана к литоморфным местообитаниям, и ее можно встретить в других биотопах (Бердюгин, 1984; Бердюгин и др., 2007). Однако сплошных каменных полей избегает. Полевки концентрируются на периферии россыпей в непосредственной близости от растительности.

В восточной части своего ареала (Млекопитающие Якутии, 1971; Равкин, Лукьянова, 1976; Рамазанова, 1984; Чернявский, 1984; Мордасов, Андреев, 1991; Вольперт, Шадрина, 2002; Долговых, 2006), а также в Фенноскандии (Кошкина, 1957; Kalela, 1957) красно-серая полевка является политопным видом и населяет разнообразные местообитания. При этом следует отметить, что в некоторых частях Фенноскандии (Южная Финляндия и Южная Норвегия) она ведет себя как стенотопный вид, приуроченный к местообитаниям, в которых присутствуют в массе валуны и произрастает черника (Henttonen, Viitala, 1982; Johannesen, Mauritzen, 1999). В некоторых регионах — Байкальская котловина, Кузнецкий Алатау — это уже эвритопный вид (Швецов, 1977; Юдин, Потапкина, 1977). Такие значительные различия в характере биотопического распределения вида в ареале К.И. Бердюгин (1996) объясняет его требовательностью к гидротермическим условиям. Наиболее оптимальная среда для красно-серой полевки на Урале формируется в литоморфных местообитаниях.

В Печоро-Илычском заповеднике, по данным В.П. и Е.Н. Тепловых (1947), она преобладала в уловах полевок в каменистых россыпях на г. Кычилиз (68,8% в уловах) и на г. Медвежий Камень (75%). В горной тундре полевки отлавливались в ловушки в значительно меньшем количестве (26,7%), а в горных лесах — единично. На г. Яныпупунер красно-серая полевка также концентрировалась в курумах (54,2%) в пределах горно-тундрового пояса. В тех биотопах, в которых отсутствуют выходы камней, доля вида значительно меньше. Так, на г. Яныпупунер в пихто-ельниках папоротниковых удельный вес красно-серой полевки в сборах давилками составляет всего 3,7%. В чернично-зеленомошных ельниках, где каменистый субстрат подходит близко к дневной поверхности, доля вида возрастает до 16,7%.

В предгорьях Урала по отловам в канавки в небольшом количестве и далеко не каждый год встречается во всех обследованных лесных биотопах, вне зависимости от занимаемого ими положения в ландшафте. Однако здесь она явно приурочена к слабо облесенным травяным болотам, где живет на моховых «подушках». Только в этом местообитании встречались размножающиеся перезимовавшие самки и их детеныши, тогда как в других стациях ловились исключительно расселяющиеся неполовозрелые сеголетки. По отловам в давилки доля вида в этом биотопе в 2010 г. составила 8,5%, тогда как в других стациях он не регистрировался. В равнинной части Пермского края чаще всего встречается на вырубках (Башенина, 1977; Воронов, 1993).

Размножение. По сравнению с другими видами лесных полевок красно-серая полевка несколько позже начинает и раньше заканчивает размножение и имеет неболь-

шой размер выводка (Кошкина, 1957; Большаков, 1966, 1969; Семенов, 1974). Она относится к видам с низкой плодовитостью (Башенина, 1977; Покровский, Большаков, 1979). По мнению В.Н. Большакова (1972), пониженная интенсивность размножения красно-серой полевки является биологической адаптацией древних и специализированных видов к горным условиям, к которым она и относится. Возможно, это является также следствием ее обитания в биотопах, характеризующихся высокими защитными свойствами, благодаря которым обеспечивается достаточная устойчивость популяции и при низкой интенсивности размножения.

В верхней части горно-лесного пояса Печоро-Илычского заповедника красно-серая полевка начинает размножаться в последних числах мая и в начале июня. В третьей декаде мая было отловлено четыре самки без видимых эмбрионов. Однако поимка самки с плацентарными пятнами 16 июня позволяет утверждать, что незначительная часть самок начинает размножаться еще в конце мая. Известно, что продолжительность беременности у этого вида составляет 18–19 дней (Большаков, 1966). В июне 71,8% полевок ($n = 39$) были беременными, часть из них (10,3%) в конце месяца повторно, 12,8% животных являлись холостыми. В августе все самки фиксировались со следами размножения. При этом один выводок имели 36,1% полевок ($n = 36$), два выводка — 58,3% и три помета — только 5,6% животных. Большинство перезимовавших полевок заканчивает размножение во второй декаде августа. Последних молодых беременных самок отлавливали еще 20 августа. Таким образом, продолжительность репродуктивного периода красно-серой полевки составляет примерно 3 месяца, что меньше почти на месяц, чем у других видов лесных полевок.

Величина выводка у взрослых животных Печоро-Илычского заповедника составляет $6,0 \pm 0,2$ с колебаниями от 4 до 10 эмбрионов (табл. 32), у сеголеток — $5,1 \pm 0,2$ (3–9 эмбрионов). Эти показатели ниже данных, приводимых для полевок Полярного и Южного Урала (Семенов, 1974; Мелкие млекопитающие ..., 1986). Средняя плодовитость для Полярного Урала в 6,0 эмбрионов, рассчитанная К.И. Бердюгиным с соавторами (2006), представляет собой усредненное значение из многих мест этого региона. На сопредельной равнине в заповеднике Малая Сосьва величина выводка была несколько меньше, чем в Печоро-Илычском заповеднике и составила $5,7 \pm 0,3$ (Буйдалина, 1990). Высокая плодовитость, отмеченная для красно-серой полевки гор юга Западной Сибири (Дмитриева, 1989), возможно, обусловлена тем, что здесь этот вид заселяет разнообразные местообитания. Большая часть перезимовавших самок в Печоро-Илычском заповеднике приносят за лето два помета, и лишь незначительная их часть — три. За все годы на Полярном Урале в среднем три выводка были выявлены у 25% самок (Семенов, 1974), тогда как на Северном Урале — у менее 6% полевок. В Северном Зауралье доля самок с таким числом пометов составляет 2,3% (Буйдалина, 1990). Для Печоро-Илычского заповедника отмечено уменьшение размера выводков в течение лета (табл. 33). Аналогичная тенденция наблюдалась на Полярном Урале (Семенов, 1974). Для равнинного Северного Зауралья, наоборот, отмечено повышение плодовитости (Буйдалина, 1990). В лабораторных условиях обнаружено статистически значимое снижение числа детенышей, приходящихся на одну самку красно-серой полевки в осенние месяцы по сравнению с весенне-летними (Шляпникова, 1985).

Таблица 32

Размеры выводка перезимовавших красно-серых полевков
в разных районах Урала и Европейского Севера

Район работ	Величина выводка		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Полярный Урал (Райиз)	6,4 ± 0,3	4–9	Семенов, 1974
Полярный Урал	6,0	4–10	Бердюгин и др., 2006
Северный Урал (Яныпунер)	6,0 ± 0,1	4–10	Собств. данные
Южный Урал (Иремель)	6,4 ± 0,2	?–12	Мелкие млекопитающие ..., 1986
Предгорья Северного Урала (Печора)	6,3 ± 0,8	4–10	Собств. данные
Западная Сибирь			
Сосьвинское Приобье	5,7 ± 0,3	2–14	Буйдалина, 1990
Кузнецкий Алагау	7,1 ± 0,5	–	Дмитриева, 1989
Фенноскандия			
Кольский полуостров	5,2	–	Семенов-Тян-Шанский, 1970
Кольский полуостров	5,1	–	Кошкина, 1957
Финляндия	6,0	2–10	Kalela, 1957

Таблица 33

Сезонная динамика величины выводка у красно-серой полевки
в горном районе Печоро-Ильчского заповедника

Месяц	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов								M ± m
		3	4	5	6	7	8	9	10	
Перезимовавшие										
Июнь	40	–	4	10	8	7	10	1	–	6,3 ± 0,2
Июль	13	–	1	2	7	2	–	–	1	6,1 ± 0,4
Август	31	–	3	12	9	4	3	–	–	5,7 ± 0,2
Всего	84	–	8	24	24	13	13	1	1	6,0 ± 0,1
Сеголетки										
Всего	48	3	13	17	10	2	2	1	–	5,1 ± 0,2

Первые молодые зверьки появляются в уловах в третьей декаде июня, но чаще всего в начале июля. В среднем за все годы доля их участия в размножении составила 32,9%. Самок было на 5% больше. Это значительно выше аналогичных показателей для Полярного Урала (Семенов, Судьбин, 1980) и Северного Зауралья (Буйдалина, 1990). В первом случае удельный вес прибылых размножающихся самок колебался по годам от 7,9 до 19,1%. Во втором случае суммарная доля всех половозрелых сеголеток составляла всего лишь 9,0%. Чаще всего молодые животные начинают размножаться с середины июля. Степень их участия в размножении по годам варьировала от 7,8 (1989 г.) до 100% (1996 г.). В 1989 г. численность полевков была высокой — 10,5 экз., а в 1996 г. — одна из самых низких за годы наблюдений — 0,4 экз. на 100 лов.-сут. Несмотря на это, связь между долей созревающих молодых животных и уровнем численности оказалась статистически недостоверной. Средняя плодовитость самок

сеголеток ($n = 48$) значительно меньше, чем у перезимовавших животных — $5,1 \pm 0,2$ (3–9) эмбрионов.

Структура популяции. В мае в популяции встречаются исключительно только перезимовавшие животные (рис. 29). Эта группа преобладает в уловах и в июне (95,7%), но уже в июле их доля уменьшается до 28,9%. Однако затем темпы замедляются. В августе доля перезимовавших животных составляет в среднем 22,1%. Таким образом, смена поколений у красно-серой полевки в течение лета в горах Печоро-Илычского заповедника происходит несколько медленнее, чем у других видов лесных полевок. Следует отметить и такую особенность в возрастной структуре этого вида — более высокий удельный вес в уловах перезимовавших полевок по сравнению с другими частями ареала на западном макросклоне Северного Урала. На Полярном Урале в конце лета животные этой возрастной группы составляли 16,4% (Семенов, 1974), на Среднем Урале — 12% (Семенов, 1979). В Южной и Средней Якутии их доля достигала, соответственно, 12,5 и 15,1% (Ревин, 1989; Вольперт, Шадрина, 2002). В более суровых условиях (Средняя Колыма, низовья Индигирки) число взрослых животных не превышало 2,5% (Вольперт, Шадрина, 2002).

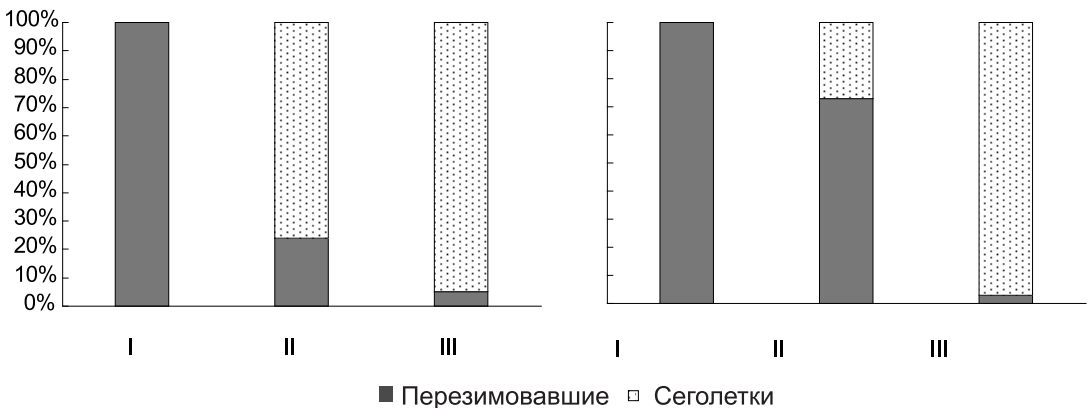


Рис. 29. Сезонная динамика возрастной структуры популяции красно-серой полевки в предгорном (слева) и горном (справа) районах Печоро-Илычского заповедника (в %).

Существенные различия в возрастной структуре популяций красно-серой полевки наблюдаются и между разными ландшафтными районами Печоро-Илычского заповедника (табл. 34). Число перезимовавших животных в предгорьях Северного Урала в 3,8 раза меньше, чем в горах. Это обусловлено тем, что в предгорном районе в уловах преобладают мигрирующие животные, состоящие из молодых неполовозрелых полевок. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что они отлавливались в небольшом количестве почти исключительно в ловчие канавки. Известно, что мигрирующие животные в ловушки идут очень неохотно, среди них большую часть составляют особи именно этой группы животных (Лукиянов, 1993, 1997).

Таблица 34

Возрастная и половая структура популяции красно-серой полевки в разных ландшафтных районах заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Предгорье	152	5,9	9	77,8	2,78	143	65,0	5,14
Горы	326	22,7	74	41,9	1,95	252	57,1	12,93

Соотношение полов в популяциях красно-серой полевки очень изменчиво и зависит от года, сезона и места обитания (Большаков, Кубанцев, 1984). Однако некоторые общие закономерности все-таки выделить можно. На момент рождения в популяции данного вида соотношение полов обычно равное (Шляпникова, 1980). В дальнейшем оно среди молодых полевок в результате более быстрого отмирания самцов заметно сдвигается в сторону увеличения числа самок. Среди взрослых особей в конце сезона размножения количественно преобладают самки (Kalela, 1971). В горах Южного Урала, например, соотношение самцов и самок в разные месяцы у молодых животных составляло 1:1 или 3:1, тогда как у перезимовавших особей самки преобладали (1:4) в значительном количестве (Большаков, Кубанцев, 1984).

В Печоро-Илычском заповеднике среди молодых животных в целом за все годы и в горах и в предгорьях достоверно преобладали самцы. Причем, удельный вес их был выше в предгорных лесах. Как известно, они являются самой многочисленной группой среди нерезидентной части популяций мелких млекопитающих (Лукьянов, 1997). Среди перезимовавших особей в предгорном районе они составляли 77,8%, но из-за небольшого объема выборки достоверных данных получить не удалось. А вот в горах явно наблюдалась тенденция к преобладанию в популяции самок.

Динамика численности. Для жизнедеятельности красно-серой полевки оптимальными являются верхние пояса Уральских гор (подгольцовый и горно-тундровый), где общий уровень численности высок, а ее колебания имеют сравнительно небольшой диапазон (Большаков, 1972). В горах Полярного Урала обилие полевок изменяется все-

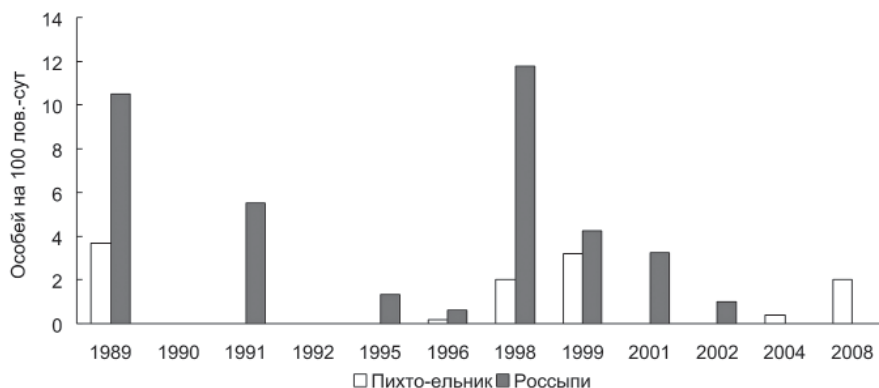


Рис. 30. Динамика численности красно-серой полевки в разных местообитаниях горного района (г. Яныпупунер) Печоро-Илычского заповедника по отловам в давилки.

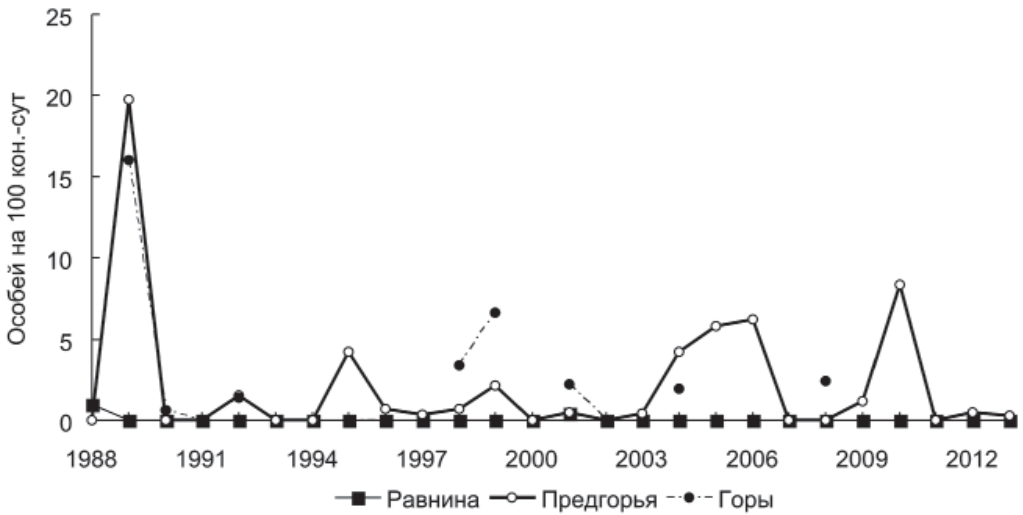


Рис. 31. Динамика численности красно-серой полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета в канавки).

го лишь в 4–6 раз (Бердюгин и др., 2007). Подобная черта в динамике численности, по свидетельству приведенных выше авторов, характерна для специализированных горных видов, экологическую нишу которых красно-серая полевка занимает на Урале.

В Печоро-Ильчском заповеднике на западных склонах гор амплитуда колебаний обилия этого вида более значительна (рис. 30). В оптимальных местообитаниях показатели обилия красно-серой полевки изменялись по годам от 0,2 до 11,8 экз. на 100 лов.-сут., то есть в 59 раз.

Сравнение динамики численности двух разных ландшафтных группировок красно-серой полевки — предгорной и горной (рис. 31) — выявило их сходство ($r = 0,59$; $t = 2,34$; $p = 0,04$). Годы относительно высокой численности полевков совпадали с аналогичными годами в горах. При этом максимальная численность вида в обоих районах отмечена в 1989 г.

3.10. РЫЖАЯ ПОЛЕВКА — *MYODES GLAREOLUS* Schreber

Рыжая полевка по характеру распространения — типичный западно-палеарктический вид с евро-сибирским ареалом. Оптимум ареала расположен в зоне смешанных и широколиственных лесов Европы (Европейская рыжая полевка, 1981). На Северо-Востоке европейской части России населяет всю зону тайги и лесотундры (Марвин, Турьева, 1979; Колоскова, 1981; Млекопитающие ..., 1994). В небольшом количестве выходит в южные тундры (Петров, 2007). Северная граница ее ареала проходит по северной оконечности Приполярного Урала (Европейская рыжая полевка, 1981), а затем по восточным предгорьям Уральского хребта спускается на юг до широты Печоро-Ильчского заповедника. В Северном Зауралье в многолетних сборах Ф.Р. Буйдалиной (1986б) в бассейне Малой Сосьвы данный вид отсутствовал. Граница ареала рыжей

полевки проходит в непосредственной близости от Печоро-Илычского заповедника. Тем не менее, она относительно обычна здесь и на восточном склоне, например, в темнохвойных лесах на горе Оульнер. Относится к европейскому фауно-генетическому комплексу (Шварц, 1989).

В Печоро-Илычском заповеднике рыжая полевка распространена повсеместно. На равнине и в предгорьях входит в число фоновых видов. В горах встречается реже, но ее отмечали во всех горных участках, где проводили количественные учеты. В этой связи следует отметить, что в 40-е годы прошлого века рыжая полевка отсутствовала в темнохвойной тайге по склонам гор, а проникала в горы только по поймам рек (Теплов, Теплова, 1947).

Численность. Оценки численности рыжей полевки давилками и канавками не всегда совпадают (табл. 35, 36). Так, учеты, проведенные при помощи давилок, показали сравнительно незначительную численность рыжей полевки на западных склонах Урала, тогда как по отловам в канавки ее здесь больше, чем во многих районах Русской равнины. Возможно, такое несоответствие обусловлено различиями в подвижности полевок в разных типах ландшафтов. Поэтому анализ обилия вида мы провели на основе данных учетов давилками, при помощи которых собран довольно многочисленный материал на Европейском Севере и Урале.

Север европейской части России Э.В. Ивантер (2008) выделяет как зону с невысоким уровнем численности рыжей полевки, средние показатели которой находятся в пределах 1–5 экз. на 100 лов.-сут., что подтверждают литературные и наши данные по большому числу локалитетов Архангельской области и Республики Коми. Однако существуют и некоторые географические различия в обилии данного вида в пределах северной части Русской равнины. Во-первых, относительная численность рыжей полевки уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток (Колоскова, Губарь, 1975; Колоскова, 1981; Куприянова, Наумов, 1984; Бобрецов, Куприянова, 2002). Это приводит к смене доминирования среди лесных полевок. Если в Карелии и в средней тайге Архангельской области рыжая полевка доминирует в сборах грызунов, то в Республике Коми уступает по численности красной полевке (Турьева, 1953; Ивантер, 1975; Колоскова, 1983; Куприянова, Наумов, 1985; Бобрецов и др., 2005). В Фенноскандии средняя численность рыжей полевки составляет 7,4 экз., в средней тайге Архангельской области — 3,4 экз., а в средней равнинной тайге Республики Коми — 1,7 экз. на 100 лов.-сут. Во-вторых, уровень численности полевок в средней тайге выше, чем в северных лесах. Например, в Архангельской области обилие рыжей полевки в подзоне северной тайги (за исключением Онежского района) колеблется в разных локалитетах от 0 до 1,9 экз., а в средней тайге — от 2,9 до 3,5 экз. на 100 лов.-сут. В Республике Коми средние показатели численности в северной тайге достигают 0,2 экз., в средней тайге — 1,9 экз., а в южной тайге — 5,0 экз. на 100 лов.-сут.

На Урале обилие рыжей полевки отчетливо возрастает с севера на юг (Европейская рыжая полевка, 1981). В северной части Урала она малочисленна (не более 2 экз. на 100 лов.-сут.). В горно-лесном поясе на Приполярье Урале ее доля в уловах давилками составляет всего лишь 2,5% (Турьева, 1977), на Северном Урале в пределах Печоро-Илычского заповедника — 9,3%, а на Среднем Урале в Висимском заповеднике до катастрофического ветровала — 69% (Лукиянова, Лукьянов, 2001).

Таблица 35

Относительная численность рыжей полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета давилками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 лов.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Приполярный Урал	1,1	–	Бердюгин, 2000
Приполярный Урал (Сабля)	1,0	0–4,6	Турьева, 1977
Северный Урал (Свердловская обл.)	0,4	–	Бердюгин, 1999
Северный Урал (Свердловская обл.)	1,8	0,2–2,1	Стадухин, 1970
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,1	0–3,7	Бердюгин и др., 2003
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,0	0–2,1	Чернявская, 1959
Северный Урал (Яныпурунер)	2,1	0–5,3	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	7,0	0,2–21,7	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	2,8	0–5,9	Калинин, Куприянова, 2010
Предгорья Приполярного Урала	0,04	–	Бердюгин, 1992
Русская равнина			
Онежский р-н АО*	3,1	0,4–8,6	Губарь, 1976
Онежский р-н АО*	5,1	3,6–7,9	Корнеева и др., 1984
Пинежский р-н АО	0,5	–	Колоскова, 1983
Пинежский р-н АО	1,9	0–4,0	Окулова и др., 2003
Мезенский р-н АО	0	–	Нейфельд и др., 1976
Лешуконский р-н АО	1,4	–	Бобрецов, Куприянова, 2002
Каргопольский р-н АО	3,0	–	Бобрецов, Куприянова, 2002
Раменье (Вельский р-н АО)	3,7	0,3–17,5	Куприянова, 1987
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н АО)	3,1	–	Колоскова, 1983
Ленский р-н АО	3,5	–	Колоскова, 1983
Уляшово (Печорский р-н РК)	0,3	–	Бобрецов, Куприянова, 2002
Верховья Мезени (Республика Коми)	0,2	0,1–0,3	Турьева, Балибасов, 1982
Верховья Выми (Республика Коми)	0,06	0–0,2	Турьева, Балибасов, 1982
Дань (Корткеросский р-н РК)	1,8	0,1–9,6	Куприянова, 1987
Средняя тайга (Республика Коми)	1,9	0,1–6,7	ЕРП, 1981 (В.В. Турьева)
Южная тайга (Республика Коми)*	5,0	–	Петров, 2004
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	2,0	0–7,1	Собств. данные
Лысьвенский р-н (Пермская область)	3,0	0,1–11	Башенина, 1968
Прикамье (Пермская область)	4,3	–	ЕРП (Г.А. Воронов)
Фенноскандия			
Северо-Вост. Приладожье (Карелия)	1,6	0,2–17,0	Ивантер, 2005
Костомукшский заповедник	5,2	0–9,2	Катаев, Поздняков, 1996
Центр и восток Финляндии	12,5	1,5–25,7	Skagen, 1972
Заповедник «Кивач»	8,1	0–25,0	Кутенков, 2006
Лапландский заповедник	8,0	–	Окулова, 2009

ЕРП — Европейская рыжая полевка, 1981

*Расчеты наши

Таблица 36

Относительная численность рыжей полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	2,3	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	14,2	0,6–31,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	24,2	0–59,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	8,6	0–21,0	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	5,4	2,0–12,0	Куприянова, 1980
			Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	1,0	0–1,4	Куприянова, 2009
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	5,4	0–11,8	Собств. данные
Ляли (Княжпогостский р-н РК)	1,7	0,7–2,6	Млекопитающие ..., 1994
Уляшово (Печорский р-н РК)	1,4	0,6–2,8	Куприянова, 2009
Дань (Корткеросский р-н РК)	4,4	–	Куприянова, Недосекина, 1986
Фенноскандия			
Южная Карелия	5,8	0–30,7	Ивантер, Ивантер, 1983
Заповедник «Кивач»	3,5	–	Кутенков, 2006

Различия в обилии рыжей полевки обнаружены и между разными макросклонами Уральских гор. На Приполярном Урале доля данного вида в уловах грызунов оказалась по неизвестным причинам больше на восточных склонах, чем в западной части, соответственно, 18,9 и 7,3% (Бердюгин, 1992). На западе Северного Урала на г. Яныпупунер показатель численности рыжей полевки составил в среднем за все годы 2,1 экз. (0–5,3), тогда как на восточных склонах (гг. Косьвинский Камень, Денежкин Камень и Чистоп) — всего лишь 0,5 экз. на 100 лов.-сут. (Бердюгин, 1999). На г. Денежкин Камень на стационарных площадках обилие вида за четыре года наблюдений не превысило 1,7 экз. (в среднем 0,8 экз.) на 100 лов.-сут. На самом северо-востоке горного района Печоро-Илычского заповедника в верховьях р. Укью по устному сообщению Б.В. Тестова была редким видом.

Ранее В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) отмечали, что рыжая полевка в Печоро-Илычском заповеднике проникает высоко в горы только по поймам рек, а в темнохвойных лесах по склонам гор, как правило, не встречается. В настоящее время она обычна во всех высотных поясах исследованных нами гор. Даже на севере горного района на г. Турыньянер и г. Макариз она встречается в горных тундрах (6,6% в общих сборах мелких млекопитающих). На г. Яныпупунер численность рыжей полевки в пределах горно-лесного пояса возрастает от нижней его части к верхней. На нижних склонах гор, покрытых зеленомошными ельниками, численность вида составляет 1,5 экз., в верхней части горно-лесного пояса, где уже преобладают высокотравные пихто-ельники, показатель обилия увеличивается до 2,7 экз. на 100 лов.-сут. Доля вида в уловах давилками изменяется, соответственно, от 4,3 до 10,5%. В подгольцовом поясе, где

распространены только травяные стации, показатель обилия не меняется, но удельный вес рыжей полевки увеличивается до 22,3%. На склонах гольца и в горных тундрах она становится редкой — 0,2 экз. на 100 лов.-сут. (2,0% в суммарных сборах). Такое «слоистое» распределение этого вида на Северном Урале было описано в свое время К.И. Бердюгиным (1999). Оно обусловлено сменой бореальных и неморальных типов растительности вдоль высотного профиля.

Высокая численность рыжей полевки отмечена в припечорской части предгорного района Печоро-Илычского заповедника. Ее обилие составило здесь 7,0 экз. на 100 лов.-сут. и 24,2 экз. на 100 кон.-сут. Такие высокие показатели для периферийной популяции объясняются благоприятными ландшафтными условиями данной местности. Оптимальных стаций для рыжей полевки здесь значительно больше, чем в других районах заповедника. Они сосредоточены в хорошо развитой пойме реки Печоры, в долинах ручьев, расчленяющих плакорные местообитания, а также в нижней части грядовых возвышенностей. В таких биотопах средняя численность достигает 12,3 экз. (пойма) и 7,9 экз. (гряда) на 100 лов.-сут. В приирычской части предгорного района обилие рыжей полевки уменьшается в 2,5 раза по сравнению с печорской частью и составляет 2,8 экз. на 100 лов.-сут. и 8,6 экз. на 100 кон.-сут. Это связано с уменьшением площади оптимальных стаций в связи с неразвитостью здесь поймы и преобладанием моховых лесов.

Биотопическое размещение. Рыжая полевка населяет разнообразные местообитания, но на большей части своего ареала тесно связана с неморальными типами растительности (Башенина, 1977; Европейская рыжая полевка, 1981; Шварц и др., 1992). Излюбленными ее стациями являются различные типы травяных лесов. Эти биотопы на Европейском Севере России сконцентрированы в поймах рек, поэтому здесь рыжая полевка — типичный обитатель пойменных местообитаний, а также зарастающих вырубок (Турьева, 1953, 1977; Кулик, Никитина, 1960; Воронцов, 1961; Губарь, 1976; Турьева, Балибасов, 1982; Куприянова, 1978а, 1987; Млекопитающие ..., 1994). Так, в северной тайге Архангельской области максимальная ее численность отмечена в ельнике разнотравном (2,2 экз.), заметно меньше ее в ельнике мелкотравном (0,6–0,8 экз.) и полное отсутствие в ельнике зеленомошном (Губарь, 1976). Подобное соотношение (2,5; 1,1; 0 экз. на 100 лов.-сут.) обилия вида в этих местообитаниях автором указывалось и для средней тайги этого региона. В средней тайге Республики Коми, по данным И.Ф. Куприяновой, рыжая полевка также тяготеет к пойменным местообитаниям и рубкам (Млекопитающие ..., 1994). В среднем течении долины реки Вычегды доля рыжей полевки в лесных сообществах составляет 50–70% (Петров, Шубин, 1986). Здесь она предпочитает сравнительно открытые стации с травянистым покровом и избегает участков темнохвойного леса (Петров, Мелехина, 1984). По данным этих авторов, на опушке лиственного леса на 100 лов.-сут. ловилось в среднем 5,4 экз., в ельниках зеленомошных — всего лишь 0,7 экз. На юге Норвегии рыжая полевка также концентрируется в травяных местообитаниях (Johannesen, Mauritzen, 1999). В Южной Карелии в результате ГИС-анализа факторов территориального размещения рыжей полевки удалось установить, что 50% всей изменчивости факторов приходится на облесенность территории лиственными лесами, преимущественно, березовыми (Коросов и др., 2007).

В силу того, что поймы являются наиболее благоприятными по условиям элемента ландшафта для данного вида, его удельный вес в уловах здесь, как правило, очень высокий. Например, в северной тайге в нижнем течении реки Цильмы доля рыжей полевки в уловах давилками в пойме составляет 92%, тогда как на плакоре уменьшается

до 44% (Кулик, Никитина, 1960). В этой связи следует отметить, что оценки численности данного вида, основанные на учетах только в одних пойменных местообитаниях, приводят к явному их завышению.

На Урале, как и на равнине, в направлении с юга на север диапазон подходящих местообитаний для рыжей полевки сужается (Большаков и др., 2000). На Полярном Урале она предпочитает травяные типы лесных сообществ и избегает моховые и заболоченные биотопы (Бердюгин и др., 2007). По данным В.В. Турьевой (1977) в горно-лесном поясе на г. Сабля обилие вида составляет 1,5 экз., тогда как в долине реки Большая Сыня — 13,0 экз. на 100 лов.-сут. На Северном Урале в заповеднике «Денежкин Камень» рыжая полевка ловилась только в травяных лесных стациях в долинах малых рек (1,5 экз. на 100 лов.-сут.) и отсутствовала в зеленомошных лесах вне долин рек (Дубровский и др., 2003).

В Печоро-Илычском заповеднике характер распределения этого вида по биотопам сходен с таковым на Европейском Севере. Рыжая полевка встречается во многих местообитаниях, но наибольшее предпочтение отдает травяным лесам (табл. 37, 38). Об этом в частности свидетельствуют показатели биотопической приуроченности и верности биотопу. Максимальные положительные значения их характерны именно для этих стадий. В равнинном районе заповедника это, прежде всего, пойменные ельники (68,5% всех сборов этого вида). В них рыжая полевка ловится ежегодно. В зеленомошных ельниках прибрежных она обитает постоянно, но ее численность здесь относительно низкая. Гораздо реже и не каждый год она встречается в сосняках разного типа и заболоченных ельниках.

Таблица 37

Биотопическое размещение рыжей полевки в Печоро-Илычском заповеднике по данным отлова в давилки

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 лов.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	1,5	-0,24	-0,31
Ельник долгомошный	0,8	-0,56	-0,48
Ельник травянистый пойменный	9,0	+0,37	+1,48
Сосняк лишайниковый	0,01	-0,98	-0,66
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	2,0	-0,55	-0,72
Ельник травянистый пойменный	12,3	+0,34	+1,23
Ельник зеленом.-папоротниковый	7,9	+0,03	+0,40
Луг	0,9	-0,80	-0,92

В предгорном районе вид обычен в пойменных ельниках и в папоротниковых лесах, покрывающих нижние части склонов грядовых возвышенностей. В первых из них рыжая полевка составляет 59,4% среди грызунов в уловах давилками, во вторых биотопах — 45,7%. В долгомошных ельниках этот показатель значительно меньше — 15,4%, а на заливных лугах — 6,8%. Высокая численность полевков (23 экз. на 100 лов.-сут.) в этом районе отмечена в прибрежных ивняках (Теплов, Теплова, 1947). Обилие животных в травяных лесах более устойчиво, тогда как в долгомошных ельниках и на лугах этот вид в ряде лет не отмечен.

Таблица 38

Биотопическое размещение рыжей полевки в Печоро-Илычском заповеднике по данным отлова в канавки

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F _{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	6,4	-0,05	+0,07
Ельник долгомошный	0,8	-0,83	-0,60
Ельник травянистый пойменный	20,0	+0,25	+1,72
Сосняк зеленомошный	1,6	-0,46	-0,51
Сосняк лишайниковый	0,4	-0,71	-0,65
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	18,8	-0,09	-0,39
Ельник травянистый пойменный	28,4	+0,07	+0,80
Ельник зеленом.-папоротниковый	28,6	+0,18	+0,83
Луг	12,0	-0,27	-1,23
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	18,4	+0,13	+0,81
Березняк травянистый	19,2	+0,13	+0,94
Луг подгольцовый	7,4	-0,36	-0,90
Травяно-моховая тундра	8,0	-0,04	-0,81

В горном районе заповедника рыжая полевка также тяготеет к травяным лесам, которые здесь широко распространены и покрывают верхние склоны гор. В них доля вида в общих сборах грызунов достигает 11,9%. В более осветленных подгольцовых березняках она увеличивается до 26,9%, а на лугах уменьшается до 4,2%. Однако и здесь связь рыжей полевки с пойменными местообитаниями четко прослеживается. Численность ее даже в пределах одних и те же биотопов, например, в пихто-ельниках папоротниковых уменьшается при удалении от пойм горных рек. В небольшом числе встречается в травяно-моховых тундрах, но эти местообитания являются чуждыми для данного вида.

Размножение. Зимнее размножение рыжей полевки отмечено во многих частях ареала вида (Формозов, 1948; Башенина, 1951; Смирин, 1970; Кудряшова, 1971; Шубин, Сучкова, 1973; Larsson et al., 1973; Vujalska, 1983; Hansson, 1984; Kaikusalo, Tast, 1984; Корнеев, 1988; Оленев, 1988; Маркина, 2008; Истомин, 2009, и др.). Как правило, эти случаи нерегулярны и наблюдаются в зимы с благоприятными кормовыми и погодными условиями (Рыжая полевка, 1981; Кудряшов и др., 1983). Зимнее размножение зарегистрировано и в Печоро-Илычском заповеднике. В.П. Тепловым (1960) 19 января 1945 г. была добыта кормящая самка, в матке у которой было 4 плацентарных пятна. За 18 лет зимних учетов размножение в это время года мы фиксировали дважды (1984 и 1988 гг.). Это были годы интенсивного нарастания численности животных. В конце февраля 1988 г. у десяти самцов масса тела колебалась от 23,5 до 34,5 г (в среднем 29,4 г), длина семенников — от 11,3 до 13,0 мм. Две самки были половозрелыми, одна весом 27,7 г имела 5 эмбрионов.

Сроки начала размножения вида в Печоро-Илычском заповеднике по годам сильно варьируют. Самая ранняя дата регистрации первой беременной самки в равнинной час-

ти приходится на 22 апреля (1988 г.), самая поздняя — на 21 мая (1996 г.). Чаще всего размножение начинается в первой декаде мая. Эти сроки совпадают с данными, приводимыми для средней тайги Республики Коми (Петров и др., 1985). Последняя беременная самка отловлена в заповеднике 4 сентября (1989 г.), но обычно репродуктивный период заканчивается в конце августа. Сходные сроки размножения рыжей полевки приводятся и для других районов Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986; Млекопитающие ..., 1994; Якимова, 2008). В предгорном районе заповедника первая беременная самка отмечена 11 мая (1983 г.), последняя — 23 августа (1996 г.). Судя по всему, репродуктивный период у рыжей полевки здесь несколько короче, чем на равнине. Если в равнинном районе в третьей декаде августа доля размножающихся перезимовавших самок составила в среднем за все годы 16,7%, то в предгорьях Урала — только 6,7%. В сентябре самки с эмбрионами регистрировались лишь на равнине (9%), тогда как в предгорной тайге они отсутствовали.

Самое раннее появление молодых животных отмечено в равнинном районе заповедника 7 мая (2009 г.) и 23 мая (1997 г.). Однако чаще всего сеголетки появляются в уловах здесь обычно во второй декаде июня. В предгорном и горном районах эти даты смещены на третью декаду июня. В горах за весь период наблюдений первые сеголетки зафиксированы только 15 июня (1991 г.). Таким образом, различия в сроках появления первых молодых животных могут достигать между районами месяца.

Часть прибылых зверьков созревает в год своего рождения и принимает участие в размножении. Минимальный вес тела молодой беременной самки равнялся 15,6 г. Основную массу размножающихся прибылых полевок составляют животные первых (весенних) генераций. Среди них в разных районах севера Русской равнины более 90% самок созревают и дают один-два помета (Куприянова, Бобрецов, 2006). Доля размножающихся молодых самок более поздних (летних) генераций незначительна и варьирует по районам от 10,3 до 17,3%. Они дают только один выводок. Сходная картина наблюдается и в Фенноскандии (Ивантер, 1975; Якимова, 2008). В то же время на Северном Урале участие сеголеток в репродукции значительно ниже. Среди прибылых весенних выводков созревают только 50% самок, а среди сеголеток поздних пометов — лишь 1%. Данные различия в интенсивности размножения сеголеток равнинных и горных популяций обусловлены тем, что в горах начало размножения сдвинуто на более поздние сроки, а период его меньше, чем на равнине.

Доля половозрелых молодых животных сильно варьирует по годам. В равнинном районе заповедника она меняется от 5,3 до 85,7%, в предгорной тайге — от 1,8 до 100%, в горах — от 1,5 до 100%. Для всех районов отмечена статистически значимая отрицательная связь между удельным весом размножающихся сеголетков и уровнем численности популяции. Наиболее отчетливо она выражена в предгорьях заповедника, где обилие полевок относительно высокое ($r_s = -0,81$; $t = 6,93$; $p < 0,001$). В равнинной части заповедника значение коэффициента корреляции меньше ($r_s = -0,65$; $t = 4,03$; $p < 0,001$). Наибольшее число половозрелых сеголеток наблюдалось в годы низкого обилия, а в годы высокой численности, как правило, доля их уменьшалась значительно. Эта зависимость для данного вида отмечена и в некоторых других частях ареала (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Куприянова, 1978; Wiger, 1979; Vujalska, 1983; Куприянова, Наумов, 1986).

Величина выводка у рыжей полевки отчетливо изменяется в течение лета (Европейская рыжая полевка, 1981). В Печоро-Илычском заповеднике в мае она самая незна-

чительная, в июне и июле достигает максимальных значений, а в августе и сентябре вновь уменьшается (табл. 39). При этом средняя плодовитость в июне и июле мало отличается между собой. В других регионах Европейского Севера максимальный размер выводка у перезимовавших самок отмечен в середине лета — в июле (Куприянова, Наумов, 1986; Якимова, 2008), а на Среднем Урале — весной (Давыдова, 2007).

Таблица 39

Сезонная динамика величины выводка у перезимовавших самок рыжей полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника

Месяц	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов											M ± m
	n	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Равнинный район												
Май	27	—	2	3	11	9	—	1	1	—	—	5,3 ± 0,2
Июнь	22	—	1	—	5	5	8	2	—	—	1	6,4 ± 0,3
Июль	29	—	—	2	4	10	9	4	—	—	—	6,3 ± 0,2
Август	20	—	—	2	9	5	3	1	—	—	—	5,6 ± 0,2
Сентябрь	2	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	5,0
Предгорный район												
Июнь	129	—	1	6	29	43	28	19	2	1	—	6,2 ± 0,1
Июль	91	—	—	4	23	35	19	6	2	2	—	6,2 ± 0,1
Август	126	2	2	17	50	30	17	7	1	—	—	5,5 ± 0,1
Горный район												
Июнь	48	—	—	3	4	23	15	3	1	—	—	6,3 ± 0,1
Июль	19	—	—	—	4	8	5	1	2	—	—	6,5 ± 0,3
Август	36	—	3	1	9	15	5	3	1	—	—	5,8 ± 0,2

В 40-е годы прошлого века средняя плодовитость рыжей полевки на территории Печоро-Ильчского заповедника достигала 5,8 эмбрионов на одну самку (Теплов, Теплова, 1947). За последние тридцать лет этот показатель для равнинного и предгорного районов (для которых и приведена данная оценка) практически не изменился — $5,9 \pm 0,1$. Размер выводка выше у перезимовавших самок, в целом по всем ландшафтным районам он составил $6,0 \pm 0,1$. У молодых животных он равнялся $5,1 \pm 0,1$. При этом число эмбрионов в помете у взрослых полевок колебалось от 2 до 10, а у сеголеток — от 3 до 9. Размах колебаний числа детенышей в целом для этого вида составляет 1–13 (Европейская рыжая полевка, 1981).

Величина выводка у рыжей полевки в разных частях ареала изменяется от 4,0 до 7,7 эмбрионов (Башенина, 1977; Окулова, 1978; Европейская рыжая полевка, 1981). В пределах Европейского Севера эти значения колеблются от 5,1 до 5,9 эмбрионов (табл. 40). При этом выявить какие-то закономерности географической изменчивости не удастся. В разных районах северной тайги она изменялась от 5,1 до 5,7 эмбрионов, а в средней тайге — от 5,1 до 5,9 эмбрионов на самку. В горных районах Урала в целом величина выводка выше, чем на равнине. Однако и здесь наблюдается значительная популяционная изменчивость. Так, В.Н. Большаков (1972) для Южного Урала приводит размер выводка рыжей полевки в 5,5 детенышей, тогда как в Ильменском заповеднике он достигает 7,5 эмбрионов (Колчева, 2005), а на г. Ирмель — 6,1 эмбрионов (Садыков,

1980). В пределах Печоро-Илычского заповедника средняя плодовитость данного вида меняется незначительно. На равнине и в предгорьях она одинакова, в горах отмечена тенденция к ее повышению.

Таблица 40

Размеры выводка у рыжей полевки (перезимовавшие самки)
в разных районах Урала и Европейского Севера

Район работ	Величина выводка		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал	7,1	–	Большаков, 1972
Северный Урал (Яныпунар)	6,2 ± 0,1	3–9	Собств. данные
Средний Урал	5,9	–	Большаков, 1972
Средний Урал (Висимский заповедн.)	4,8	–	Байтимирова и др., 2010
Южный Урал	5,5	–	Большаков, 1972
Южный Урал (Иремель)	6,1 ± 0,2	–	Садыков, 1980
Южный Урал (Ильменский заповедн.)	7,5 ± 0,4	–	Колчева, 2005
Предгорья Северного Урала (Печора)	5,9 ± 0,1	2–10	Собств. данные
Русская равнина			
Пинега (Пинежский р-н АО)	5,1 ± 0,2	–	Куприянова, Бобрецов, 2006б
Лешуконский р-н АО	5,7 ± 0,3	3–7	Собств. данные
Раменье (Вельский р-н АО)	5,1 ± 0,1	–	Куприянова, Наумов, 1986
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	5,2	–	Колоскова, 1976
Сыктывдинский р-н РК	5,5 ± 0,2	3–10	Воронцов, 1961
Дань (Корткеросский р-н РК)	5,5	–	Млекопитающие ..., 1994
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	5,9 ± 0,1	3–11	Собств. данные
Кировская область	5,9	3–7	Башенина, 1977
Кировская область	6,0	1–9	Тупикова, Коновалова, 1971
Фенноскандия			
Южная Карелия	5,8 ± 0,7	3–11	Якимова, 2008
Мурманская область	5,5	1–9	Семенов-Тян-Шанский, 1970
Центральная Финляндия	5,3 ± 1,3	2–10	Koivula et al., 2003

Резорбция эмбрионов в равнинном районе заповедника обнаружена у 10,3% (n = 68), в предгорном районе — у 2,6% (n = 194), горах — у 7,3% (n = 69) самок. Число рассасывающихся эмбрионов при этом составило 1,8, 0,4 и 1,4%. Близкие значения для данного вида приводятся и для других регионов. В Вологодской области резорбция эмбрионов наблюдалась в 4,5% случаях (Башенина, 1968), в Кировской области — около 5% (Тупикова, Коновалова, 1971), а в Карелии — 5,4% для перезимовавших самок (Ивантер, 1975). Более высокая доимплантационная смертность (гибель на стадии яйца) у самок рыжей полевки в заповеднике отмечена также в равнинном районе (12,1%). В предгорной тайге этот показатель составил 9,6%, а в горах — 7,3%. Следовательно, в целом эмбриональная смертность у рыжей полевки выше на равнине (13,9%) по сравнению с горами (8,7%).

Структура популяции. В течение лета соотношение возрастных групп в популяции рыжей полевки меняется: к концу лета уменьшается доля перезимовавших особей и, соответственно, увеличивается число молодых животных. Эти изменения имеют лан-

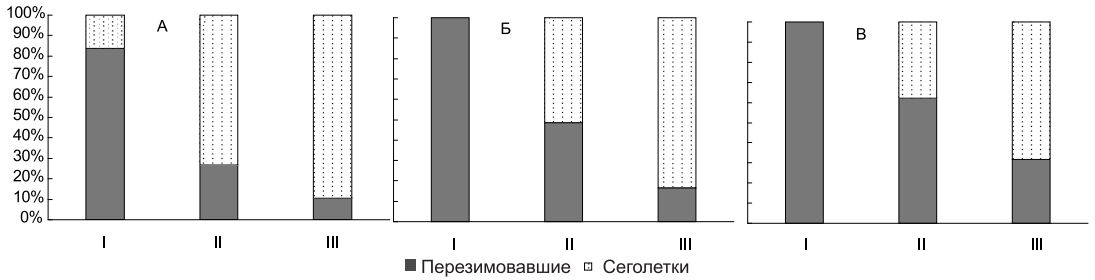


Рис. 32. Сезонная динамика возрастной структуры популяции рыжей полевки в Печоро-Ильчском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

дшафтные особенности, обусловленные сроками начала размножения и его интенсивностью. В мае популяция вида обычно состоит из перезимовавших зверьков (рис. 32). Только в равнинном районе в некоторые годы (1997, 2009) в конце мая появляются первые сеголетки. Доля взрослых особей в целом за все годы составила здесь 98,1%. В июне удельный вес перезимовавших животных понижается на равнине до 73,3, в предгорьях — до 80,1, в горах — до 94,3%. В июле происходит массовый выход молодых полевок, вследствие чего доля взрослых особей значительно уменьшается (соответственно, 26,0, 29,1 и 37,8%). В уловах преобладают молодые животные. В августе они составляют в популяции рыжей полевки в равнинной части 88,8%, в предгорьях — 81%, а в горах — только 68,4%. В горном районе нарастание численности сеголеток происходит медленнее, чем в двух других районах.

Наиболее существенные различия в возрастной структуре между ландшафтными районами заключаются в том, что по направлению от равнины к горам увеличивается доля старшей возрастной группы (табл. 41). В горах по сравнению с первым районом она выше более чем в два раза. Для августа эти данные будут составлять, соответственно, 11,2 и 31,6%. В Карелии в этот месяц удельный вес перезимовавших особей достигает в среднем 9,1% (Ивантер, 1978а), в Латвии — около 10%, в Пермской области в разные годы — от 0 до 27,9% (Европейская рыжая полевка, 1981). Приведенные материалы очень близки к данным, отмеченным для равнинного района заповедника.

Таблица 41

Возрастная и половая структура популяции рыжей полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	978	13,5	132	59,8	13,3	846	62,8	55,1
Предгорье	3459	19,6	677	63,2	47,3	2782	54,7	24,7
Горы	599	32,5	195	69,7	30,4	404	58,7	12,1

Как показали экспериментальные исследования в Институте экологии растений и животных УрО РАН, соотношение полов у новорожденных рыжих полевков составляет 1:1 (Большаков, Кубанцев, 1984). Однако в природных популяциях среди взрослых зверьков и самостоятельно живущих сеголеток почти всегда преобладают самцы (Попов, 1960; Наумов и др., 1969; Ивантер, 1975, 1978б). В средней тайге Архангельской области доля самцов среди перезимовавших животных достигает 70%, а среди сеголеток разных генераций — 56–60% (Куприянова, 1978б). В средней тайге Республики Коми также преобладают самцы, доля которых колеблется при разных уровнях численности от 59 до 70% (Петров и др., 1985, 1986; Млекопитающие ..., 1994). На верхней Печоре В.П. и Е.Н. Тепловыми был определен пол у 232 молодых рыжих полевков, среди которых самцы составили 64% (Теплов, 1954).

Данная особенность находит подтверждение и на нашем материале. Во всех ландшафтных районах заповедника среди всех возрастных групп статистически значимо преобладают самцы. Среди перезимовавших животных отмечена тенденция к увеличению доли самцов от равнины к горам. При этом на равнине и в горах относительная численность взрослых самцов во все годы никогда не опускалась ниже 50%. Понижение (от 25 до 46,7%) регистрировалось лишь в предгорной тайге и только в некоторые годы. Среди молодых животных число самцов в равнинном районе изменялось от 50 до 90%, в предгорьях — от 48,3 до 75,4%, в горах — от 48,5 до 77,8%.

Динамика численности. Показатели численности рыжей полевки в равнинной части заповедника колеблются по годам от 0 до 7,1 экз., в предгорьях — от 0,2 до 21,7 экз., в горах — от 0 до 5,3 экз. на 100 лов.-сут. (рис. 33). Амплитуда ее колебаний везде значительна, в основном за счет глубоких депрессий. В предгорных лесах обилие полевков меняется в 108 раз. В равнинном и предгорном районах в некоторые годы животные в уловах отсутствовали. По данным И.Ф. Куприяновой (1987) обилие полевков в средней

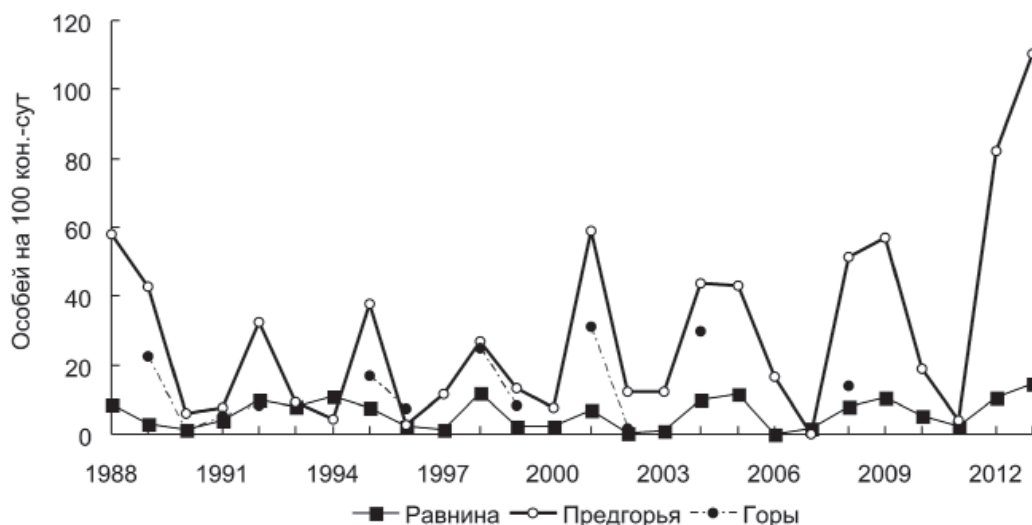


Рис. 33. Динамика численности рыжей полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки).

тайге Архангельской области колеблется в 58 раз (0,3–17,5 экз.), а в средней тайге Республики Коми в 91 раз (0,1–9,6 экз. на 100 лов.-сут.). В северной тайге Архангельской области (Пинежский заповедник) колебания менее значительны (0–4,0 экз.), но здесь в некоторые годы животные в период учетов не отмечены (Окулова и др., 2003). В Карелии в заповеднике «Кивач» обилие полевков изменяется в 75 раз (Ивантер, 2008). Таким образом, численность рыжей полевки на территории Печоро-Илычского заповедника менее устойчива, чем в других районах Европейского Севера.

Между данными учетов давилками и ловчими канавками для равнинного и предгорного районов существует значимая статистическая связь. Значение рангового коэффициента Спирмена в первом случае равно +0,51 ($t = 2,72$; $p = 0,013$), во втором — +0,82 ($t = 6,62$; $p = 0,0000$). Размах колебаний численности по годам по отловам в канавки оказался больше, чем по отловам в давилки. Показатели обилия в равнинном районе изменяются от 0 до 11,8 экз., в предгорьях — от 0 до 59 экз., а в горах — от 0,6 до 31 экз. на 100 кон.-сут. Максимальная амплитуда колебаний обилия отмечена в предгорной тайге.

Численность полевков в разных ландшафтных районах меняется синхронно. Особенно четко это прослеживается по данным учета канавками, для которых обнаружена достоверная сопряженность между всеми районами (коэффициент корреляции Спирмена

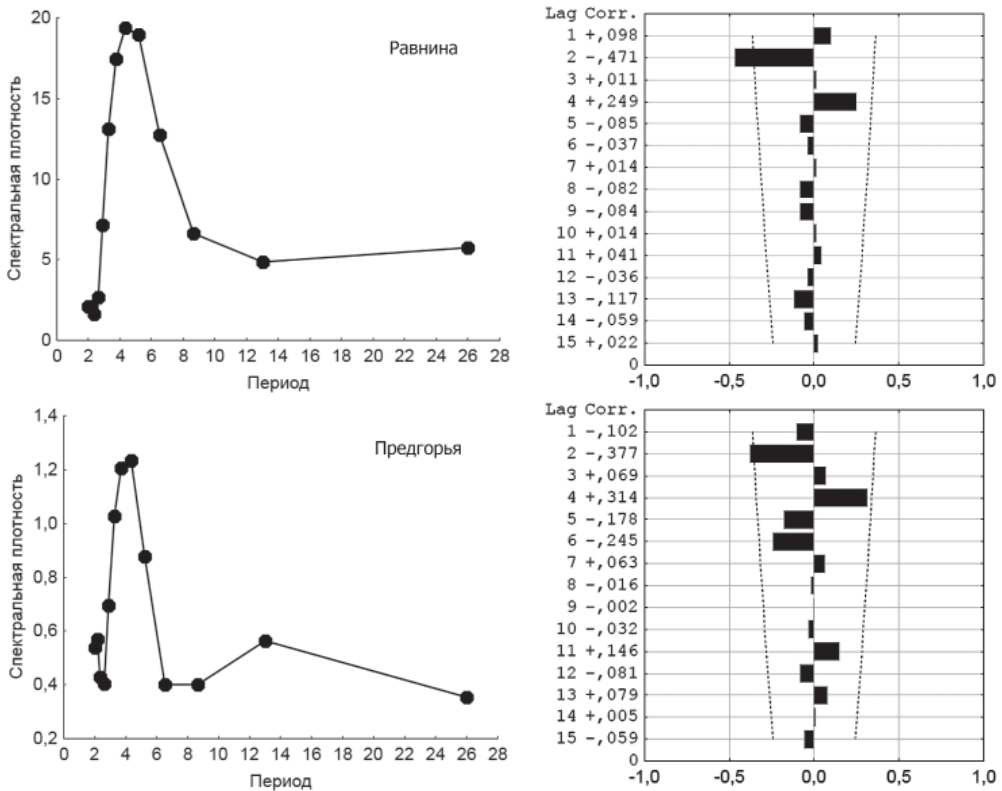


Рис. 34. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) рыжей полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в давилки).

от 0,50 до 0,83). По данным учета давилками синхронность наблюдалась только между равнинным и предгорным районами ($r = 0,61$; $t = 3,81$; $p = 0,0000$). Отсутствие достоверной связи в изменениях обилия рыжей полевки между горным районом и другими районами объясняется низкими показателями численности рыжей полевки в горах.

Динамика численности данного вида на Европейском Севере, по мнению Э.В. Ивантера (2008), характеризуется небольшими кратковременными подъемами обилия (чаще до 8–10 экз.) и глубокими и продолжительными депрессиями (0–0,5 экз. на 100 лов.-сут.). Промежутки между пиками составляют от 2 до 6 лет. Периодичность при этом выражена нечетко, а ритм колебаний неправильный. Под данное описание подпадают многолетние изменения численности рыжей полевки в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника. При помощи автокорреляционного анализа здесь удалось выявить лишь полупериод в 2 года (рис. 34). Промежутки между пиками достигают 3–6 лет, что собственно и показала спектрограмма. Пики обилия незначительны — от 1,0 до 5,6 экз. на 100 лов.-сут. Депрессии нередко длятся 2–3 года. В предгорном районе, где уровень численности вида значительно выше, чем на равнине, наблюдается более четкая периодичность в изменении его обилия. Здесь оба метода выявления периодической составляющей указывают на период в 4 года. Пики обилия выше, чем в равнинной части заповедника — от 9,5 до 21,7 экз. на 100 лов.-сут. А депрессии непродолжительны и не так глубоки — от 0,3 до 5,3 экз. на 100 лов.-сут. За все время лишь дважды (1986, 2007 гг.) численность опускалась до 0,3–0,4 экз. на 100 лов.-сут. В остальные годы она превышала на этой фазе 1,4 экз. на 100 лов.-сут.

3.11. КРАСНАЯ ПОЛЕВКА — *MYODES RUTILUS* Pallas

Красная полевка — восточно-палеарктический вид, распространение которого ограничено в основном таежной зоной Сибири и Дальнего Востока. В Европе населяет северную лесную часть вплоть до Фенноскандии. На Северо-Востоке европейской части является одним из самых распространенных видов мелких млекопитающих (Марвин, Турьева, 1979; Куприянова, Наумов, 1984; Млекопитающие ..., 1994). Здесь она встречается и в зональных кустарниковых тундрах (Балибасов, Ермаков, 1989; Петров, 2007). Является фоновым видом сообществ *Micromammalia* северной половины Уральских гор (Большаков, 1969; Турьева, 1977; Балахонов, 1981; Мелкие млекопитающие ..., 1986). В Печоро-Ильчском заповеднике красная полевка обычна во всех ландшафтных районах. По своему происхождению ее относят к автохтонам равнинной зональной тайги четвертичного периода — восточносибирскому фауно-генетическому комплексу видов (Шварц, 1989). Е.Н. Матюшкин (1972) рассматривает этот вид в составе голарктических арктобореальных элементов и называет эту группу фауной «красной полевки и лося».

Численность. Известно, что на Европейском Севере численность красной полевки увеличивается с запада на восток и с юга на север (Колоскова, Губарь, 1975; Куприянова, Наумов, 1984; Бобрецов, Куприянова, 2002). В северной равнинной тайге обилие полевок составляет в среднем 6,6 экз., а в средней тайге — только 2,2 экз. на 100 лов.-сут. (табл. 42). При этом в направлении с запада на восток на Русской равнине в пределах северной тайги показатели численности возрастают от 4,7 до 9,6 экз., а в пределах средней тайги — от 0,2 до 4,8 экз. на 100 лов.-сут. В Фенноскандии обилие этого вида в ее южной части минимально — от 0 до 0,09 экз. на 100 лов.-сут. (Ивантер, Ивантер, 1983; Катаев, Поздняков, 1996), но к северу оно возрастает.

Таблица 42

Относительная численность красной полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета давилками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 лов.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Приполярный Урал	4,1	–	Бердюгин, 2000
Приполярный Урал (Сабля)*	3,1	0,3–9,9	Турьева, 1977
Северный Урал (Свердловская обл.)	3,8	–	Бердюгин, 1999
Северный Урал (Денежкин Камень)	3,7	0,3–5,9	Чернявская, 1959
Северный Урал (верховья Укью)	7,3	0,9–21,7	Тестов, 1993
Северный Урал (Яныпупунер)	13,7	0,6–37,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	8,5	0,3–18,3	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	22,7	0,5–50,3	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Онежский р-н АО*	4,7	0,7–10,3	Губарь, 1976
Пинежский р-н АО	6,3	–	Колоскова, 1983
Пинежский р-н АО	5,9	0–11,0	Окулова и др., 2003
Мезенский р-н АО	7,3	–	Нейфельд и др., 1976
Лешуконский р-н АО	5,7	2,4–7,4	Собств. данные
Каргопольский р-н АО	0,2	–	Бобрецов, Куприянова, 2002
Рамень (Вельский р-н АО)	1,6	0,1–4,1	Куприянова, 1987
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	4,1	1,6–13,3	Колоскова, 1983
			Губарь, 1976
Ленский р-н АО	1,2	–	Колоскова, 1983
Уляшово (Печорский р-н РК)	9,6	–	Бобрецов, Куприянова, 2002
Верховья Мезени (Республика Коми)	2,9	–	Турьева, Балибасов, 1982
Верховья Выми (Республика Коми)	2,4	–	Турьева, Балибасов, 1982
Южная тайга (Республика Коми)*	1,3	–	Петров, 2004
Дань (Корткеросский р-н РК)	2,0	0,8–5,4	Куприянова, 1987
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,09	0–0,25	Ивантер, Ивантер, 1983

* Расчеты наши

В Уральской горной стране численность красной полевки в целом выше, чем на Русской равнине, к тому же здесь она сильно варьирует в пространстве. На Полярном Урале средние показатели обилия составляют 9,8 экз. на 100 лов.-сут. В отдельных биотопах изменяются от 0 до 16,5 экз. (Балахонов, 1981). На Приполярном Урале они уменьшаются в два раза — 3,1–4,1 экз. на 100 лов.-сут. (Турьева, 1977; Бердюгин, 2000). На Северном Урале численность красной полевки существенно различается на его разных макросклонах. На восточных склонах (гг. Денежкин Камень, Косьювинский Камень, Чистоп) средние показатели обилия составляют 3,8 экз. (Бердюгин, 1999), на западных они выше и изменяются от 7,3 до 13,7 экз. на 100 лов.-сут. (Тестов, 1993;

наши данные). В предгорной тайге этой части Урала хорошо выражены подзональные вариации в показателях численности вида. Она выше в северной тайге (22,7 экз.), тогда как в средней тайге снижается более чем в два раза (8,5 экз. на 100 лов.-сут.).

Индексы обилия данного вида, полученные при помощи канавок (табл. 43), в целом подтверждают закономерности их распределения по региону, выявленные по данным учетов давилками. Более высокая численность и в этом случае фиксируется на Урале, а самая низкая в Фенноскандии. Однако различия в обилии полевков между равнинными районами выражены нечетко. Например, они отсутствуют между подзонами тайги.

Таблица 43

Относительная численность красной полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	8,6	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	18,6	2,6–51,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	29,6	3,2–76,8	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	52,4	3,2–101	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	2,2	2,0–12,0	Куприянова, 1980; Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	13,0	2,4–22,8	Куприянова, 2009
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	15,2	2,0–52,2	Собств. данные
Ляли (Княжпогостский р-н РК)	12,1	0–44,4	Млекопитающие ..., 1994
Уляшово (Печорский р-н РК)	12,4	10,4–13,8	Куприянова, 2009
Дань (Корткеросский р-н РК)*	4,7	–	Куприянова, Недосекина, 1986
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,16	0–0,32	Ивантер, Ивантер, 1983

* Расчеты наши

В пределах Печоро-Илычского заповедника численность красной полевки увеличивается от равнины к горам (Бобрецов, 2004). В равнинном районе припечорской части за все годы наших наблюдений она составила 4,4 экз. на 100 лов.-сут. Это самый высокий средний показатель для равнинной средней тайги Европейского Севера. В некоторые годы в оптимальных местообитаниях обилие полевков поднималось до 30,8 экз. на 100 лов.-сут. В предгорной тайге, где площадь благоприятных стадий для красной полевки значительно возрастает, средняя численность животных увеличивается почти в два раза и составляет уже 8,5 экз. на 100 лов.-сут. Наибольшее количество полевков отмечено в горном районе — в среднем 13,7 экз. (максимум — 37,5 экз.) на 100 лов.-сут.

На Северном Урале красная полевка с различной плотностью заселяет все высотные пояса (Теплов, Теплова, 1947; Большаков, 1969; Бердюгин, Дороватовский,

1979; Куликова, Большаков, 1984). На восточном макросклоне ее численность увеличивается от горно-лесного к подгольцовому поясу и затем уменьшается к горным тундрам (Бердюгин, 1999). На западных склонах г. Яныпунер обилие полевков уменьшается от нижнего пояса к верхнему. Так, в горно-лесном поясе индекс обилия составляет 16,9 экз., в подгольцовом поясе — 2,9 экз., а в горно-тундровом поясе — 1,2 экз. на 100 лов.-сут. Сходную тенденцию иллюстрируют и данные учетов канавками. В горно-лесном поясе на 100 кон.-сут. в среднем пришлось 37,9 экз., в подгольцовом поясе — 11,2 экз., в тундре — 6,6 экз. Таким образом, красная полевка наиболее плотно заселяет горные леса. При этом ее численность здесь выше в верхней части этого пояса.

Биотопическое размещение. Становление красной полевки как вида проходило в условиях восточно-сибирской (ангарской) темнохвойной тайги (Шварц, 1989), что наложило отпечаток на ее биотопические предпочтения. На всем огромном ареале этого вида прослеживается его связь с лесными сообществами таежного типа (Формозов, 1948; Равкин, Лукьянова, 1976; Башенина, 1977; Попов, 1983; Сапогов, 1983; Ревин, 1989; Шварц и др., 1992; Млекопитающие ..., 1994; Вольперт, Шадрина, 2002; Виноградов, Кельбешев, 2009 и др.). На Европейском Севере основными стациями этого вида служат моховые ельники и сосняки (Кулик, Никитина, 1960; Губарь, 1974; Губарь и др., 1976; Колоскова, 1976; Куприянова, 1978а; Петров и др., 1986). В них численность вида наиболее высока и относительно стабильна. В других местообитаниях, а красная полевка как фоновый вид таежных экосистем заселяет разнообразные биотопы, плотность животных значительно меньше и здесь она очень неустойчива по годам. Разреженность древостоя или его отсутствие вызывает, как правило, уменьшение обилия этого вида.

В равнинной части заповедника красная полевка является эвритопным видом, о чем свидетельствуют показатели биотопической приуроченности. Их значения не превышают 0,30 (табл. 44, 45). Некоторое предпочтение она отдает ельникам долгомошным. В этих биотопах, а также в ельниках высокотравных отмечена наиболее высокая и относительно стабильная численность животных. Значения коэффициента верности биотопу в них превышают 0,50, а индексы обилия в некоторые годы были выше 20 экз. на 100 лов.-сут. Самая низкая численность наблюдается в сосняках лишайниковых — от 0 до 7,0 экз. (в среднем 1,6 экз.) на 100 лов.-сут. Ранее В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) отмечали максимальную плотность красной полевки в зеленомошных сосняках с ягодниками. Однако по нашим данным показатели численности животных в этом местообитании в два раза ниже, чем в ельниках долгомошных.

В предгорном районе биотопические предпочтения вида проявляются более четко. Здесь красная полевка явно тяготеет к долгомошным ельникам, расположенным на плакорах, и зеленомошно-папоротниковым ельникам на склонах грядовых возвышений. Показатели численности в первых местообитаниях колеблются по годам от 0,3 до 24,0 экз., во вторых — от 1,5 до 21,2 экз. на 100 лов.-сут. Доля вида по отловам в давилки равняется, соответственно, 70 и 43,3%. В травяных ельниках красная полевка обычна, но, судя по показателям биотопической приуроченности, эти биотопы для нее не основные. Луга и болота здесь являются чуждыми местообитаниями, в которых она бывает в единичном числе.

Таблица 44

Биотопическое размещение красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике
по данным отлова в давилки

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 лов.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	7,1	+0,08	-0,11
Ельник долгомошный	9,9	+0,25	+0,52
Ельник высокотравный пойменный	11,8	-0,09	+0,94
Сосняк лишайниковый	1,6	-0,15	-1,35
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	10,5	+0,41	+1,08
Ельник высокотравный пойменный	6,5	-0,31	+0,23
Ельник зеленом.-папоротниковый	9,1	+0,16	+0,78
Луг	0,3	-0,91	-1,10
Болото травяно-моховое	0,8	-0,80	-0,99
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	17,3	+0,26	+0,46
Ельник зеленомошный	15,6	+0,06	+0,26
Березняк травянистый	0,5	-0,49	-1,55
Луг подгольцовый	0,2	-0,91	-1,59
Каменистые россыпи	3,7	-0,25	-1,17

Таблица 45

Биотопическое размещение красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике
по данным отлова в канавки

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	13,8	-0,17	-0,56
Ельник долгомошный	43,8	+0,45	+1,45
Ельник высокотравный пойменный	28,6	-0,14	+0,43
Сосняк зеленомошный	20,4	+0,18	-0,12
Сосняк лишайниковый	4,6	+0,005	-1,18
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	31,4	+0,21	+0,52
Ельник высокотравный пойменный	22,4	-0,14	-0,09
Ельник зеленом.-папоротниковый	37,6	+0,31	+0,94
Луг	3,6	-0,76	-1,36
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	37,8	+0,56	+1,48
Березняк высокотравный	13,4	-0,26	-0,23
Луг подгольцовый	9,0	-0,47	-0,54
Травяно-моховая тундра	6,6	-0,28	-0,71

В горном районе красная полевка многочисленна в зеленомошно-черничных ельниках в нижней части горно-лесного пояса и в папоротниковых пихто-ельниках в верхней части этого пояса. Средние индексы обилия вида в этих местообитаниях наиболее высокие для всех ландшафтных районов заповедника. Максимальная же численность отмечена нами в 2004 г. в верхней части темнохвойных лесов на г. Яныпупунер — 37,2 экз. на 100 лов.-сут., доля вида при этом достигала 82,7%. В 40-е годы прошлого века на восточном склоне г. Эбельиз в высокотравном ельнике был зафиксирован рекордный для этого вида показатель — 60 экз. на 100 лов.-сут. (Теплов, Теплова, 1947). Из других местообитаний красная полевка обычна в каменистых россыпях, расположенных на границе леса и в пределах горно-лесного пояса. Однако в тех же биотопах в горно-тундровом поясе она уже становится редким видом. Березовые редколесья и луга в подгольцовом поясе являются чуждыми для нее стадиями, как и горные тундры.

Размножение. В отдельные наиболее благоприятные годы часть полевок, по-видимому, размножается и зимой. Так, 18 февраля 1984 г. в окрестностях Якши был добыт самец весом 22 г с хорошо развитыми семенниками. В конце февраля 1988 г. масса тела одного из самцов достигала 30,6 г, длина семенников — 9,5 мм. Самка, отловленная в этот же период, имела массу тела 27,4 г и увеличенную матку. В январе–феврале некоторые самки из равнинной и предгорной тайги имели плацентарные пятна (5,3%; $n = 133$). Однако масса тела их не превышала 20 г и они имели тонкие матки, поэтому, скорее всего, эти пятна остались у них еще с осени. Зимнее размножение у красной полевки является более редким явлением, чем у рыжей полевки. Оно известно для Сибири (Реймерс, 1970; Хлебников, 1970; Башенина, 1988), Северной Норвегии (Lundquist et al., 1973), Северной Финляндии (Kaikusalo, Tast, 1984) и Аляски (Sealander, 1967; Whitney, 1976; West, 1982). В суровых условиях Якутии полевки в зимний период регулярно размножаются в домах и постройках, но в природных популяциях это явление не наблюдалось (Сафронов, 1983). В этом регионе зимнее воспроизводство известно лишь для Лено-Виллюйского междуречья (Мордосов, 1971). В европейской части России оно отмечено в Пермской области (Башенина, 1951).

В обычные годы начало размножения приходится на май, чаще всего на его вторую половину. В зависимости от хода весны и уровня численности животных сроки по годам значительно варьируют. Так, в 1988 г. первая беременная самка была отловлена в равнинном районе 9 апреля, а в 1989 г. — 2 июня. Начало размножения в равнинном и предгорном районах чаще всего совпадает. В верхних поясах гор оно начинается позже и тесно связано с ходом весенних процессов (Большаков, 1969, 1972; Шубин, 1991). В верхней части горно-лесного пояса заповедника полевки начинают размножаться на 10–15 дней позже, чем на равнине (Бобрецов, 2001). В 1985 г. эти различия достигали почти месяца: первая беременная самка была отмечена в равнинном районе 29 апреля, а в горных лесах они не встречались до конца мая. В Западном Саяне в горно-лесном поясе на высоте более 1200 м полевки начинают размножаться на 1–1,5 месяца позже, чем в равнинной тайге (Штильмарк, 1965).

Сроки окончания репродуктивного периода более стабильны. Обычно они приходятся на третью декаду августа. В равнинном районе средняя дата окончания размножения — 28 августа, самая ранняя дата — 18 августа (2000 г.), наиболее поздняя в период наших наблюдений — 8 сентября (2008 г.). Как исключение, в некоторые годы беременные самки встречаются до поздней осени. Так, в 1937 г. последняя беременная самка была поймана 7 октября (Теплов, Теплова, 1947). Сроки окончания размножения

в равнинном и предгорном районах в целом совпадают. Только в предгорьях средняя дата приходится уже на первые числа третьей декады августа. Последняя беременная самка здесь поймана также 8 сентября, а в горном районе — 25 августа.

В схожие сроки происходит размножение полевок и в равнинных районах на севере Русской равнины. Так, на Среднем Тимане дата регистрации первой беременной самки приходится на 7 мая, а последней — на 21 августа (Балибасов, 1984). Под Сыктывкаром первые беременные самки отлавливаются в середине мая, размножение заканчивается в конце августа, единичные самки с эмбрионами отмечены во второй середине сентября (Воронцов, 1960; Турьева, 1961). На юге Архангельской области начало репродукции красной полевки варьирует по годам с 7 по 26 мая, а окончание — с 21 августа по 11 сентября (Куприянова, Наумов, 1986).

Первые сеголетки в Печоро-Илычском заповеднике регистрируются в уловах обычно во вторую половину июня. Массовый выход молодых животных приурочен к июлю. В некоторые годы, когда размножение начинается раньше средних сроков, они появляются довольно рано. Самые ранние даты отмечены для равнинного района — 4 мая (2008 г.), 21 мая (2004 г.) и 23 мая (1995 г.). В двух других районах в этот месяц молодые животные никогда не ловились. В предгорных лесах первые сеголетки были отмечены только 13 июня (2008 г.), а в горной тайге — 15 июня (1991 г.).

Часть из них достигает половой зрелости в год своего рождения и принимает участие в размножении. Минимальный вес молодой беременной самки, отловленной в заповеднике равен 14 г. По годам число половозрелых сеголеток сильно колеблется и зависит от уровня численности вида. В равнинном районе их доля изменялась от 6,0 до 64,3%, в предгорьях — от 2,7 до 86,2%, а в горах — от 0,9 до 76,9%. Связь числа размножающихся молодых полевок с численностью популяции была во всех районах отрицательной и статистически значимой: значения коэффициента корреляции везде превышали $-0,60$ ($p < 0,001$). В годы высокой численности происходит торможение созревания молодых животных, и лишь небольшая часть их размножается. В равнинной тайге доля таких полевок достигает 11,4% (6,0–18,0), в предгорных лесах — 5,1% (2,7–8,9), а в горах — 4,1% (0,9–6,6). В период депрессий (менее 3,5 экз. на 100 лов.-сут.) доля половозрелых сеголеток значительно возрастает. В среднем для равнинного района она составляет 40,1%, для предгорий — 57,1%, для гор — 66,6%. В такие годы молодые животные вносят значительный вклад в воспроизводство популяции. По расчетам Б.В. Тестова (1987), проведенных на материалах по красной полевке горного района Печоро-Илычского заповедника, участие сеголеток приводит к росту численности в 12,5 раза.

Перезимовавшие самки в условиях заповедника приносят до трех пометов, сеголетки — не более двух (Бобрецов, 2000). Однако доля самок с разным числом выводков, определенная нами по фиксации одновременно эмбрионов и плацентарных пятен, варьировала по районам. Так, на равнине и в предгорьях во второй половине лета в небольшом количестве встречались яловые самки (соответственно, 2,9 и 1,4%), а в горах подобные особи отсутствовали. В последнем районе был несколько выше удельный вес животных с тремя выводками (5%), в двух других — менее 3%. Основная часть зверьков (71,6% на равнине и 66,9% в горах) приносила по два помета. При этом среднее количество выводков на одну самку было равным — 1,7–1,8. В средней равнинной тайге Республики Коми (Куприянова, Наумов, 1986) данный показатель был довольно высоким — 2,47, а в оптимальных местообитаниях на Салаире и Кузнецком Алатау он составил 1,96 (Окулова, 1975).

В изменчивости размеров выводка красной полевки на Европейском Севере наблюдается некоторая тенденция к его повышению на севере равнинной тайги (табл. 46). Эти различия становятся более отчетливыми, если сравнивать показатели плодовитости по секторам. Например, в западном секторе (Архангельская область) в северо-таежных лесах величина выводка варьирует в разных районах от 6,0 до 6,4 эмбрионов, а в средней тайге — от 5,6 до 5,7 эмбрионов. В восточном секторе (Республика Коми) эти показатели будут соответственно равняться 6,7 и 5,9–6,0 эмбрионам. Близкие значения (5,6 и 5,8–6,2) приводятся для таежной зоны Западной Сибири (Москвитина, Сучкова, 1974; Буйдалина, 1988а).

Таблица 46

Размер выводка у красной полевки (перезимовавшие самки) в разных районах Урала и Европейского Севера

Район работ	Величина выводка		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал	7,1	–	Большаков, 1969
Северный Урал (Яныпупунер)	7,0	3–11	Собств. данные
Северный Урал (Мань-Хамбо)	6,5	1–10	Тестов, 1987
Средний Урал	6,7	–	Большаков, 1969
Южный Урал	6,0	–	Большаков, 1969
Южный Урал (Иремель)	6,6	–	Садыков, 1980
Предгорья Северного Урала (Печора)	6,5	2–10	Собств. данные
Русская равнина			
Пинега (Пинежский р-н АО)	6,1	–	Куприянова, Бобрецов, 2006б
Пинега (Пинежский р-н АО)	6,0	5–8	Губарь и др., 1976
Лешуконский р-н АО	6,4	4–9	Собств. данные
Раменье (Вельский р-н АО)	5,5	–	Куприянова, Наумов, 1986
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	5,7	–	Колоскова, 1976
Уляшово (Печорский р-н РК)	6,7	–	Куприянова, Бобрецов, 2006б
Средний Тиман	5,9	2–10	Балибасов, 1984
Дань (Корткеросский р-н РК)	5,9	–	Куприянова, Бобрецов, 2006б
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	6,0	2–11	Собств. данные
Фенноскандия			
Карелия	6,3	4–11	Ивантер, 1975
Мурманская область	6,45	–	Кошкина, 1957

В пределах Урала число молодых в помете у красной полевки увеличивается к северу. Если на Южном Урале оно составляет 6,0, на Среднем Урале — 6,7, то на Северном Урале — 7,1 (Большаков, 1969). Максимальная плодовитость у этого вида в ареале отмечена в тундре и лесотундре Ямала — 9,8 (Шварц, 1963), а также в субарктических районах Северо-Востока Сибири — 7,8–8,3 (Кривошеев, Попов, 1968; Лабутин, 1975; Мордосов, 1984; Вольперт, Шадрина, 2002) в условиях сурового климата.

В пределах Печоро-Илычского заповедника размер выводка у перезимовавших и молодых особей увеличивается от равнины в направлении гор и достигает максимальной величины на Северном Урале (табл. 47). Средняя плодовитость у животных западных

склонов Урала совпадает с таковой, приведенной В.Н. Большаковым (1969) для восточных склонов этого участка Урала. На равнине перезимовавшие самки приносят чаще всего 5–7 детенышей (77,3%), в горах — 6–8 детенышей (72,7%).

Таблица 47

Вариации величины выводка у красной полевки
в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

Район	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов										M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Перезимовавшие												
Равнина	220	2	3	15	55	71	44	23	5	1	1	6,0 ± 0,09
Предгорье	410	1	2	17	57	126	127	57	16	7	–	6,5 ± 0,06
Горы	363	–	2	10	37	77	104	83	38	11	1	7,0 ± 0,07
Сеголетки												
Равнина	176	2	6	31	52	53	22	8	2	–	–	5,5 ± 0,09
Предгорье	304	1	7	35	88	89	58	21	2	3	–	5,8 ± 0,07
Горы	77	–	–	4	14	29	19	8	2	1	–	6,3 ± 0,01

Размер выводка у красной полевки меняется в течение бесснежного периода. Для равнинного района он имеет для взрослых животных следующие значения: в мае — $5,3 \pm 0,2$ (n = 53), в июне — $6,3 \pm 0,2$ (n = 61), в июле — $6,5 \pm 0,2$ (n = 50), в августе — $6,1 \pm 0,2$ (n = 61). Для предгорного района, соответственно, $5,7 \pm 0,3$ (n = 8), $6,9 \pm 0,1$ (n = 166), $6,5 \pm 0,1$ (n = 102) и $6,2 \pm 0,1$ (n = 134); для горного района — $5,6 \pm 0,5$ (n = 134), $7,4 \pm 0,1$ (n = 134), $7,0 \pm 0,1$ (n = 134) и $6,5 \pm 0,1$ (n = 134). В данном случае минимальная плодовитость приходится на май, максимальная — на июнь и к августу уменьшается. На юге Архангельской области при наименьшем значении размера выводка в мае, он был наиболее крупным в июне и в августе (одинаковые значения), а в июле меньше, чем в сентябре (Куприянова, Наумов, 1986). В среднетаежном Зауралье размер выводка увеличивается с мая и по июль, затем в августе уменьшается (Буйдалина, 1988б).

Существенные различия в плодовитости красной полевки в разных местообитаниях отмечены в горах. На г. Яныпупунер в нижней части горно-лесного пояса в зеленомошных ельниках в среднем на одну самку приходилось $6,6 \pm 0,2$ эмбрионов. Размер выводка в данном случае не отличался от аналогичного показателя, приводимого для красной полевки предгорной тайги заповедника. В верхней части горно-лесного пояса в пихтоельниках папоротниковых он оказался максимальным — $7,2 \pm 0,2$ эмбрионов, а в каменистых россыпях на склоне гольца выше границы леса и в горных тундрах уменьшался до 6,4 эмбрионов. Средняя плодовитость была выше в оптимальных стациях.

Структура популяции. В мае популяция красной полевки состоит из перезимовавших животных (рис. 35). Лишь в исключительных случаях уже в конце этого месяца начинают регистрироваться сеголетки (1995, 2004 и 2008 гг.). Чаще всего они появляются в уловах в третьей декаде июня. С конца этого месяца идет нарастание численности молодых животных. Его интенсивность по ландшафтным районам различается. Наиболее значительны темпы в равнинном и предгорном районах. В горах наблюдается их замедление. Например, на равнине в июне сеголетки составляли в уловах 15,5%, в июле — 80,2%, в горном районе соответственно 6,9 и 69,3%.

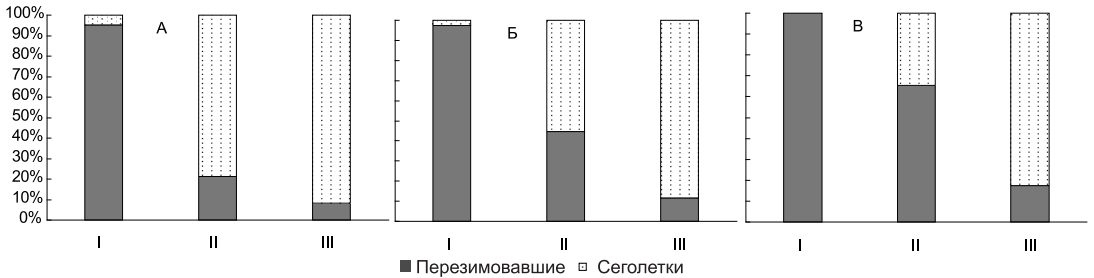


Рис. 35. Сезонная динамика возрастной структуры популяции красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

В летний период в горах больше перезимовавших животных, чем в других ландшафтных районах (табл. 48). На равнине и в предгорьях за все годы наблюдений они составили не более 20%, тогда как в горах — 35,7%. Более высокий удельный вес взрослых животных в населении красной полевки гор на наш взгляд объясняется их лучшей выживаемостью. В горном районе значительная часть взрослых полевок доживает до августа и играет важную роль в воспроизводстве популяции. В августе эта возрастная группа составляла в уловах на равнине 5%, в горах — 17,5%.

Таблица 48

Возрастная и половая структура популяции красной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	2213	17,3	382	51,6	0,38	1831	62,0	105,2
Предгорье	5091	19,9	1014	61,1	50,37	4077	55,2	44,72
Горы	2230	35,7	795	53,6	4,09	1435	57,9	35,91

В обеих возрастных группах в бесснежный период преобладают самцы. Наибольшее их число было среди перезимовавших животных предгорного района и молодых полевок всех районов. Только на равнине в группе взрослых особей оно составило 1:1. Близкое отношение числа самцов к числу самок у красной полевки этих двух возрастных групп (51,8 и 48,2%) отмечали ранее В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) для всей территории заповедника. В средней тайге Республики Коми в уловах во второй половине лета постоянно преобладали самцы (Ануфриев, Пыстин, 1994). Экспериментальными исследованиями было установлено, что соотношение полов у этого вида достоверно сминуто в пользу самцов (Большаков, Кубанцев, 1984). Хотя по данным тех же авторов на Урале в отдельных районах преобладали самки, в других — самцы.

Половая структура красной полевки очень лабильна по годам. В сборах И.Ф. Куприной (1978) по средней тайге Архангельской области в августе за шесть лет наблюдений доля самцов среди перезимовавших животных варьировала от 33 до 80% (выборки

были незначительными). На Онежском полуострове удельный вес этой половой группы в уловах изменялся по годам от 40 до 59% (Губарь, 1970). В более суровых условиях в популяциях наблюдается устойчивое преобладание самцов. Так, на крайнем Северо-Востоке Сибири при превалировании самцов этот показатель варьировал по годам от 64,5 до 71,1% (Чернявский, Короленко, 1979; Цветкова, 1990). В Печоро-Ильчском заповеднике лишь в равнинном районе среди перезимовавших животных соотношение разных половых групп было близко к 1:1, во всех других районах во всех возрастных группах в целом достоверно преобладали самцы. Однако их доля по годам значительно варьировала, особенно среди перезимовавших животных. Удельный вес самцов в старшей возрастной группе изменялся на равнине от 20,0 до 69,7%, в предгорной тайге — от 16,7 до 73,7%, в горных лесах — от 33,3 до 75%, то есть во всех районах в некоторые годы в уловах превалировали самки.

Динамика численности. Показатели численности красной полевки за период с 1984 по 2012 г. колебались в равнинной части Печоро-Ильчского заповедника в среднем по всем местообитаниям от 0,2 до 21,8 экз., в предгорьях — от 0,3 до 18,3 экз., в горах — от 0,6 до 28,8 экз. на 100 лов.-сут. (рис. 36). Амплитуда колебаний обилия уменьшалась от равнины в направлении гор. Если в равнинном районе показатели численности изменялись в 81 раз, в предгорьях — в 60 раз, то в горах — в 48 раз. Наиболее значительные годовые изменения показателей обилия (более чем в 100 раз) были отмечены в северной предгорной тайге заповедника, где они колебались от 0,5 до 50,3 экз. на 100 лов.-сут. (Калинин, Куприянова, 2010). В равнинной северной тайге Архангельской области (Пинежский заповедник) численность изменялась более чем в 100 раз (Окулова и др., 2003).

Между показателями учетов давилками и ловчими канавками отмечена статистически значимая связь во всех районах. Значения рангового коэффициента Спирмена пре-

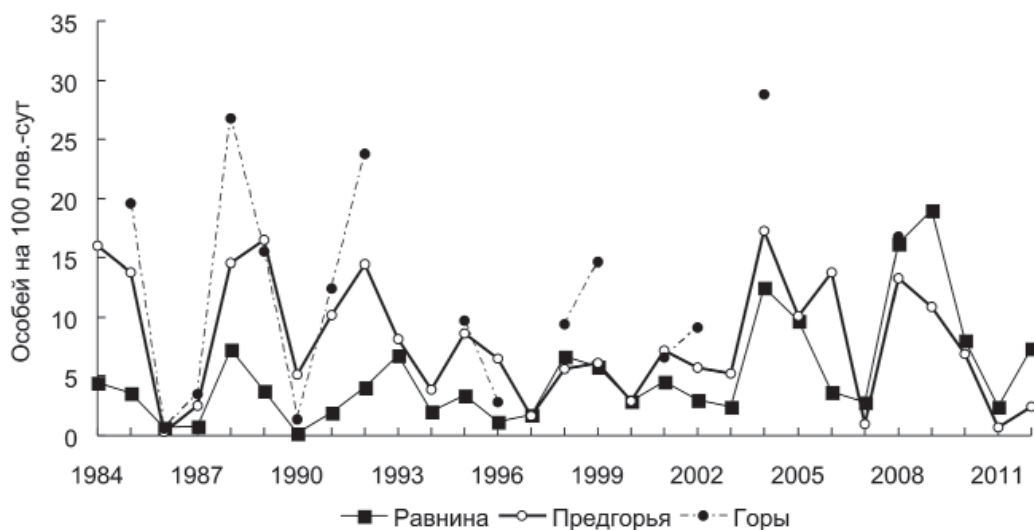


Рис. 36. Динамика численности красной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета в давилки).

вышали 0,73 ($p = 0,000$). Численность полевков в разных ландшафтных районах изменяется синхронно, о чем свидетельствуют значения показателя корреляции. Особенно высокая сопряженность в динамике популяций красной полевки наблюдается между предгорным и горным районами ($r > 0,85$). Как правило, депрессии и подъемы численности животных в разных районах совпадают.

Изменения численности вида в Печоро-Илычском заповеднике носят периодический характер. Автокорреляционный и спектральный анализ выявил периодическую составляющую в 3–4 года во всех районах (рис. 37). Впервые на циклические изменения численности полевков Северного Предуралья обратил внимание В.П. Теплов (1960). Позже Б.В. Тестов (1987) описал подобные циклы для горных популяций этого вида на севере заповедника. На Приполярном Урале продолжительность цикла также составляет 3–4 года (Балахонов, 1984). Подобные данные приводит Н.В. Башенина (1977) для красной полевки в целом для европейской части России.

На фазе пиков численности показатели обилия вида в равнинной части заповедника изменялись от 3,8 до 30,8 (в среднем 13,8) экз., в предгорьях — от 6,3 до 24,0 (в среднем 14,7) экз. на 100 лов.-сут. Максимальный индекс численности был отмечен в ель-

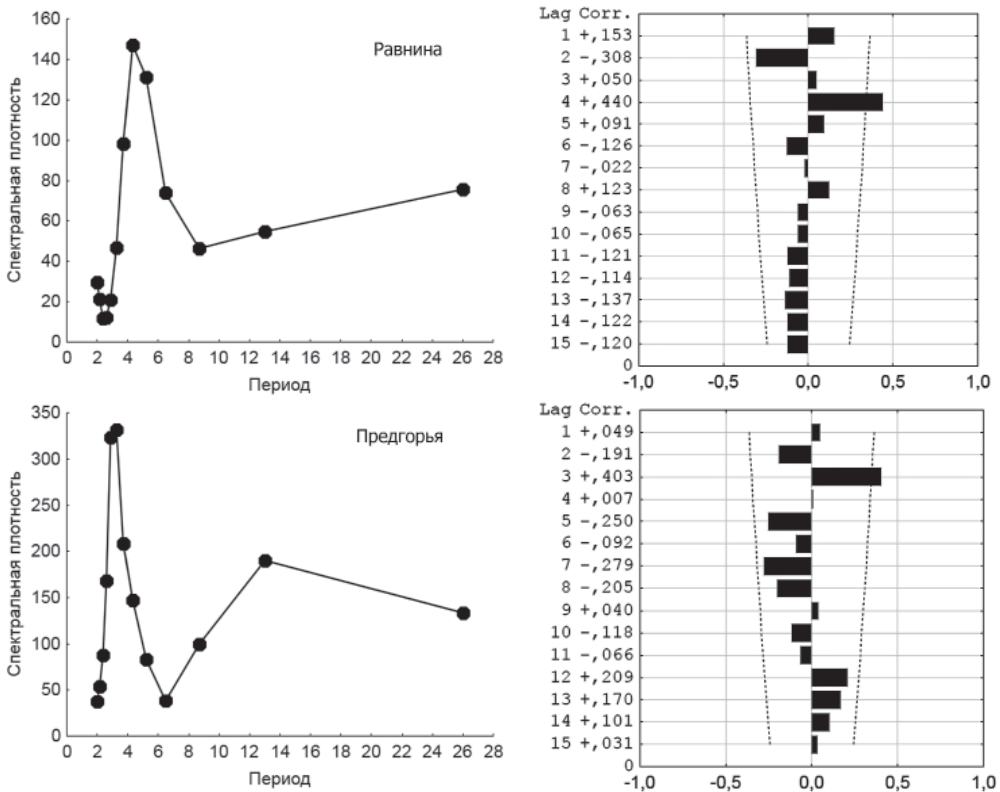


Рис. 37. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) красной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в давилки).

никах зеленомошных равнинного района в 1956 г. Такой уровень обилия полевков был обусловлен уникальной экологической ситуацией, сложившейся в эти годы. Видимо, он является пороговым для красной полевки верхнепечорской тайги. В более благоприятных для данного вида ландшафтных районах (предгорном и горном) максимальное обилие не превышало 28 экз. на 100 лов.-сут. Сходный показатель (28,6 экз.) приводит и Б.В. Тестов для горных лесов севера Печоро-Ильчского заповедника. В годы депрессий индексы численности красной полевки на равнине колебались от 0,2 до 3,0 (в среднем 1,1) экз., в предгорьях — от 0,3 до 6,5 (в среднем 3,6) экз. на 100 лов.-сут.

3.12. ЛЕСНОЙ ЛЕММИНГ — *MYOPUS SCHISTICOLOR* Lilljeborg

Распространение лесного лемминга тесно связано с хвойными бореальными лесами. Ареал вида протянулся от восточных районов Норвегии и Швеции до Камчатки и Сахалина (Громов, Поляков, 1977). Северная и южная граница ареала в целом совпадают с границами таежной зоны. В пределах своего распространения встречается спорадически, чем отличается от других видов полевков. На Северо-Востоке европейской части России он отмечен в некоторых пунктах в пределах северной и средней тайги (Турьева, 1959, 1963; Куприянова, Недосекина, 1986). Вместе с тем, в равнинной части в нижнем течении реки Печора в окрестностях д. Уляшово за четыре года учетов он не был обнаружен (Куприянова, Бобрецов, 2007б). Северная граница вида на Урале проходит по Приполярному Уралу (Турьева, 1977; Бердюгин и др., 2007). В Печоро-Ильчском заповеднике лесной лемминг встречается во всех ландшафтных районах.

Некоторые авторы связывают формирование этого вида с южной темнохвойной тайгой миоплиоцена (Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984). В.Г. Кривошеев (1988) относит его к фауне древнетаежных палеарктических элементов наравне со средней и равнозубой бурузубками. По мнению Е.А. Шварца (1989), включение лесного лемминга Е.Н. Матюшкиным (1972) в состав арктобореальной фауны «красной полевки и лося», аналогичной восточносибирскому фауно-генетическому комплексу, вероятно, единственное правильное решение. Близки к ним и взгляды Ю.В. Ревина (1989), который выделяет его в группу гипоарктических видов, тесно связанных с моховыми и травяно-кустарничковыми заболоченными местообитаниями.

Численность. Лесной лемминг неохотно идет в давилки на хлебную приманку. 98% всех животных, отловленных в Печоро-Ильчском заповеднике, были пойманы в ловчие канавки. В давилки удалось отловить всего лишь 30 зверьков при объеме учетных работ в 70 тыс. ловушко-суток. Видимо, этим обстоятельством в какой-то степени обусловлено представление о редкости лесного лемминга.

На большей части своего обширного ареала лесной лемминг является редким видом (Млекопитающие Якутии, 1971; Горбунов, Кулик, 1974; Большаков, 1982; Сапогов, 1983; Ивантер, Ивантер, 1988; Ревин, 1989; Долговых, 2006 и др.). Это справедливо и для большей части Европейского Севера и Урала (Марвин, Турьева, 1977; Большаков и др., 1979; Куприянова, Наумов, 1985; Куприянова, Недосекина, 1986), где средние многолетние показатели обилия животных не превышают 1 экз. на 100 кон.-сут. (табл. 49). Вместе с тем для ряда регионов (Восточная Фенноскандия, северо-восток Якутии, Камчатка) описаны вспышки численности этого вида (Новиков, 1941; Бойко, 1986; Катаев, Катаева, 1999; Никаноров, 1986; Ревин и др., 1988; Емельянова, 1994; Eskelinen et

al., 2004), во время которых обилие лесного лемминга зачастую превышает 80–100 экз. на 100 кон.-сут., а в рейтинге населения мелких млекопитающих он занимает первое место. Максимальное значение показателя в 583 экз. на 100 кон.-сут. отмечено в поясе кедрово-ольховых стлаников на Камчатке (Никаноров, 1986).

Таблица 49

Относительная численность лесного лемминга в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,7	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	11,8	0–59,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	26,8	0–133,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	23,3	0,4–58,4	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0,2	0,04–0,4	Куприянова, Наумов, 1983; Куприянова, Бобрецов, 2007
Пинега (Пинежский р-н АО)	0,8	00–6,4	Куприянова, Сивков, 2000
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н)	–	0,4–5,6	Колоскова, 1976
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	3,6	0–38,6	Собств. данные
Уляшово (Печорский р-н РК)	0	–	Куприянова, Бобрецов, 2007
Дань (Корткеросский р-н РК)	0,8	0,14–5,2	Бобрецов, Куприянова, 2006
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,4	0–5,1	Ивантер, Ивантер, 1983

Вместе с тем существуют территории, где лемминг обычен, но у него отсутствуют вспышки численности. Например, в Западной Сибири в заповеднике «Малая Сосьва» его обилие по годам изменялось от 0,13 до 8,0 экз. (в среднем 2,4 экз.) на 100 кон.-сут. (Рамазанова, 1982; Федоров, 1992). В Северном Забайкалье в Чарской котловине доля лесного лемминга в населении мелких млекопитающих составляла 22,0% (Лямкин и др., 1983б).

Численность лемминга на территории Печоро-Ильчского заповедника в разных ландшафтных районах сильно различается. В равнинном районе отмечены наименьшие значения показателя, которые достигали 3,6 экз. на 100 кон.-сут., что существенно выше по сравнению с другими равнинными районами севера Русской равнины. Причина довольно высокого обилия лесного лемминга здесь состоит в том, что этот район соседствует с предгорной частью заповедника, где и наблюдаются регулярные вспышки численности вида. Именно в такие годы и повышается его плотность на равнинном участке. В предгорной тайге показатели обилия данного вида составили в среднем за все годы 23,3–26,8 экз. на 100 кон.-сут. Максимальная средняя (по всем местообитаниям) численность отмечена в припечорской части заповедника — 133,0 экз. на 100 кон.-сут. в 1988 г. В этот год в долгомошных ельниках на плакоре ловилось до 182 экз. на 100 кон.-сут., а доля лесного лемминга в суммарных уловах мелких млекопитаю-

щих составила 42%. В горах обилие вида уменьшается, но по сравнению с равниной оно остается здесь относительно высоким — 11,8 экз. на 100 кон.-сут. Максимальная численность — 88,8 экз. на 100 кон.-сут. — зарегистрирована в пихто-ельниках папоротниковых в 1998 г. В разных высотных поясах она отличается: по направлению к горным тундрам отмечено ее снижение. В верхней части горно-лесного пояса показатели обилия составляют в среднем 14,4 экз., в подгольцовом поясе — 10,6 экз., а в горных тундрах — 7,6 экз. на 100 кон.-сут. В то же время этот вид довольно редок на восточном макросклоне Северного Урала, где его средняя численность составляет лишь 1,7 экз. на 100 лов.-сут. (Бобрецов, Симакин, 2015).

Таким образом, предгорный район является центром интенсивного размножения и расселения леммингов. Здесь огромные площади занимают долгомошные и зеленомошные леса. Они характеризуются мощным развитием мохового покрова. Высота кукушкина льна (*Polytrichum commune*) достигает в этих лесах 30–40 см. Вероятно, «гипертрофия» мохового покрова, обусловленная высокой влажностью территории, является одним из условий достижения высокой плотности лесного лемминга. Как известно, мхи (особенно *Polytrichum*, *Dicranum* и *Pleurozium*) играют главную роль в рационе вида (Kalela et al., 1963; Тишков и др., 1978; Буйдалина, Леонтьева, 1986; Bondrup-Nielsen, 1993; Eskelinen, 2002). В этой связи следует отметить, что и Ю.В. Ревин (1989) связывает постепенное снижение уровня численности этого вида от предгорий Станового хребта в Восточной Сибири к Приленскому плато и Центрально-Якутской низменности с уменьшением общей обводненности территории из-за снижения объема выпадаемых осадков.

Высокая численность данного вида на Северном Урале, по-видимому, не ограничивается только территорией Печоро-Ильчского заповедника. Судя по некоторым косвенным данным, он бывает многочисленным и на севере Свердловской области. Так, по данным Н.Б. Полузадова (Соболь ..., 1973) лесной лемминг встречался в 15,4% желудков соболей из окрестностей Ивделя. Возможно также, что его численность в некоторые годы может заметно возрастать и в ряде равнинных районов Европейского Севера. Так, в 1961 г. В.В. Турьевой (1963) в верховьях Мезени (Средний Тиман) в июне было добыто в давилки 10 зверьков.

Биотопическое размещение. На большей части ареала лесной лемминг предпочитает хвойные леса с хорошо развитым моховым покровом (Огнев, 1948; Новиков, 1941; Kalela et al., 1963; Конева, 1983; Ивантер, Ивантер, 19886; Eskelinen, 2004). При этом сомкнутость и состав древостоя не имеют существенного значения, а главным критерием является наличие мощной моховой подушки (Ивантер, 1975), поэтому данный вид нередко встречается и в сфагновых лесах и на моховых болотах. В Сибири он явно тяготеет к избыточно или среднеувлажненным биотопам (Млекопитающие Якутии, 1971; Ревин, 1989). В Северном Зауралье с большой плотностью заселяет хвойные сфагновые и зеленомошные леса с хорошо развитым моховым покровом (Рамазанова, 1984). На территории Сибирских увалов ловится в самых разнообразных стадиях, однако явное предпочтение отдает увлажненным местообитаниям с хорошо развитым мохово-кустарничковым покровом (Слуту, 2009). В среднегорной тайге Восточного Саяна этот вид показывает наибольшую привязанность к коренным таежным лесам (Виноградов, Кельбешев, 2009). На Алтае помимо темнохвойной тайги встречается в ерниковых тундрах и на горных лугах (Долговых, 2006). На Южном Урале большая часть леммингов добыта в заболоченной пихтово-еловой тайге, хотя и здесь он отмечен вплоть до горных тундр (Мелкие млекопитающие ..., 1986).

В Пинежском заповеднике в Архангельской области лесной лемминг сравнительно обычен в чернично-зеленомошных ельниках (1,1%) и сосняках (1,8%), тогда как в травяных биотопах практически не встречается (Куприянова, Сивков, 2000). В Республике Коми в бассейне среднего течения Вычегды в небольшом количестве заселяет ельники разного типа и зарастающие вырубki (Куприянова, Недосекина, 1983). В верховьях реки Вымь отмечен в зеленомошных ельниках, в смешанном лесу и в ивняковых зарослях по берегам реки (Турьева, 1963). В нижнем течении реки Вымь наибольшее число животных (52,4%) было поймано в сфагновых ельниках (Млекопитающие ..., 1994).

В Печоро-Илычском заповеднике лесной лемминг во второй половине лета относительно равномерно населяет разнообразные станции и демонстрирует явную индифферентность к выбору местообитаний (рис. 50). В равнинном районе при относительно низкой плотности животных численность вида оказалась наиболее устойчивой в травяных ельниках и зеленомошных сосняках, а в предгорной тайге, где наиболее часты вспышки обилия животных — в долгомошных плакорных ельниках. В данном случае стабильность численности свидетельствует о том, что в этих биотопах для лесного лемминга складываются наиболее благоприятные условия. Пессимальными станциями являются открытые местообитания — болота и горные тундры.

Таблица 50

Биотопическое размещение лесного лемминга в Печоро-Илычском заповеднике по данным отлова в канавки

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	3,0	-0,08	-0,15
Ельник долгомошный	0	-	-1,37
Ельник травянистый пойменный	4,6	-0,11	+0,96
Сосняк зеленомошный	4,4	+0,27	+0,86
Сосняк лишайниковый	1,4	+0,26	-0,66
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	32,2	+0,17	+1,10
Ельник травянистый пойменный	20,8	-0,14	+0,10
Ельник зеленом.-папоротниковый	26,2	+0,004	+0,57
Луг	17,4	-0,11	-0,20
Болото травяно-моховое	2,0	-0,44	-1,55
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	15,4	+0,17	+1,36
Березняк травянистый	10,4	-0,06	-0,18
Луг подгольцовый	10,6	-0,05	-0,12
Травяно-моховая тундра	7,6	-0,29	-1,05

Биотопическое размещение лесного лемминга в Северном Предуралье, выражающееся в его равномерном распределении по станциям, объясняется высокой численностью и активной миграционной подвижностью. Подобную картину можно наблюдать и в Фенноскандии, где во время популяционных пиков распределение вида становится

сплошным (Ims et al., 1993). Там, где плотность леммингов относительно небольшая, предпочтения животных проявляются очень четко. По материалам Ф.Р. Рамазановой (1984) мы рассчитали показатель степени биотопической приуроченности вида для Северного Зауралья. Из 10 биотопов лесной лемминг отдавал явное предпочтение сфагновым соснякам ($F_{ij} = 0,88$), в меньшей степени зеленомошным соснякам ($F_{ij} = 0,38$) и избегал лугов, приручейных смешанных лесов и березняков ($F_{ij} < -0,50$). К остальным биотопам он был индифферентен. Регистрация его в несвойственных для этого вида ивняках прибрежных на Среднем Тимане (Турьева, 1963) — еще одно свидетельство возможной вспышки численности в этом районе.

Размножение. Зимнее размножение у этого вида — достаточно редкое явление и отмечено только в двух точках ареала. В Южной Норвегии в декабре—январе были пойманы в разные годы две беременных самки на фазе роста численности (Mysterud, 1966). В Западных Саянах в феврале была отловлена лактирующая самка с послеродовыми пятнами (Хлебников, 1980).

Начало размножения лесного лемминга в Печоро-Илычском заповеднике приурочено ко второй половине мая. Первая беременная самка была поймана 13 мая, последняя — 31 августа. Большая часть самок прекращает размножение уже к середине августа. Во второй половине этого месяца за период наблюдений отмечено только 18,3% размножающихся самок от их общего числа. Перезимовавшие животные приносят за лето 2–3 выводка.

Сеголетки появляются в уловах в третьей декаде июня. Часть молодых самок достигает половой зрелости и принимает участие в размножении. В Фенноскандии они становятся зрелыми только при достижении массы тела 20 г (Skaren 1963; Ilmen, Lahti, 1968). Минимальный вес размножающихся самок-сеголеток в Печоро-Илычском заповеднике достигал 16,2 г, а зрелых самцов — 17,7 г. Самая ранняя дата регистрации в уловах половозрелых сеголеток здесь — 28 июня. Однако их доля невелика. За все годы исследований в среднем по заповеднику половозрелые молодые животные составили 10,2% с колебаниями по районам от 9,7 до 12,6%. Из них более половины пришлось на самок (64,8%). Причем их доля была максимальной в предгорьях (70%), тогда как в других районах она незначительно превышала 50%. Молодые самки приносят за лето чаще два выводка.

В других регионах созревает большее количество сеголеток — не менее 30% (Млекопитающие Якутии, 1971; Кривошеев, 1981; Рамазанова, 1983; Мелкие млекопитающие ..., 1986; Ревин, 1989; Федоров, Чепраков, 1990). Столь незначительные показатели у леммингов верхнепечорской популяции объясняются, видимо, тем, что в канавки отлавливаются в основном мигрирующие зверьки. Как показали исследования Я.Л. Вольперта и Е.Г. Шадринной (1990), среди самок-мигрантов размножающихся было в 2–3 раза меньше, чем в оседлой части популяции. Незначительное число половозрелых молодых самок (менее 10%) наблюдали среди мигрирующих животных и в Финляндии (Eskelinen, 2004).

Величина выводка у лесного лемминга колеблется в разных частях ареала (табл. 51). Наиболее значительных размеров она достигает на северо-востоке Сибири (5,6–6,3 детенышей на одну самку) и в Фенноскандии (5,9), где отмечена и самая высокая численность вида в ареале, сопровождающаяся миграциями. В последнем случае в годы высокой плотности величина выводка была очень значительной и достигала $7,0 \pm 1,6$ эмбрионов, тогда как в годы депрессии уменьшалась до $5,6 \pm 1,2$ эмбрионов (Bondrup-

Nielsen, Ims, 1988). В этой связи приведенные цифры в 4,6 эмбрионов для восточной Финляндии (Skaren, 1963) кажутся незначительными. На Кольском полуострове она гораздо выше (Новиков, 1941). Малая плодовитость лесного лемминга более характерна для территорий, на которых численность этого вида небольшая.

Таблица 51

Средняя величина выводка у лесного лемминга в разных частях ареала (перезимовавшие)

Район работ	Величина выводка		Авторы
	средняя	min-max	
Печоро-Илычский заповедник			
Северный Урал (Яныпупунер)	4,9 ± 0,3	3–7	Собственные данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	5,3 ± 0,2	1–12	Собственные данные
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	5,0 ± 0,5	3–7	Собственные данные
Другие территории			
Восточная Финляндия	4,6 ± 0,4	2–6	Skaren, 1963
Юго-Восток Норвегии	5,9 ± 0,8*	–	Bondrup-Nielsen, Ims, 1988
Кольский полуостров	5,2	3–7	Новиков, 1941
Южная Карелия	4,3 ± 0,3	3–5	Ивантер, Ивантер, 1988
Средний Тиман	4,0 ± 0,7	2–5	Турьева, 1963
Южный Урал	6,0 ± 0,9	–	Мелкие млекопитающие, 1986
Северное Зауралье	4,5	1–12	Рамазанова, 1983
Сибирские Увалы	4,9 ± 1,9	2–10	Стариков, Слуту, 2009
Алтай	4,5 ± 0,4	1–8	Марин, 1981
Якутия	5,1 ± 0,2	–	Млекопитающие Якутии, 1971
Зап. Якутия (северная тайга)	6,3	4–11	Мордосов, 1986
Зап. Якутия (средняя тайга)	5,9	–	Мордосов, 1986
Южная Якутия	3,9 ± 0,1	2–6	Ревин, 1989
Северо-Восточная Якутия	5,6 ± 0,2	1–11	Вольперт, Шадрина, 2002
Омолон (Северо-Восточная Якутия)	5,8 ± 0,3	4–8	Чернявский, 1984
Северо-Восток Забайкалья	4,1	4–6	Очиров, 1974
Северное Забайкалье	4,4 ± 0,2	–	Лямкин и др., 1983
Юг Хабаровского края	4,5	2–9	Волков и др., 1979

* Расчеты наши

В Печоро-Илычском заповеднике средняя плодовитость у перезимовавших самок колеблется по ландшафтным районам незначительно от 4,9 в горах и 5,0 на равнине до 5,3 эмбрионов в предгорьях. В среднем она составляет $5,2 \pm 0,3$ (от 1 до 12) эмбрионов (табл. 52). Максимальное число в выводке, равное 12, отмечено в ареале только в предгорной тайге заповедника и в Северном Зауралье. В этих районах и самый большой размах колебаний в числе детенышей в помете. Чаще всего у взрослых самок величина

выводка составляет 3–6 эмбрионов (72,3% самок от общего их числа). Средняя плодовитость молодых самок значительно меньше. В помете бывает от 1 до 7 детенышей, но чаще всего 3–4.

Таблица 52

Варьирование величины выводка у лесного лемминга в Печоро-Ильчском заповеднике

Возрастная группа	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов											M ± m	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12
Перезимовав.	94	1	5	12	13	25	18	9	5	4	1	–	1	5,2 ± 0,2
Сеголетки	81	1	4	34	26	9	6	1	–	–	–	–	–	3,7 ± 0,1

Небольшую величину выводка у лесного лемминга по сравнению с лесными и серыми полевками В.Г. Кривошеев (Млекопитающие Якутии, 1971) объясняет лучшей выживаемостью молодняка, обусловленной устойчивой кормовой базой и хорошими защитными условиями местообитаний, в которых обитает вид. Однако не во всех частях ареала условия благоприятны для данного вида. В Печоро-Ильчском заповеднике оптимальными местообитаниями являются предгорные леса, тогда как травяные стации в верхней части горно-лесного пояса и каменистые россыпи на склоне гольцов таковыми назвать нельзя. Тем не менее, размер выводка у лемминга в них довольно высокий по сравнению с равнинными долгомошными лесами Европейского Севера. Следует учесть, что у лесного лемминга понижен уровень обмена веществ, о чем свидетельствует самый низкий индекс почек среди сходных по размеру мышевидных грызунов. Этот показатель является индикатором уровня напряженности метаболических процессов в популяции (Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985). Известно также, что на репродукцию тратится огромное количество энергии (Пантелеев, 1983; Spekman, 2008), причем ее затраты возрастают с увеличением числа детенышей (Millar, 1978). Возможно, с пониженным обменом веществ и связан низкий репродуктивный потенциал вида.

Структура популяции. До середины июня в популяции лесного лемминга Печоро-Ильчского заповедника встречаются только перезимовавшие животные. С появлением сеголеток доля взрослых зверьков в популяции понижается в июне до 69,6%, в июле — до 9,2% и остается на таком уровне до первой половины августа (рис. 38). В сентябре взрослые животные исчезают из уловов. Такая быстрая смена в возрастном составе, по-видимому, является особенностью флуктуирующих популяций лесного лемминга и обусловлена миграциями животных, основу которых составляют молодые неполовозрелые особи. Так, на северо-востоке Якутии в августе в уловах практически абсолютно доминируют прибылые животные (Вольперт, Шадрина, 2002). В то же время в юго-восточной Норвегии доля взрослых в конце лета – начале осени была существенной и составляла чуть более 20% (Bondrup-Nielsen, Ims, 1988). Возможно, это объясняется способами отлова животных, которых ловили здесь в давилки на кусочки яблока. В целом же, по данным отлова канавками, доля перезимовавших особей остается значительной в этот период на территориях, где численность леммингов невелика и отсутствуют хорошо выраженные миграции. Так, в сентябре в Карелии и в Сибирских Увалах доля старшей возрастной группы составляла, соответственно, 14,2 и 11,1% (Ивантер, 1975; Стариков, Слуту, 2009).

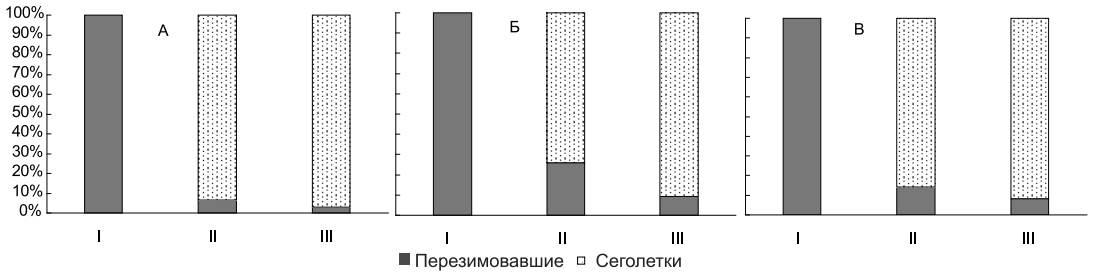


Рис. 38. Сезонная динамика возрастной структуры популяции лесного лемминга в Печоро-Илычском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

Каких-либо существенных различий в возрастном составе животных разных ландшафтных районов Печоро-Илычского заповедника не найдено (табл. 53). Доля перезимовавших особей во второй половине лета в уловах варьировала от 5,1 до 9,2%. В предгорных лесах она несколько выше.

Таблица 53

Возрастная и половая структура популяции лесного лемминга в разных ландшафтных районах заповедника во второй половине лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	138	5,1	7	28,6	7,0	131	35,1	11,6
Предгорье	1275	9,2	118	42,4	2,74	1157	28,8	208,4
Горы	264	7,6	20	45,0	0,20	244	34,0	24,93

Характерная особенность половой структуры данного вида, которую отмечали многие зоологи в разных частях ареала (Kalela, Oksala, 1966; Чернявский и др., 1978; Марин, 1981; Лямкин и др., 1983; Большаков, Кубанцев, 1984; Мелкие млекопитающие Уральских гор, 1986; Федоров, 1992; Eskelinen, 2004) — преобладание в популяции лесного лемминга самок. Оно объясняется наличием уникальной системы генетической детерминации пола, когда наряду с обычными самками, имеющими в кариотипе XX-хромосомы, в популяции присутствует значительное число фенотипически нормальных самок с мужским кариотипом XY (Fredga et al., 1976; Гилева, Федоров, 1990). Доля таких самок в Северном Зауралье колебалась по годам от 33,3 до 56,5% (Гилева, Федоров, 1990). У самок с XY-хромосомами более высокий потенциал воспроизводства, для них характерно более четкое групповое распределение по территории в отличие от самок с обычными XX-хромосомами (Bondrup-Nielsen et al., 1993).

Однако диспропорция в соотношении полов наиболее резко выражена у молодых животных, чем у перезимовавших особей (Большаков, Кубанцев, 1984). В Печоро-Илычском заповеднике среди перезимовавших животных в целом за лето самки составили 59,8%, тогда как у молодых зверьков — 70%. Такое половое соотношение среди взрослой части популяции наблюдалось во все летние месяцы за исключением июля,

когда доминировали самцы (61,5%). На северо-востоке Якутии в июне–июле в сборах лесного лемминга также преобладали самцы, причем их доля достигала 75–100% (Вольперт, Шадрина, 1990). Это объясняется большей подвижностью перезимовавших самцов в период пика размножения. Во второй половине лета самок было существенно больше в равнинном районе заповедника (71,4%), тогда как на остальной территории соотношение полов выравнивалось. Различия в соотношении полов среди взрослых леммингов предгорного и горного районов были статистически незначимыми. Среди молодых животных всегда преобладали самки. Их доля в разных ландшафтных районах колебалась от 64,9 до 71,2%.

Динамика численности. Численность вида в Северном Предуралье подвержена значительным колебаниям (рис. 39), более сильным, чем у других видов мелких млекопитающих. Годы глубоких депрессий численности, когда животные практически не ловятся в канавки, сменяются годами ее резких подъемов, во время которых лесной лемминг нередко занимает первое место в уловах среди мелких млекопитающих. Такие подъемы обилия вида регистрировались в Печоро-Ильчском заповеднике в 1951–52, 1956–57, 1969, 1976, 1981 гг., а в период наших исследований в 1984–85, 1988–89, 1998–99, 2004–2005 и 2013 гг. Как правило, высокая численность наблюдалась в течение двух лет, после них наступал ее резкий спад, который продолжался два года. Похожая ситуация описана У. Скареном (Skaren, 1963) для Северной Финляндии. Высокое обилие леммингов в Лапландском заповеднике также ограничивается двумя годами (Катаев, Катаева, 1999). В некоторые годы после депрессии (1992, 2002, 2009) в верхнепечорской тайге реализации репродуктивного потенциала этого вида по каким-то причинам не происходило, хотя животные регистрировались в уловах канавками. В период низкой численности популяция лесного лемминга разобщена на локальные по-

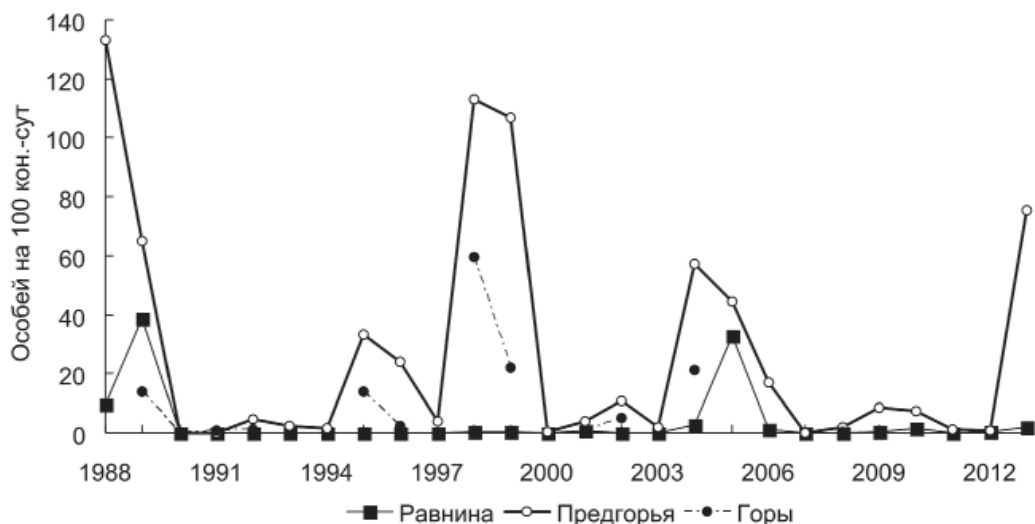


Рис. 39. Динамика численности лесного лемминга в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета в канавки).

селения, которые четко отграничены друг от друга и состоящие из небольшого числа животных (Федоров, 1992). Такие поселения легко идентифицируются по бурым пятнам выстриженного мха.

Резкие подъемы численности данного вида сопровождаются ярко выраженными миграциями животных (Новиков, 1941; Kalela, 1963; Uino, 1963; Кривошеев, 1981; Вольперт, Шадрина, 1990; Eskelinen, 2004). Первые сведения о них были опубликованы еще в 1872 г. шведским исследователем Седбомом (Огнев, 1948). В районе Печоро-Ильчского заповедника впервые такие перемещения зверьков описала Е.Н. Теплова (1952). Одна из наиболее мощных миграций, охватившая все ландшафтные районы заповедника, была отмечена в 1988–89 гг. (Бобрецов, 1992в). Первые мигранты (переправляющиеся через реки зверьки) появились в середине июля. В середине июля 1989 г. на реке Печора ниже кордона Полой в 21 ч видели шесть плывущих почти одновременно леммингов. 17 июля этого же года недалеко от пос. Якша ночью в течение получаса реку переплыло в юго-западном направлении пять зверьков. Два из них плыли в непосредственной близости друг от друга. Река на этом участке имеет ширину 150 м. Чаще такие наблюдения приходится на конец июля и август. 25 июля на отрезке Печоры, протяженностью 30 км, выше д. Усть-Унья в темное время видели на реке до 30 зверьков. Часть животных во время переправы рек тонет. Их трупы в такие годы довольно часто встречаются по берегам рек. В середине августа 1989 г. в окрестностях Большой Порожной на маршруте протяженностью 2 км на берегу Печоры найдено 18 погибших леммингов. Тогда же на реке Ильч в течение месяца было обнаружено около 50 трупов зверьков. Еще более масштабные перемещения животных отмечены на северо-востоке Якутии, где в канавку, установленную в непосредственной близости от реки напротив распадка, отлавливалось до 300 экз. на 100 кон.-сут. (Вольперт, Шадрина, 2002).

Изменения плотности лесного лемминга между разными ландшафтными районами синхронны. Наиболее значительная сопряженность в динамике животных наблюдается между предгорным и горным районами ($r = 0,97$; $p = 0,000$). В равнинном районе этот вид в относительно большом числе появлялся лишь на второй год после резкого подъема численности в предгорной тайге, что было впервые отмечено Е.Н. Тепловой (1952). Там в этот период плотность животных понижалась. Так, в 1988 г. обилие лемминга в предгорной тайге достигло 133 экз., а на равнине 9,5 экз. на 100 кон.-сут. На следующий год оно уменьшилось в предгорьях до 65,1 экз., а в равнинной части возросло до 38,6 экз. на 100 кон.-сут. Аналогичная ситуация сложилась и в 2004–2005 гг. Следует отметить, что за период наших наблюдений высокие подъемы численности в равнинном районе наблюдались всего дважды. В остальные годы лесной лемминг отсутствовал в уловах или был крайне редок. Подобную асинхронность в динамике численности данного вида смежных ландшафтных районов отмечали в среднем течении реки Колыма (Вольперт, Шадрина, 1990). Вероятной ее причиной являются миграции животных. Финские исследователи (Kalela, 1963; Uino, 1963, Eskelinen, 2004) отмечали, что в годы высокой плотности лемминги могут перемещаться от перенаселенных районов в районы с низкой численностью популяции.

Подъемы численности лесного лемминга в Северном Предуралье — сравнительно часто повторяющееся явление (Бобрецов, 2000а, 2002). Они происходят раз в 3–4 года, о чем свидетельствует спектрограмма варьирования обилия данного вида (рис. 40). Кроме того, отчетливо выделяется периодическая составляющая в восемь лет, на

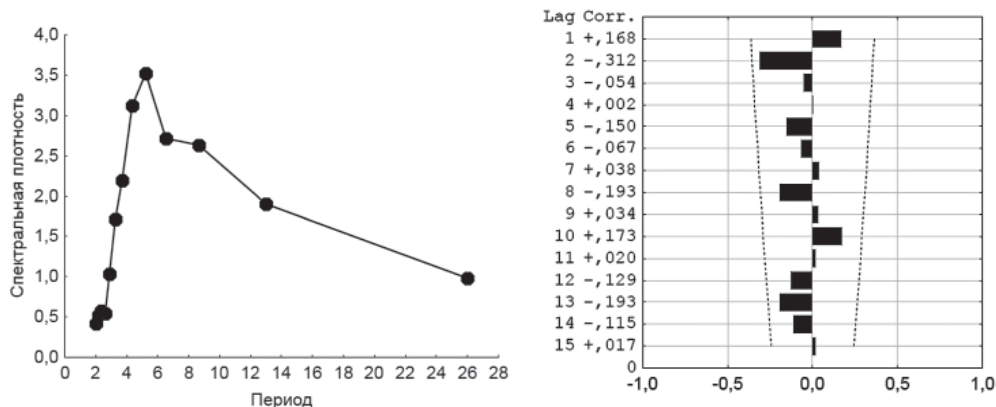


Рис. 40. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) лесного лемминга в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника (по данным отлова в канавки).

которую приходится наиболее мощные пики численности. Изменения обилия лесного лемминга происходят синхронно с другими видами мелких млекопитающих.

В Финляндии динамика численности у этого вида имеет определенные особенности в разных районах. На востоке страны отмечены регулярные колебания плотности популяций с периодичностью в три года, сопряженные с другими видами полевков. В западной части они были нерегулярными, а синхронность с другими видами отсутствовала (Eskelinen et al., 2004). На Кольском полуострове до 1982–1983 гг. наблюдали непериодические массовые размножения лесного лемминга, после чего последовала депрессионная пауза в более чем 26 лет (Катаев, Катаева, 1999). Кроме того, последняя вспышка численности данного вида была ограничена лишь южными районами Мурманской области (Бойко, 1986). Приведенные данные свидетельствуют о том, что колебания численности лесного лемминга и причины, обуславливающие их, могут отличаться в разных районах.

3.13. ВОДЯНАЯ ПОЛЕВКА — *ARVICOLA TERRESTRIS* L.

Водяную полевку относят к определенной жизненной форме, тесно связанной в течение всей жизни с водой и хорошо адаптированной к этой среде (Громов, Поляков, 1977; Водяная полевка, 2001). Эта особенность оказывает влияние на многие стороны экологии данного вида и прослеживается в выборе специфических местообитаний, что дало возможность А.А. Максимову (1974) назвать ее «эндемиком» поймы.

По характеру своего распространения она является западно-палеарктическим видом. Ее ареал занимает всю северную часть Евразии. Водяная полевка широко встречается на Северо-Востоке европейской части России, где ее северная граница ограничена южными тундрами (Млекопитающие ..., 1994; Соловьев, 2006). В Уральских горах она проходит по Полярному Уралу в верхнем течении р. Щучьей (Бердюгин и др., 2007). Населяет все ландшафтные районы Печоро-Ильчского заповедника, но из-за

особенностей биотопической приуроченности ее размещение здесь носит ленточный характер (Бобрецов и др., 2004), что характерно и для многих равнинных районов. Ю.В. Ревин (1989) относит водяную полевку к фауне южно-палеарктических элементов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов наравне с кутурой и малой бурозубкой. Это подтверждают данные и палеонтологических исследований, которые свидетельствуют о том, что первоначальный ареал этого вида был ограничен европейской зоогеографической подобластью (Агаджанян, 2009).

Численность. Относительная численность водяной полевки оценивалась ловчими канавками. Часто они располагались вне специфических местообитаний данного вида, что, безусловно, сказалось на расчетах показателей обилия животных. Однако некоторые закономерности в изменении плотности вида по территории Европейского Севера на их основании можно выделить.

На севере Русской равнины водяная полевка по терминологии П.А. Пантелеева (1968) представлена пойменными популяциями, характерной особенностью которых является их тесная связь в течение всей жизни с поймами рек. Поэтому численность данного вида здесь во многом обусловлена разработанностью поймы реки и наличием в ней подходящих местообитаний. Н.В. Тупикова (1959) на основании заготовок шкурок этого вида выделила на Европейском Севере территорию наиболее высокой численности водяной полевки, приуроченной к нижнему течению реки Печора. В дальнейшем В.А. Соловьев (2006), основываясь тоже на заготовках, выделил на территории Республики Коми зоны разной плотности животных. Из них южные районы Республики Коми, в том числе Троицко-Печорский район, где расположен Печоро-Ильчский заповедник, он отнес к районам с низкой численностью вида. На эти районы пришлось 3,9% всех заготовленных шкурок в регионе. Низкую численность в долине среднего течения Вычегды отмечала и И.Л. Кулик (1968).

Это подтверждают и данные учетов ловчими канавками (табл. 54). Равнинные районы на Европейском Севере характеризуются очень низкими показателями обилия — от 0 до 0,4 экз. на 100 кон.-сут. В этом отношении не является исключением и равнинный участок Печоро-Ильчского заповедника, где за 25 лет учетов канавками водяная полевка в сборах отсутствовала, хотя часть канавок была установлена рядом с рекой. Причина такой низкой плотности заключается в том, что пойма реки в этой части очень узкая (5–10 м). На всем своем протяжении в пределах данного района река протекает в крутых берегах, образованных третьей и четвертой террасами. Недаром этот отрезок реки получил название «Печорской трубы». В предгорном районе ширина поймы увеличивается, появляются старицы и курьи. Но и здесь показатели относительной численности вида также незначительны — всего лишь 0,2 экз. на 100 кон.-сут. Это обусловлено тем, что течение реки становится быстрым, водная растительность крайне скудной, а старицы расположены на значительном расстоянии друг от друга.

Как только экологическая емкость угодий (площадь благоприятных биотопов) возрастает, численность вида увеличивается. В качестве примера может служить относительно небольшая межгорная котловина, расположенная на севере горного района Печоро-Ильчского заповедника между гг. Макариз и Турынганер. Большую ее часть занимают травяные болота, которые пересекает множество небольших и коротких ручейков, берущих начало у подножия гольцов, и впадающих в реку Кожымью. Сочетание в данном случае огромных запасов кормовых ресурсов с сильно развитой гидрографической сетью обусловило здесь значительную плотность водяной полевки.

Таблица 54

Относительная численность водяной полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета в ловчие канавки (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Денежкин Камень)	0,1	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	14,2	1,0–41,8	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	0,2	0–1,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	0,6	0–2,0	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0,4	–	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	0,06	0–0,2	Куприянова, Сивков, 2000
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0	–	Собств. данные
Дань (Корткеросский р-н РК)*	0,4	–	Куприянова, Недосекина, 1986
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,1	–	Ивантер, 1975

* Расчеты наши

Высокая численность отмечена на западных склонах Северного Урала (Бобрецов, 2003). На г. Яныпупунер в верхних высотных поясах средние показатели обилия составляют 14,2 экз. на 100 кон.-сут. Полевки отмечены здесь во всех высотных поясах вплоть до горных тундр. При этом обилие животных в верхней части горно-лесного и подгольцовом поясах примерно одинаково (12–16 экз. на 100 кон.-сут.), а в горных тундрах снижено более чем в 25 раз. Это очень высокие оценки численности водяной полевки даже в пределах ее ареала. Так, в Барабинской низменности на юге Западной Сибири, где расположен оптимум ареала данного вида (Водяная полевка, 2001), средние показатели на 100 кон.-сут. колеблются в разных районах от 4,0 до 22,3 экз. (Максимов, Ермаков, 1985).

Местообитания. Водяные полевки, населяющие территорию заповедника, относятся к разным типам ландшафтных популяций, которые различаются между собой, прежде всего, степенью связи вида с водной средой и особенностями освоения среды (Пантелеев, 1968; Водяная полевка, 2001). Это отражается на биотопическом размещении животных и образе их жизни.

Полевки, обитающие в равнинном и предгорном районах, относятся к так называемым пойменным популяциям. В течение всего лета они тесно связаны с водоемами и живут по берегам рек и старицам. Соответственно, прибрежные участки, заросшие водной растительностью, и являются их основными местообитаниями. При этом водная полевка избегает каменистых участков и отрезков рек с быстрым течением. Интересно отметить также, что она не образует здесь поселений на лугах. Ближе к осени зверьки нередко совершают небольшие кочевки на новые места и могут оказаться в нетипичных для этого вида местообитаниях. В предгорьях мы несколько раз отлавливали одиночных животных в долгомошных ельниках на плакоре на расстоянии 0,5 км от Печоры.

В горном районе заповедника формируются два типа поселений водяной полевки. Первые из них приурочены к многочисленным ручьям и небольшим сырым (в первую половину лета) полянам среди леса, где имеются выходы ключей, дающих начало небольшим ручейкам. Второй тип поселений можно по терминологии П.А. Пантелеева (1968) отнести к субальпийским популяциям. Животные в этом случае круглый год живут в травяных лесных и открытых местообитаниях в верхней части горно-лесного и в подгольцовом поясах. Поселения животных хорошо регистрируются по выбросам земли на поверхности, экскрементам и кормовым столикам. Некоторое представление о биотопическом размещении водяной полевки в верхней части гор дают отловы зверьков в давилки в 2002 г. Во второй половине лета 72,1% особей (из 111 полевков) были пойманы на подгольцовых лугах, 22% — в высокотравных березово-еловых лесах и 6% — в папоротниковых пихто-ельниках. Связь с водой у животных в горах почти полностью теряется, но появляются другие особенности. Для полевков этого типа популяций характерна активная роющая деятельность, что сближает их с роющей формой водяной полевки (Meulan, 1977), которой сейчас нередко придают видовой статус (Водяная полевка, 2001). Поселения животных на г. Яныпупунер мы встречали часто в километре от ближайшего ручья. Подобные ландшафтные популяции вида были отмечены только на Кавказе и на Алтае (Водяная полевка, 2001). Обнаруженная популяция этого типа на г. Яныпупунер, по-видимому, не является уникальной для Урала. Их можно встретить на западных склонах в разных частях этой горной страны при наличии хорошо сформированного подгольцового пояса.

Размножение. Начало репродуктивного периода у водяной полевки на Европейском Севере совпадает по времени с разливами рек, поэтому наблюдаются некоторые различия в сроках его наступления между районами. Так, в Южной Карелии 80% всех перезимовавших самок, пойманных во второй половине мая, были беременны, а 20% уже кормили выводок (Ивантер, 1975). На средней Вычегде в Республике Коми, судя по материалам В.А. Соловьева (2006), беременные самки появляются в уловах в обычные годы в середине мая. Несколько позже они отмечены на верхней Печоре. На Северном Урале в пределах Печоро-Ильчского заповедника сроки начала репродукции сдвигаются еще на более позднее время. В третьей декаде июня здесь среди 12 отловленных взрослых самок большинство (91,7%) было с еще эмбрионами, а одна самка не принимала участие в размножении. Окончание репродукции водяной полевки приходится на август. В среднем течении Вычегды она заканчивает размножение в первой декаде этого месяца (Соловьев, 2006), в Карелии — в конце данного периода (Ивантер, 1975). В горном районе Печоро-Ильчского заповедника последняя беременная самка отловлена 11 августа. Таким образом, репродуктивный период в условиях равнинных районов Европейского Севера занимает примерно 3,5 месяца, а в горах — 2,5–3 месяца. В Центральной Якутии он начинается с середины мая и заканчивается в самом начале августа (Соломонов, 1980), на Ямале и на Полярном Урале он редко превышает 2,5–3 месяца (Сосин, 1981; Бердюгин и др., 2007). На юге ареала длительность этого периода значительно выше. Например, в Московской области водяные полевки размножаются 4–5 месяцев (Вишняков, 1957), в пойме Волги в пределах Саратовской области — 5–5,5 месяцев (Давидович, Игонина, 1957), в Волго-Ахтубинской пойме — 6 месяцев (Тупикова, Швецов, 1956).

От продолжительности сезона размножения зависит число выводков в году (Водяная полевка, 2001). В северной части ареала перезимовавшие самки обычно приносят

за лето не более двух пометов (Ивантер, 1975; Сосин, 1981; Млекопитающие ..., 1994; Бердюгин и др., 2007), на северо-востоке Якутии в большинстве случаев только один выводок (Вольперт, Шадрина, 2002). В горном районе Печоро-Ильчского заповедника взрослые самки дают два помета за сезон. Так, на г. Яныпупунер в первой половине августа только 19,2% ($n = 24$) самок были беременны вторично, остальные уже к этому времени принесли по одному или по два выводка.

Сеголетки появляются в уловах здесь в начале июля, тогда как в равнинных районах Европейского Севера они регистрируются уже в массе во второй половине июня (Соловьев, 2006; Якимова, 2011). Часть молодых животных достигает половой зрелости в возрасте около 40 дней (Формозов, 1947; Максимов, 1959; Попов, 1960). Обычно такие животные имеют массу тела 60–65 г (Огнев, 1950; Фолитарек и др., 1951; Пантелеев, 1968). На Ямале минимальный вес молодой беременной самки равнялся 77 г (Сосин, 1981), в Якутии — 102 г (Соломонов, 1980). В Печоро-Ильчском заповеднике минимальная масса тела размножающейся самки составила 64,2 г при длине тела 131 мм. Приведенные для бассейна Вычегды В.А. Соловьевым (2006) данные о минимальном весе половозрелой самки в 38 г и длине тела 100 мм кажутся нам ошибочными, на что уже обращал внимание П.А. Пантелеев (2008). Хотя следует отметить, что в более благоприятных условиях Западной Европы половая активность молодых самок наступает при массе тела от 40 до 60 г (Pelikan, 1972). Однако и в этом случае средняя масса тела половозрелой самки достигает 76 г. Доля сеголеток, участвующих в репродукции, в разных районах варьирует. В Барабинской низменности, например, в размножении принимало участие в разные годы от 21,4 до 54,5% молодых животных (Евсиков и др., 1999), в среднем течении Лены — от 7,3 до 10,8% (Шкилев, 1966), в среднем течении Вычегды — 16% от числа всех самок (Соловьев, 2006). В горной популяции Печоро-Ильчского заповедника удельный вес репродуктивно активных сеголеток, также как и на Вычегде, был незначительным — всего 16,7% ($n = 330$). Для всех половозрелых самок отмечен только один помет.

Величина выводка у взрослых водяных полевок очень изменчива и связана с климатическими условиями: в более холодном климате она выше (Водяная полевка, 2001). Это связано с компенсацией репродуктивных потерь в результате сокращения периода размножения за счет большего числа детенышей. Так, в северной части ареала в низовьях Печоры средний размер выводка равен 9,0 (Кашеваров, 1980), на Полярном Урале — от 7,7 до 10,7 в разные годы (Сосин, 1979; Бердюгин и др., 2007), в Якутии — 8,5 эмбриона (Соломонов, 1980). Максимальное число детенышей в помете в этих районах достигало 13–15. В бассейне Вычегды средняя плодовитость была также высокой — 8,4 эмбрионов (Соловьев, 2006), тогда как в другом равнинном северном регионе в Карелии она составляла всего лишь 6,4 (Ивантер, 1975). В первом из них и максимальное число детенышей в помете достигало 13, во втором — 11. В горном районе Печоро-Ильчского заповедника величина выводка составляет $7,9 \pm 0,2$ (табл. 55), что меньше, чем на средней Вычегде. Здесь и максимальное число эмбрионов всего 11, как и в Карелии. Возможно, более низкая плодовитость в горах (условия среды более суровые по сравнению с Вычегдой) объясняется тем, что здесь отсутствуют паводки, вызывающие большую смертность у водяной полевки, тогда как на Вычегде они обычное явление. В более южной и западной частях ареала, где продолжительность репродуктивного периода увеличивается и возрастает число пометов, средняя плодовитость уменьшается. Во многих регионах она не превышает 6,5 эмбрионов (Тупикова, Швецов, 1956;

Вишняков, 1957; Попов, 1960; Пантелеев, 1968; Stoddart, 1971; Сообщества ..., 1978; Максимов и др., 1981; Водяная полевка, 2001; The ecology ..., 2005 и др.). У молодых самок водяной полевки заповедника средняя плодовитость, как и повсюду в ареале, существенно ниже перезимовавших животных — $5,9 \pm 0,3$ эмбриона.

Таблица 55

Величина выводка у водяной полевки в горном районе Печоро-Илычского заповедника

Возрастная группа	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов									M ± m
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Перезимовавшие	35	–	–	–	4	9	14	4	2	2	7,9 ± 0,2
Сеголетки	23	1	3	4	7	6	1	1	–	–	5,9 ± 0,3

Расчеты по воспроизводству популяции, проведенные нами по формулам, предложенным П.А. Пантелеевым (1968), позволили установить, что увеличение численности данного вида происходит в основном за счет перезимовавших животных. Размножение этой группы полевок дает прирост популяции в 5,5–6 раз, тогда как сеголеток — только в 1,5–1,8 раза. Общий потенциал размножения равен, таким образом, 8.

Структура популяции. Водяная полевка в отличие от многих видов мелких млекопитающих живет 2 года (Водяная полевка, 2001), поэтому в группу перезимовавших животных входят 1–2-летние зверьки. В мае и июне в горном районе заповедника они составляют абсолютное число животных (табл. 56). Сеголетки появляются в первой половине июля, а к концу этого месяца они уже преобладают в уловах (70%). Судя по всему, молодые животные покидают гнезда и начинают отлавливаться в ловушки в разных регионах при различном минимальном весе тела. П.А. Пантелеев (Водяная полевка, 2001) приводит значение около 40 г. В Печоро-Илычском заповеднике этот показатель в горах составил 25,2 г. Таких молодых животных до 40 г в августовских сборах оказалось 3,2%.

Таблица 56

Возрастная и половая структура популяции водяной полевки в горном районе Печоро-Илычского заповедника

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Июнь	23	100,0	23	47,8	0,04	-	-	-
Июль*	103	30,1	31	67,7	3,90	72	62,5	4,50
Август**	346	22,0	76	65,4	6,37	270	61,9	15,17
Всего	472	27,5	130	62,3	7,88	342	62,0	19,66

* Третья декада июля.

** Первая половина августа.

Установлено, что соотношение полов среди эмбрионов и детенышей водяной полевки в выводках близко к 1:1. В дальнейшем происходит смещение соотношения полов в сторону преобладания самцов. Среди перезимовавших полевок, отловленных в начале следующего сезона размножения, доля самцов в среднем вдвое превосходит долю самок

(Рогов и др., 1999). В Печоро-Илычском заповеднике в начале лета среди перезимовавших зверьков соотношение полов приближалось к 1:1 при незначительном преобладании самок. Во второй половине лета в обеих возрастных группах в уловах преобладали самцы. Их доля превышала 61%. В разные годы отмечено варьирование доли самок. В 2001 г. на подъеме численности среди взрослых животных они составляли 18,2%, среди сеголеток — 45,4%. На следующий год доля самок в первой группе существенно увеличилась (30,4%), тогда как во второй осталась на прежнем уровне (46,4%).

Динамика численности. В первый год исследований в верхних поясах г. Яныпупунер численность водяной полевки была относительно высокой (19,4 экз. на 100 кон.-сут.). Поселения животных регистрировались далеко от ручьев. Затем в течение пяти лет обилие полевков держалась на низком уровне — от 1,4 до 2,2 экз. на 100 кон.-сут. (рис. 41). В этот период полевки концентрировались в сырых местообитаниях у ключей и вдоль небольших водотоков. Поселения располагались по территории мозаично. С 1998 г. начался подъем численности животных, который продолжался в течение нескольких лет. С 1999 по 2002 г. показатели обилия были наиболее высокими, они колебались по годам от 31,0 до 41,8 экз. на 100 кон.-сут. Пространственная структура водяной полевки на пике численности претерпела значительные изменения. Поселения полевков встречались в эти годы в верхней части горно-лесного и особенно подгольцового поясов повсеместно и размещались довольно равномерно. Особенно много животных было в 2002 г. в подгольцовых березняках, где на 100 кон.-сут. отлавливали до 72,6 экз. Многие высокотравные местообитания в эти годы в буквальном смысле были перекопаны полевками. После такой высокой численности в 2003 г. наступил ее резкий спад. В последующий период показатели обилия уже не превышали 3,0 экз. на 100 кон.-сут.

По всей видимости, вспышки численности водяной полевки в горах — нередкое явление. В этом отношении 1989 г. был окончанием предыдущего резкого подъема обилия животных. Период между двумя вспышками составил примерно 10–11 лет.

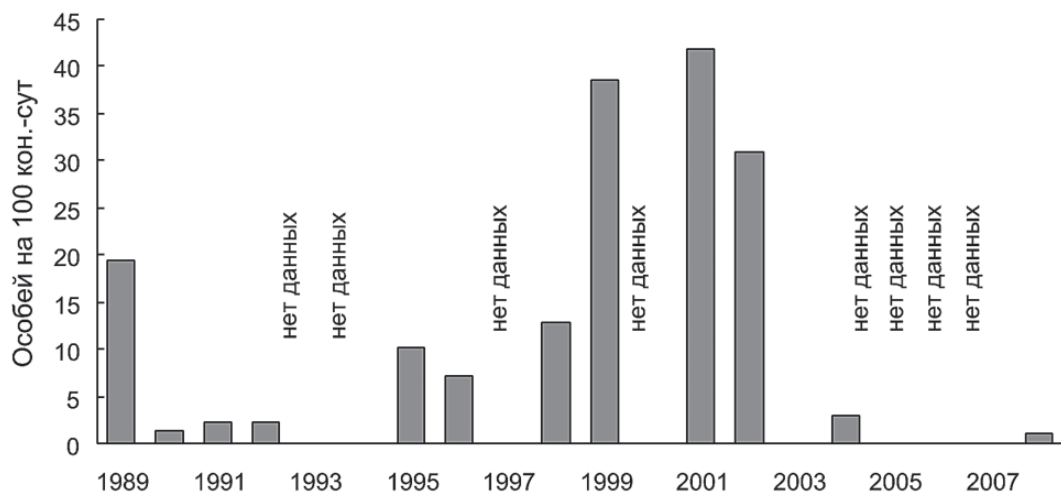


Рис. 41. Изменение численности водяной полевки в горном районе Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки).

Причины, способствующие росту численности водяной полевки в горной местности, не изучены (Водяная полевка, 2001). Следует отметить, что массовое размножение водяной полевки в горном районе заповедника наблюдалось в год (2002) с аномально холодной и продолжительной весной, после которой численность многих видов мелких млекопитающих уменьшилась. Плотность водяной полевки в течение всего периода в равнинном и предгорном районах оставалась очень низкой.

3. 14. ПОЛЕВКА—ЭКОНОМКА — *MICROTUS OECONOMUS* Pallas

Полевка-экономка по характеру своего распространения является транспалеарктическим видом. Ее огромный ареал простирается от северной части центральной Европы на восток до Аляски и западных областей Канады (Мейер и др., 1996). На Северо-Востоке европейской части России встречается повсеместно за исключением самых северных тундр (Млекопитающие ..., 1994; Петров, 2000). Населяет весь Урал вплоть до субарктических тундр (Марвин, 1969). Широко распространена на территории Печоро-Илычского заповедника, где обычна во всех ландшафтных районах. Е.Н. Матюшкин (1972) отнес полевку-экономку к группе голарктических арктобореальных видов или к фауне «красной полевки и лося». Впоследствии другие авторы (Чернявский, 1984; Кривошеев, 1988) в целом поддерживали эту точку зрения. Только Ю.В. Ревин (1989) выделил этот вид в особую группу гипоарктических видов. А Е.А. Шварц (1989) отнес экономку к восточносибирскому фауно-генетическому комплексу, что соответствует фауне «красной полевки и лося».

Численность. Оценки численности, полученные при помощи давилок, повсеместно очень низкие (не более 1 экз. на 100 лов.-сут.), что не всегда соответствует реальному обилию животных в природе. Для этого достаточно сравнить данные учетов давилками и канавками на Северном Урале (табл. 57, 58). Поэтому для выявления закономерностей в пространственном варьировании численности полевки-экономки на Европейском Севере использовали данные отловов в канавки. В западном секторе (Карелия и Архангельская область) полевка-экономка — сравнительно редкий вид, средние показатели обилия не превышают 1 экз. на 100 кон.-сут. На востоке в равнинной части Республики Коми численность вида увеличивается до 4–6 экз. на 100 кон.-сут. Однако и здесь в некоторых районах численность довольно низкая. Так, в равнинной части Печоро-Илычского заповедника средний показатель составляет только 0,4 экз. на 100 кон.-сут. Это обусловлено отсутствием подходящих для этого вида местообитаний, вследствие неразвитости поймы в данном районе.

В горах Северного Урала полевка-экономка считается редким видом (Теплов, Теплова, 1947; Большаков, 1969). Видимо, для большей части территории этот вывод справедлив. Так, на г. Денежкин Камень на восточных склонах показатель обилия составляет всего лишь 0,3 экз. на 100 кон.-сут. Однако на западном макросклоне г. Яныпунер, где в верхней части широко представлены травяные стации, этот вид обычен, а в некоторые годы бывает и многочисленным. Средняя численность достигает здесь 14,2 экз. на 100 кон.-сут., а удельный вес вида в уловах — 5,1%. Максимальные показатели равняются 64 экз. на 100 кон.-сут. На Приполярном Урале по данным В.В. Турьевой (1977) обилие полевок выше в долине реки Б. Сыня, чем собственно на склоне г. Сабля. На восточном макросклоне Северного Урала и в пойменных биотопах полевка-экономка редка (Куликова, Большаков, 1984).

Таблица 57

Относительная численность полевки-экономки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета давилками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 лов.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Приполярный Урал	0,05	–	Бердюгин, 2000
Приполярный Урал (Сабля)*	0,6	0,01–2,6	Турьева, 1977
Северный Урал (Денежкин Камень)	0,1	0–0,2	Чернявская, 1959
Северный Урал (Денежкин Камень)*	0,5	0–1,1	Бердюгин и др., 2003
Северный Урал (Яныпупунер)	0,2	0–0,8	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	1,2	0–6,2	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	0,02	0–0,1	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Онежский р-н АО*	0,07	0–1,0	Королькова, 1977
Пинежский р-н АО	0	–	Колоскова, 1983
Раменье (Вельский р-н АО)	0,1	0,05–4,0	Куприянова, Наумов, 1983; Куприянова, 1987
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н АО)	0,1	–	Колоскова, 1983
Ленский р-н АО	0,4	–	Колоскова, 1983
Верховья Мезени (Республика Коми)	0,1	–	Турьева, Балибасов, 1982
Верховья Выми (Республика Коми)	0,3	–	Турьева, Балибасов, 1982
Южная тайга (Республика Коми)*	0,1	–	Петров, 2004
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,02	0–0,2	Собств. данные
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,02	0–0,04	Ивантер, Ивантер, 1983

* Расчеты наши

В горном районе Печоро-Илычского заповедника полевка-экономка наиболее плотно заселяет подгольцовый пояс — 17 экз. на 100 кон.-сут. В верхней части горно-лесного пояса обилие полевков понижается (7,0 экз.), а в нижней части они практически отсутствуют. В горных тундрах этот вид редок — 0,8 экз. на 100 кон.-сут. На восточных склонах Северного Урала он в небольшом числе встречается в пределах горных лесов и подгольцового пояса (Бердюгин, 1999; Бобрецов, Симакин, 2015). На Полярном Урале она сосредоточена только в нижней части горно-таежного пояса (Балахонов, 1981).

В предгорном районе заповедника полевка-экономка — обычный, а в некоторые годы и многочисленный вид. Средний индекс численности достигает здесь 14,6 экз., максимальный — 111,4 экз. на 100 кон.-сут. Однако такое обилие характерно для припечорской части, где хорошо выражена пойма реки Печоры, а плакорные ельники изрезаны многочисленными ручейками. В средней части реки Илыча, где долина реки слабо разработана, численность полевки-экономки уменьшается до 0,6 экз. на 100 кон.-сут. (Калинин, Куприянова, 2010).

Таблица 58

Относительная численность полевки-экономки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Северный Урал (Яныпурунер)	14,2	2,2–64,0	Собств. данные
Северный Урал (Денежкин Камень)	0,3	–	Бобрецов, Симакин, 2015
Предгорья Северного Урала (Печора)	14,6	0–111,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	0,6	0–2,4	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0,4	–	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	0,6	0–2,6	Куприянова, Сивков, 2000
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н АО)	–	0,2–8,0	Колоскова, 1976
Ляли (Княжпогостский р-н РК) *	3,8	–	Млекопитающие ..., 1994
Дань (Корткеросский р-н РК) *	5,8	–	Куприянова, Недосекина, 1986
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,4	0–2,8	Собств. данные
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,2	0–1,6	Ивантер, Ивантер, 1983

* Расчеты наши

Местообитания. Гигрофильность полевки-экономки (Громов, Поляков, 1977) во многом определяет ее биотопическое размещение. В лесной зоне она предпочитает влажные травяные местообитания, которые зачастую сосредоточены в поймах рек, поэтому в них фиксируется и самая высокая плотность полевков (Tast, 1966; Карасева, 1971; Ивантер, 1975; Колоскова, 1976; Максимов и др., 1981; Рамазанова, 1984; Шварц и др., 1992; Воронов, 1993 и др.). При этом она охотно селится в открытых стациях (луга, травяные болота) и в закрытых лесных биотопах (травяные ельники).

В Печоро-Ильчском заповеднике полевка-экономка — один из наиболее стенотопных видов мелких грызунов, исключение составляет лишь водяная полевка. В равнинной и предгорной части характерными ее местообитаниями являются луга и травяные леса в поймах рек, для которых коэффициенты биотопической приуроченности данного вида имеют максимальные положительные значения (табл. 59). В этих стациях численность животных по годам более устойчива. В плакорных биотопах экономка является очень редким видом. Она отсутствует в уловах в долгомошных ельниках и сосняках лишайниковых в равнинном районе. В предгорной тайге в поймах рек отловлено 92,2% всех животных данного вида. Здесь она наиболее плотно заселяет разнотравные луга. В них были зарегистрированы и самые высокие показатели численности вида в заповеднике — 184 экз. на 100 кон.-сут. и 31,3 экз. на 100 лов.-сут. (1988 г.). В небольшом количестве в этом районе ее отлавливали и в долгомошных ельниках. В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) отмечали высокую численность полевки-экономки в прибрежных ивниках в окрестностях Шежыма-Печорского — 20 экз. на 100 лов.-сут. (47,2% в

уловах). Это практически единственный вид из мелких грызунов, который образует устойчивые островные группировки на реке Печора. Заливаемые весной острова полевка-экономка заселяет к середине лета и на них размножается.

Таблица 59

Биотопическое размещение полевки-экономки в Печоро-Илычском заповеднике по данным отлова в канавки

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F_{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	0,2	-0,27	-0,20
Ельник долгомошный	0	-	-0,59
Ельник травянистый пойменный	1,2	+0,29	+1,76
Сосняк зеленомошный	0,05	-0,30	-0,49
Сосняк лишайниковый	0	-	-0,59
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	2,6	-0,70	-0,66
Ельник травянистый пойменный	23,8	+0,45	+0,74
Ельник зеленом.-папоротниковый	1,6	-0,77	-0,72
Луг	33,8	+0,48	+1,39
Болото	1,2		-0,75
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	6,4	-0,32	-0,34
Березняк травяной подгольцовый	27,2	+0,38	+1,46
Луг подгольцовый	6,8	-0,32	-0,30
Тундра травяно-моховая	0,8	-0,83	-0,82

По данным В.М. Ануфриева (Млекопитающие ..., 1994) в Княжпогостском районе Республики Коми 83,2% всех животных пришлось на зарастающие вырубki и пойменные луга. В Корткеросском районе этого же региона 77% полевок отлавливали в пойме реки Вычегды, 16,1% — на зарастающих вырубках и только 6,9% — в лесах (Куприянова, Недосекина, 1986). В Усть-Вымском районе экономка населяла только некоторые пойменные местообитания (осоковые берега озер и сырые луга) и отсутствовала в биотопах на надпойменной террасе (Кулик, Никитина, 1960).

Привязанность к влажным местообитаниям хорошо прослеживается и в горном районе заповедника. Здесь полевка-экономка в небольшом количестве отмечена во многих местообитаниях, но характерными для нее биотопами являются березовые редколесья с высоким и густым травостоем в подгольцовом поясе. Доля вида в них достигает 66%. В том же высотном поясе, но на более сухих лугах с невысоким травостоем, удельный вес полевок уменьшается до 16,5%. В горных тундрах полевка-экономка редка. На г. Яныпупунер в этих местообитаниях было поймано всего лишь 1,9% всех животных. Во второй половине июля 2007 г. в сборах мелких млекопитающих из горных тундр севера заповедника (гг. Турыньянер и Макариз) этот вид составил 6,4%. Здесь экономка явно избегает сухих травяно-моховых тундр (1,4%) и более охотно заселяет влажные кустарниковые тундры вблизи ручьев. Однако наиболее плотно она

населяет крупнокочкарниковые болота по берегам реки Кожымью, где она является единственным видом среди мелких грызунов.

На Полярном Урале типичными стадиями полевки-экономки являются заливные луга, открытые высокотравные биотопы по берегам протоков и озер, сырые травянистые ельники и ивняки, а также осоковые крупнокочкарниковые болота (Бердюгин и др., 2007). В тундрах Ямала она придерживается берегов водоемов с зарослями осоки (Пястолова, 1971). Судя по всему, на севере этот вид становится более стенотопным, на что обратили внимание Я.Л. Вольперт и Е.Г. Шадрина (2002), анализируя распространение этого вида в долине реки Лены.

Размножение. Зимнее размножение довольно редкое явление у полевки-экономки и регистрируется далеко не каждый год. Оно отмечено в разных частях ареала — в Фенноскандии (Tast, Kaikusalo, 1976; Hansson, 1984; Kaikusalo, Tast, 1984), в Западной Сибири (Шубин, Сучкова, 1973), в Западных Саянах (Хлебников, 1980), в Центральной Якутии (Прокопьев, 1988).

Полевка-экономка в отличие от других лесных видов грызунов чаще начинает размножаться в более ранние сроки еще под снегом (Krebs et al., 1995), что подтверждается и нашими материалами. В предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника с 17 по 19 марта 1988 г. в окрестностях Гаревки-Левобережной в пойменном ельнике было отловлено 5 самцов и 5 самок. У самцов масса тела колебалась от 38,2 до 46,5 г, а длина семенников от 8 до 9,7 мм. Из самок у четырех зверьков масса тела превышала 33 г. Одна из них (37,6 г) была беременной и имела всего два эмбриона. Другая ранняя дата поимки беременной самки пришлось на 1 апреля (Теплов, Теплова, 1947).

Однако такие случаи раннего размножения на территории заповедника довольно редки. В обычные годы репродуктивный период начинается в мае. Самая ранняя дата отлова беременной самки — 12 мая (2010 г.). В середине мая масса тела у самок колеблется в пределах 21,7–27,7 г. В 1995 г. 10 мая в предгорном районе заповедника был отловлен самец весом 41,5 г и длиной семенников до 10,4 мм. В 1989 г. 21 мая на г. Яныпупунер отмечены пять самок массой тела от 33,8 до 42,2 г, беременные животные среди которых отсутствовали. В средней тайге Республики Коми полевки-экономки начинают размножаться со второй половины апреля, а в северной тайге — в начале мая (Млекопитающие ..., 1994). Окончание размножения в равнинном районе приходится на конец августа. В этот период у части самцов наблюдается деградация семенников. В Карелии весь сентябрь самцы находятся в состоянии активного сперматогенеза (Ивантер, 1975). Последняя беременная самка в предгорьях и горах Печоро-Ильчского заповедника отмечена 22 августа (1988, 1991 гг.).

Первые сеголетки появляются в уловах на территории заповедника в первой половине июня. Часть из них созревает в третьей декаде июня и участвует в размножении. Минимальная масса тела беременных молодых самок составляла на равнине 25,7 г, в предгорьях — 21,5 г, в горах — 18,6 г. Среди прибылых животных первых пометов в репродукции участвует около 60%, более поздних пометов — всего лишь 4,0% особей. Удельный вес половозрелых сеголеток на равнине составляет 41,5%, в предгорьях — 26,1%, в горах — 50%.

Величина выводка полевки-экономки на западном макросклоне Северного Урала существенно выше, чем в равнинных районах Европейского Севера. Так, в Карелии у взрослых животных она составляет 6,0 (4–8), в северной тайге Республики Коми — 6,7 (5–9) эмбрионов (Ивантер, 1975; Млекопитающие ..., 1994). В западной части ареала

колеблется от 5,3 до 6,4 (Innes, Millar, 1994; Borkowska, 2009; Balciauskas et al., 2012). В предгорьях Печоро-Илычского заповедника она достигает 7,5 (5–11), а на западном макросклоне Урала — 8,0 (4–10) эмбрионов (табл. 60). При этом различия в средней плодовитости перезимовавших самок данных районов статистически значимы ($t = 4,21$; $p < 0,001$). На восточных склонах Северного Урала на севере Свердловской области этот показатель уменьшается до 6,1 (4–9) эмбрионов (Шварц, 1959). В целом размер выводка у этого вида закономерно повышается с юга на север (Карасева, 1971; Balciauskas et al., 2012) и достигает максимума в субарктических регионах. По данным Е.В. Карасевой (1971) в степной и лесостепной зоне его величина около 5, в лесной зоне — 5–6, а в Субарктике — 7–8. На Ямале средняя плодовитость достигает 8,7 эмбрионов (Пястолова, 1971), на Северо-Востоке Сибири варьирует по районам от 7,2 до 7,8 эмбрионов (Вольперт, Шадрина, 2002). Таким образом, величина выводка экономки на западном макросклоне Северного Урала не уступает аналогичным показателям из районов Крайнего Севера. При этом взрослые самки приносят существенно больше детенышей, чем молодые животные. Перезимовавшие самки дают за лето по 2–3 помета, сеголетки — по 1–2.

Таблица 60

Вариации величины выводка у полевки-экономки
в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

Район	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов										M ± m
		3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Перезимовавшие												
Предгорье	50	–	–	2	9	18	14	1	3	3		7,5 ± 0,2
Горы	25	–	1	2	1	3	7	8	3	–		8,0 ± 0,3
Сеголетки												
Предгорье	93	3	15	28	29	12	6	–	–	–		5,5 ± 0,1
Горы	27	1	2	7	12	2	3	–	–	–		5,7 ± 0,2

Структура популяции. В мае популяция полевки-экономки состоит только из перезимовавших животных (рис. 42). В июне в уловах появляются сеголетки, но их доля не

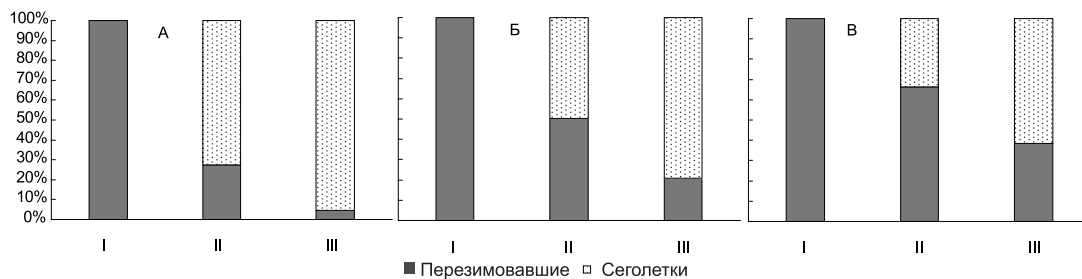


Рис. 42. Сезонная динамика возрастной структуры популяции полевки-экономки в Печоро-Илычском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

превышает 35%. В июле молодые животные занимают в сборах уже больше половины всех особей. Однако темпы изменения соотношения возрастных групп в разных ландшафтных районах заповедника различаются. Обновление популяции идет наиболее быстро в равнинной части, где удельный вес перезимовавших зверьков в июне составляет 66,7%, в июле — 20,5%, а в августе — 9,5%, в предгорном районе — 72,7, 37,7 и 15,9%, соответственно. Особенно замедленны темпы обновления популяции в горах. Здесь в июле взрослые животные занимают в уловах 39,7%, а в августе их доля уменьшается лишь до 27,6%.

В результате различий в скорости отмирания перезимовавших животных в разных ландшафтных районах формируется определенная возрастная структура популяции полевки-экономки. В горном районе во второй половине лета доля взрослых животных в два раза выше, чем на равнине — 30,2% и 12,7% соответственно (табл. 61). В Карелии за этот период относительное количество перезимовавших особей составляет 19,7% (Ивантер, 1975).

Таблица 61

Возрастная и половая структура популяции полевки-экономки в разных ландшафтных районах заповедника во вторую половину лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	71	12,7	9	55,6	0,11	62	58,1	1,61
Предгорье	1106	17,1	189	63,0	12,70	917	56,7	16,50
Горы	311	30,2	94	79,8	33,36	217	67,3	25,92

Во всех ландшафтных районах в среднем за все годы наблюдений среди перезимовавших и сеголеток преобладали самцы. Особенно велика доля перезимовавших самцов оказалась в горном районе — 79,8%, тогда как на равнине и в предгорьях она не превышала 58%. Такая диспропорция в соотношении полов отмечена и в некоторых других частях ареала этого вида (Млекопитающие Якутии, 1971; Ивантер, 1975).

Динамика численности. Для полевки-экономки Печоро-Илычского заповедника характерны резкие колебания численности (рис. 43). В предгорном районе заповедника индексы обилия изменялись от 0 до 111,3 экз., в горах — от 2,2 до 64,0 экз. на 100 кон.-сут. Самая высокая численность отмечена в предгорьях в 1988 г., когда полевка-экономка доминировала в уловах грызунов (34,0%). Особенно плотно были заселены луга, где на 100 кон.-сут. приходилось 184 экз. На следующий год обилие полевков уменьшилось с 111,3 до 40 экз. на 100 кон.-сут., а в 1990 г. наступила глубокая депрессия численности. В этот год зверьки отсутствовали в уловах во всех местообитаниях. Следующие подъемы обилия в предгорном районе уже не достигали такого уровня: 1992 г. — 39,5 экз., 1998 г. — 22,8 экз., 2005 г. — 17,1 экз., 2008 г. — 34,5 экз. на 100 кон.-сут. Однако отсутствовали и подобные глубокие депрессии.

Численность полевки-экономки в предгорном и горном районах изменялась синхронно ($r = 0,69$; $t = 3,03$; $p = 0,012$). Годы подъемов уровня обилия и фазы депрессий совпадали. Однако, если в горах полевки в небольшом числе всегда присутствовали в уловах, то в предгорье во время депрессий они нередко отсутствовали. Численность полевков в равнинном районе на протяжении всех лет была очень низкой.

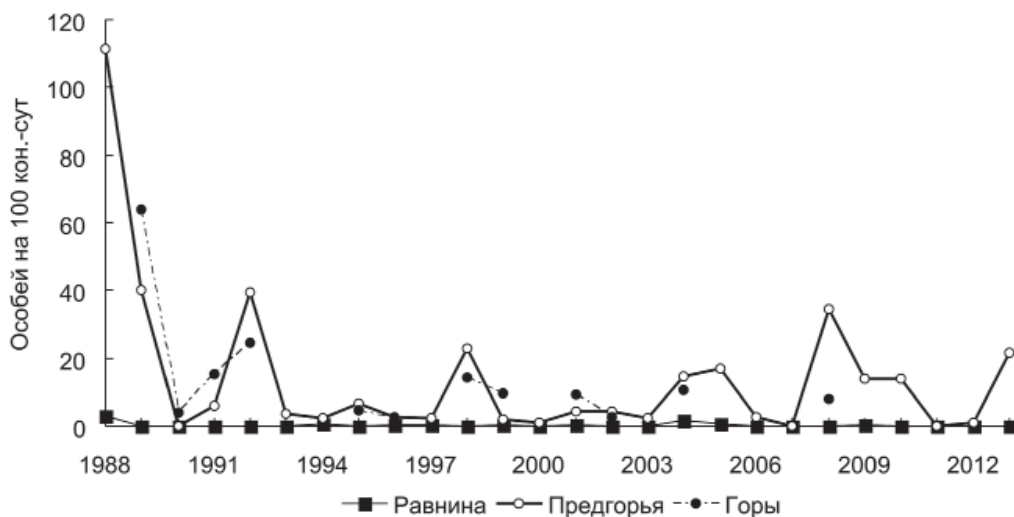


Рис. 43. Динамика численности полевки-экономки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета в канавки).

Изменения численности вида в предгорном и горном районах Печоро-Ильчского заповедника носят периодический характер. Причем между отловами в канавки и давилки существует статистически значимая связь ($r = 0,66$; $t = 4,15$; $p = 0,000$). Автокорреляционный и спектральный анализ выявили периодическую составляющую в 3–4 года во всех районах (рис. 44). А.А. Максимовым и Л.Н. Ермаковым (1985) в Барабе у этого вида выявлена такая же периодичность, которую авторы считают адаптацией к 10–13-летнему природному циклу.

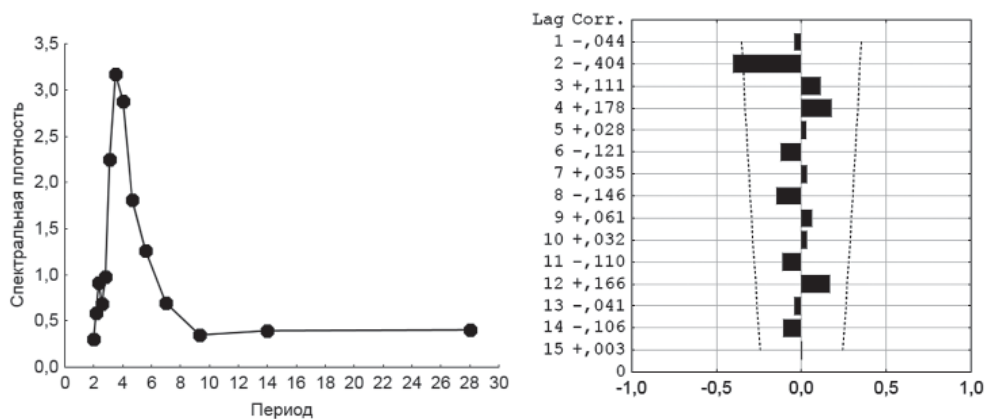


Рис. 44. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) полевки-экономки в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника (по данным отлова в канавки).

3.15. ТЕМНАЯ, ИЛИ ПАШЕННАЯ, ПОЛЕВКА — *MICROTUS AGRESTIS* L.

Темная полевка занимает почти всю территорию Европы, а на восток доходит до междуречья рек Енисея и Лены (Громов, Поляков, 1977). Поэтому ее относят к группе западно-палеарктических видов с евро-ленским ареалом (Шварц, 1989). Населяет большую часть территории Северо-Востока европейской части России за исключением лишь самых северных тундровых районов. Граница ее распространения здесь совпадает с северной границей южных тундр (Мелкие млекопитающие ..., 1994; Петров, 2007). На территории Печоро-Ильчского заповедника встречается повсеместно.

Ю.В. Ревин (1989) относит темную полевку к транспалеарктическим бореальным элементам. В эту же группу он включил также красную полевку и среднюю бурозубку. Таким образом, он поддержал мнение И.Л. Кулик (1974) о включении этих разных по происхождению видов в один таежный фаунистический комплекс. Правильнее будет отнесение темной полевки к группе европейских лесных видов (Шварц, 1989), на что указывают ее современный ареал и палеонтологические данные. Судя по ним, формирование этого вида происходило на территории Европы не ранее среднего неоплейстоцена, а первые темные полевки на Русской равнине известны лишь из межледниковых фаун позднего плейстоцена (Агаджанян, 2009).

Численность. Темная полевка, как и полевка-экономка, плохо идет на хлебную приманку в давилки за исключением лишь самых оптимальных местообитаний, где ее плотность высока. Поэтому зачастую между оценками обилия, полученными разными методами, корреляционная связь отсутствует. Например, в предгорьях Северного Урала на лугах показатели численности темной полевки составляют 3,3 экз. на 100 лов.-сут. и 10,6 экз. на 100 кон.-сут., а в пойменных ельниках, соответственно, 0,4 и 20,2 экз. Уловистость в данном случае в давилки была выше на лугах, тогда как в канавки — в ельниках. Среди равнинных районов численность вида по отловам в канавки значительно выше в Корткеросском районе Республики Коми (12,1 экз. на 100 кон.-сут.). В то же время по отловам в давилки показатель обилия здесь составил лишь 0,1 экз. на 100 лов.-сут. (табл. 62, 63). К этому следует добавить, что оценки численности, полученные при помощи давилок для разных районов, мало различаются между собой.

В целом по Европейскому Северу в отношении темной полевки прослеживается закономерность, в свое время уже отмеченная другими исследователями — увеличение численности вида в восточной части региона (Куприянова, Наумов, 1984). В Карелии средние показатели обилия не превышают 1,2 экз., в Архангельской области они колеблются от 1,4 до 2,2 экз., а в Республике Коми — от 8,4 до 15,2 экз. на 100 кон.-сут.

В равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника средняя численность темной полевки оценивается в 8,4 экз., в предгорьях Северного Урала — в 14 экз., а в горах — в 34,6 экз. на 100 кон.-сут. Максимум обилия (103 экз.) отмечен в 1989 г. в предгорном районе. Если в равнинной и предгорной частях заповедника темная полевка отлавливалась не каждый год, то в горах даже в годы депрессий она не опускалась ниже 2,2 экз. на 100 кон.-сут. Относительно низкая численность вида в приильчской части предгорного района заповедника (5,6 экз. на 100 кон.-сут.) обусловлена ландшафтными особенностями района. В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) на основании отловов давилками считали, что темная полевка в предгорьях является редким видом. В 30–40-е годы

прошлого века они отловили здесь всего два экземпляра. На восточном макросклоне Северного Урала обилие вида незначительно (Бердюгин, Дороватовский, 1979; Большаков, 1968). Показатель численности его на г. Денежкин Камень составил 1,1 экз. на 100 кон.-сут. (1,2% в суммарных уловах). Доля темной полевки на г. Косьвинский Камень всего лишь 0,6% (Куликова, Большаков, 1984). В этом отношении на западных склонах (г. Яныпупунер) ее удельный вес достигает 12,6%. Здесь она занимает второе место в сообществах *Micromammalia*. Высокую долю этого вида (88,5%) обнаружили в погадках хищных птиц на г. Турыньянер, собранных после пика численности серых полевок (Бобрецов, Куприянова, 2010).

Таблица 62

Относительная численность темной полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета ловчими канавками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 кон.-сут.		Источник
	средняя	min-max	
Уральская горная страна			
Полярный Урал	—	4,6–46,0	Балахонов, Лобанова, 1990
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,1	—	Бобрецов, Симакин, 2015
Северный Урал (Яныпупунер)	34,6	3,4–69,4	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	14,0	0–103,0	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Илыч)	5,6	0–13,6	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	2,2	—	Куприянова, Наумов, 1983
Пинега (Пинежский р-н АО)	1,4	0–5,6	Куприянова, Сивков, 2000
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	8,4	0–41,6	Собств. данные
Ляля (Княжпогостский р-н РК)*	16,0	0,4–31,5	Млекопитающие ..., 1994
Дань (Корткеросский р-н РК)*	12,1	—	Куприянова, Недосекина, 1986
Фенноскандия			
Южная Карелия*	1,2	0–4,0	Ивантер, Ивантер, 1983
Карелия (разные районы)*	1,2	0–6,4	Ивантер, Ивантер, 1986

* Расчеты наши

Темная полевка в пределах заповедника заселяет все высотные пояса гор. В свое время еще В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) отмечали, что наиболее оптимальные условия для нее складываются в подгольцовом и тундровом поясах. Наши данные по г. Яныпупунер в целом подтверждают этот вывод. Однако здесь темная полевка наиболее многочисленна в подгольцовом поясе (48,2 экз. на 100 кон.-сут.), тогда ее обилие в горно-лесном и тундровом поясах уменьшается и составляет, соответственно, 15,6 и 11,8 экз. на 100 кон.-сут. К северу на Приполярном и Полярном Урале распространение этого вида ограничивается в основном горно-лесным поясом (Марвин, 1969; Турьева, 1977; Балахонов, Большаков, 1983).

Таблица 63

Относительная численность темной полевки в разных районах Северного Урала и северной части Русской равнины по данным учета давилками (август)

Район работ	Численность, экз. на 100 лов.-сут.		Источник
	средняя	min–max	
Уральская горная страна			
Полярный Урал	1,3	–	Балахонов, 1986
Приполярный Урал	0,5	–	Бердюгин, 2000
Приполярный Урал (Сабля)*	0,8	0–4,2	Турьева, 1977
Северный Урал (Денежкин Камень)	0,5	0–0,9	Чернявская, 1959
Северный Урал (Денежкин Камень)	1,0	0–5,6	Бердюгин и др., 2003
Северный Урал (Яныпупунер)	0,5	0–4,5	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Печора)	0,5	0–6,9	Собств. данные
Предгорья Северного Урала (Ильч)	0,1	0–0,5	Калинин, Куприянова, 2010
Русская равнина			
Раменье (Вельский р-н АО)	0,5	0,1–1,4	Куприянова, 1987
Нижн. Тойма (Верхне-Тоемский р-н АО)	0,2	–	Колоскова, 1983
Ленский р-н (Архангельская область)	0,4	–	Колоскова, 1983
Южная тайга (Республика Коми)*	0,2	–	Петров, 2004
Дань (Корткеросский р-н РК)	0,1	–	Куприянова, 1987
Якша (Троицко-Печорский р-н РК)	0,6	0–3,2	Собств. данные
Фенноскандия			
Южная Карелия	0,3	0–2,6	Ивантер, Ивантер, 1983
Карелия (разные районы)	0,32	0,01–2,1	Ивантер, Ивантер, 1986

*Расчеты наши

Местообитания. Спектр местообитаний, предпочитаемых темной полевкой, очень широк. Она населяет как открытые травянистые станции, так и лесные биотопы, но при этом явно тяготеет к увлажненным открытым станциям (Ивантер, 1975; Равкин, Лукьянова, 1976; Рамазанова, 1984; Шварц и др., 1992; Млекопитающие ..., 1994; Harris et al., 1995; Zima, 1999). Не случайно темная полевка была отнесена И.Я. Поляковым к биологической группе лесных полевков (Громов, Поляков, 1977). Однако характер биотопического размещения во многом обусловлен положением вида в ареале. Например, в Южной Карелии она распространена равномерно и населяет многие лесные станции, тогда как в Северной Карелии становится более стенотопным видом. Здесь она встречается главным образом на лугах, на опушках лиственных лесов и избегает закрытых лесных станций (Ивантер, Ивантер, 1986). На пределе своего распространения на севере Полярного Урала пашенная полевка сконцентрирована в основном на разнотравных лесных полянах среди лиственничного редколесья (Балахонов, Лобанова, 1990), хотя южнее в этой части Урала заселяет уже многие станции (Бердюгин и др., 2007). В одних районах темная полевка избегает сухих местообитаний, в других она является в них обычным видом. Например, на Северо-Восточном Алтае она редка в черновой тайге, но обычна в сосновых лесах (Долговых, 2006). В Вологодской области встречается во всех открытых местообитаниях, но в настоящем лесу бывает только во время мигра-

ций (Башенина, 1977). Это практически единственный вид мелких грызунов, который населяет огромные массивы верховых болот на севере европейской части России на Онежском полуострове (Губарь, Колоскова, 1978), в бассейне среднего течения реки Мезень (наши данные). Таким образом, темная полевка явно демонстрирует широкий диапазон приспособительных реакций к различным условиям существования.

Вместе с тем, на Европейском Севере, несмотря на заселение видом самых разнообразных стадий, четко прослеживается его связь с такими открытыми местообитаниями как вырубki и гари (Турьева, 1953, 1956; Henttonen et al, 1977; Плешак и др., 1980; Куприянова, 1987; Курхинен, 1990). В средней тайге Республики Коми численность темной полевки на вырубках увеличивается в два раза по сравнению с лесами (Куприянова, Недосекина, 1986). Это связано с существенным изменением экологических условий после рубки леса — изменением микроклимата и увеличением фитомассы травянистых кормов, в результате которых темная полевка получает явные преимущества перед другими видами. Отмечена достоверная корреляционная связь ($r = +0,89$) между обилием темной полевки и фитомассой травяно-кустарничкового яруса (Курхинен и др., 2006).

В Печоро-Ильчском заповеднике пашенная полевка ведет себя в отношении разных местообитаний как политоппный вид. Она населяет разные биотопы, при этом значения показателя степени биотопической приуроченности незначительно отклоняются от нуля (табл. 64). Численность вида здесь выше и устойчивее в пойменных травяных ельниках. В лишайниковых сосняках темная полевка регистрируется только во время высокой численности, поэтому значение индекса верности этому биотопу наименьшее. Отмечена она в небольшом числе на болотах разного типа. В средней тайге Республики Коми в бассейне Вычегды этот вид является наиболее многочисленным в пойменных биотопах (Куприянова, Недосекина, 1983).

В предгорной тайге темная полевка встречается во всех обследованных станциях. Наиболее плотно заселяет пойменные местообитания (в среднем 23,6 экз. на 100 кон.-сут.) — травяные ельники и особенно травяно-моховые болота. В первом биотопе отмечена максимальная численность вида для данного района — 126 экз. на 100 кон.-сут. Болота являются станциями переживания этого вида в окрестностях Гаревки. Здесь в период депрессии 2011 г., когда полевки отсутствовали во всех других станциях, они ловились в небольшом количестве.

В горном районе заповедника темная полевка отмечена во всех местообитаниях. Однако, несмотря на то, что огромные площади здесь занимают травяные станции, размещение данного вида оказалось менее равномерным, чем в предыдущих двух районах. Наиболее оптимальные условия складываются на подгольцовых лугах, значение коэффициента верности данному биотопу равно +1,48. Средняя численность полевков на лугах (65,6 экз.) самая высокая среди биотопов заповедника. На них же зафиксирован и наиболее высокий показатель обилия — 154 экз. на 100 кон.-сут. (1989 г.). Доля вида в уловах мышевидных грызунов составила за все годы 50,5%. Темная полевка обычна и в разных типах горной тундры, но показатели численности в них ниже. Кроме того, численность вида в горной тундре по годам очень неустойчива. По отловам в давилки во второй половине лета на г. Кычилиз (Теплов, Теплова, 1947) высокие показатели обилия получены для березового криволесья (32 экз.) и горных тундр (22 экз. на 100 лов.-сут.).

Таблица 64

Биотопическое размещение темной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике
(по данным отлова канавками)

Район, биотоп	Среднее обилие (экз. на 100 кон.- сут.)	Индексы	
		F _{ij}	X
Равнинный район			
Ельник зеленомошный	7,0	-0,12	-0,27
Ельник долгомошный	6,2	-0,14	-0,39
Ельник травянистый пойменный	19,8	+0,08	+1,77
Сосняк зеленомошный	7,0	-0,05	-0,27
Сосняк лишайниковый	3,4	+0,19	-0,83
Предгорный район			
Ельник долгомошный плакорный	12,4	-0,05	-0,35
Ельник травянистый пойменный	19,2	+0,13	+0,60
Ельник зеленом.-папоротниковый	7,2	-0,07	-1,08
Луг	10,6	-0,03	-0,60
Болото травяно-моховое	25,0	+0,37	+1,41
Горный район			
Пихто-ельник папоротниковый	15,6	-0,42	-0,62
Березняк травяной подгольцовый	30,6	-0,10	-0,01
Луг подгольцовый	65,6	+0,33	+1,41
Тундра травяно-моховая	11,8	-0,31	-0,78

Размножение. В равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника зафиксированы случаи зимнего размножения темной полевки. 24–25 февраля 1988 г. в окрестностях пос. Якши были отловлены беременная самка весом 34,5 г с 5 эмбрионами и кормящая самка весом 42,2 г. Длина семенников у одного из самцов равнялась 9,4 мм, а их масса составляла 414 мг. Половозрелые зверьки встречались также в конце второй декады марта того же года в предгорном районе в окрестностях Гаревки. Из других регионов зимнее размножение этого вида известно в Фенноскандии, где неоднократно отмечалось разными авторами (Myllymaki, 1970, 1977a; Larsson et. al., 1973; Hansson, 1984; Kaikusalo, Tast, 1984).

В обычные годы размножение темной полевки в заповеднике начинается в конце апреля и начале мая. Однако сроки по годам варьируют и зависят от хода весны и уровня численности. Так, в равнинном районе в 1986 г. первая беременная самка была отмечена 30 апреля, в 1987 г. — 29 мая. При этом в майской выборке самок за разные годы (n = 12) только пять полевок были беременны (41,7%). Примерно в эти сроки или несколько раньше начинается размножение и в других равнинных регионах севера Европы (Myllymaki, 1977b; Vitala, 1977; Ивантер, Ивантер, 1986). На Северном Урале размножение начинается позже, чем на равнине. Первая беременная самка здесь отловлена 21 мая (1989 г.). Заканчивается репродуктивный период во всех районах в конце августа. Во второй половине этого месяца на равнине размножается еще 35,5% всех половозрелых самок, а в предгорьях — только 18,4%. Последняя самка с эмбрионами в равнинной части отмечена 30 августа.

Первые сеголетки зарегистрированы на равнине 10 июня (2010 г.). Однако, судя по дате первой поимки молодых животных, в некоторые годы они появляются здесь уже в конце мая. Для этого вида продолжительность беременности составляет 18 дней, а лактации — 14 дней (Breed, 1969; Гашев, 1977; Clarke, 1977; Myllymaki, 1977c). В предгорьях и горах сеголетки отмечены во второй половине июня. В 1989 г. они появились здесь 17 июня, а в 1991 г. — 25 июня. Зверьки первых генераций растут очень быстро, и значительная их часть участвует в размножении. В среднем за все годы доля половозрелых молодых животных ранних выводков составляет 80%. В Карелии это значение достигает 100% (Ивантер, Ивантер, 1986). Минимальный вес беременной самки равняется 16,6 г. Роль прибылых животных поздних выводков в репродукции незначительна. В равнинном и предгорном районах заповедника их удельный вес составляет, соответственно, 7,7 и 7,1%, а в горах в два раза выше — 15,5%. Во второй половине лета доля созревающих молодых животных значительно выше в горах (32,4%), чем на равнине (12,7%). При этом среди них преобладают размножающиеся самки, число которых в выборках по районам примерно равно (63,8–65,7%). В Центральной Финляндии созревает 28% самок и только 3% самцов (Pusenius, Viitala, 1993).

Размер выводка, как у перезимовавших самок, так и сеголеток в пределах Печоро-Ильчского заповедника существенно различается по ландшафтным районам (табл. 65). В равнинном районе он ниже и составляет $6,3 \pm 0,4$. При этом и максимальное число эмбрионов здесь равняется 9, тогда как в других районах оно выше. Средняя плодовитость темной полевки в равнинной части заповедника равна или незначительно отличается от аналогичных показателей в других равнинных северных районах. Например, в Карелии она составляет $5,7 \pm 0,1$ (Ивантер, Ивантер, 1986), в Вологодской области — 6,25 эмбрионов (Башенина, 1977). В тоже время плодовитость данного вида в равнинном районе заповедника выше, чем в регионах с более благоприятным климатом (юг и запад ареала), где она не превышает 5,2 эмбрионов (Breed, 1969; Башенина, 1977; Ergon et al., 2001; Helle et al., 2008; Vbambbl, Hall, 2009). Самая высокая величина выводка темной полевки среди ландшафтных районов заповедника отмечена в верхних поясах гор. На горе Яныппунер она составляет $7,1 \pm 0,2$ эмбрионов. Здесь же встречаются самки с 11 и 12 эмбрионами, отсутствующие на равнине. Интересно, что исследования В.Н. Большакова (1972) не выявили никаких различий в плодовитости между горными и равнинными популяциями вида на Урале. Им было показано только увеличение размера помета с юга на север. Для Северного Урала приводимое им значение средней плодовитости достигает 8,0 эмбрионов, тогда как для Среднего и Южного Урала не превышает 6,0 эмбрионов. Для Ильменского заповедника, расположенного на Южном Урале, Н.С. Гашев (1977) для темной полевки тоже приводит показатель в 6,2 эмбрионов. На Полярном Урале плодовитость самок перезимовавших полевок изменяется по годам от 6,7 до 10,5 детенышей на самку (Бердюгин и др., 2007). У сеголеток величина выводка по сравнению с перезимовавшими самками существенно ниже. Размер выводка у этой возрастной группы по ландшафтным районам несколько различается. При этом наблюдается та же тенденция, выявленная для взрослых самок. Взрослые самки за лето приносят 2–3 помета, сеголетки — 1–2.

Таблица 65

Вариации величины выводка у темной полевки
в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

Район	n	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов												M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Перезимовавшие														
Равнина	15	—	—	2	2	4	4	2	1	—	—	—	6,3 ± 0,4	
Предгорье	14	—	—	—	5	1	4	4	1	1	—	6,9 ± 0,4		
Горы	66	—	—	3	9	16	14	8	12	1	2	1	7,1 ± 0,2	
Сеголетки														
Равнина	16	—	1	9	2	4	—	—	—	—	—	4,6 ± 0,2		
Предгорье	46	2	5	7	16	7	7	2	—	—	—	5,1 ± 0,2		
Горы	106	2	6	28	28	30	6	5	1	—	—	5,1 ± 0,1		

Структура популяции. В мае популяция темной полевки во всех ландшафтных районах заповедника состоит в основном из перезимовавших животных (рис. 45). Сеголетки появляются в уловах в июне, а на следующий месяц они уже значительно преобладают в них. В августе доля взрослых полевок существенно уменьшается по сравнению с другими видами грызунов. Все это свидетельствует о быстрых темпах обновления популяции данного вида. Однако оно идет неравномерно в разных ландшафтных районах заповедника. Если на равнине и в предгорьях удельный вес перезимовавших животных в августе не превышает 2,3%, то в горах их доля остается еще довольно высокой — 19,5%. В результате возрастная структура популяции темной полевки в разных ландшафтных районах имеет определенную специфику (табл. 66). В Карелии, например, взрослые животные в конце лета составляют 8% (Ивантер, Ивантер, 1986), что значительно больше, чем в равнинной части заповедника.

По данным В.П. Теплова (1954), в Печоро-Илычском заповеднике среди взрослых темных полевок существенно преобладают самки (67,0%). Этот вывод сделан на основании анализа небольшой выборки (n = 51), хотя различия статистически значимы. По нашим материалам такое соотношение полов отмечено только в равнинном районе. В

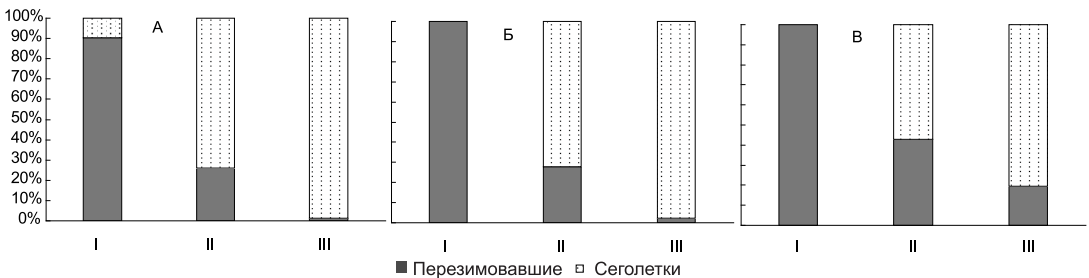


Рис. 45. Сезонная динамика возрастной структуры популяции темной полевки в Печоро-Илычском заповеднике (в %). Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. Периоды: I — май и первая половина июня, II — вторая половина июня и июль, III — август.

других районах явно преобладают самцы. Эти различия, по-видимому, объясняет тот факт, что выборка животных была собрана В.П. Тепловым в годы высокой численности полевок, когда зверьки хорошо ловятся в давилки. А в годы обилия удельный вес самок в популяции увеличивается. Так, в 1989 г. в предгорной тайге они составили в уловах 72%. Среди сеголеток в уловах во всех ландшафтных районах преобладают самцы (58,5%).

Таблица 66

Возрастная и половая структура популяции темной полевки в разных ландшафтных районах заповедника во вторую половину лета

Районы	Всего зверьков		Перезимовавшие			Сеголетки		
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	χ^2	n	из них самцы, %	χ^2
Равнина	472	2,5	12	41,7	0,33	460	58,3	12,56
Предгорье	1177	2,4	28	64,3	2,29	1149	56,1	17,30
Горы	819	19,1	191	69,6	29,45	628	56,7	11,24

Следует отметить, что в популяциях темной полевки в разных регионах исследователи отмечают преобладание разных половых групп. Так, в Карелии выявлено стойкое преобладание самцов в разных возрастных группах данного вида (Ивантер, Ивантер, 1986), а в Фенноскандии во многих популяциях доминируют самки (Mullymaki, 1977b; Stenseth, 1977; Pokki, 1981). По другим данным (Pusenius, Viitala, 1993) соотношение полов близко 1:1, но с середины лета в популяции начинают преобладать самки.

Динамика численности. Численность темной полевки подвержена значительным колебаниям по сравнению с другими видами мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника (рис. 46). В равнинном районе она изменяется по годам от 0 до

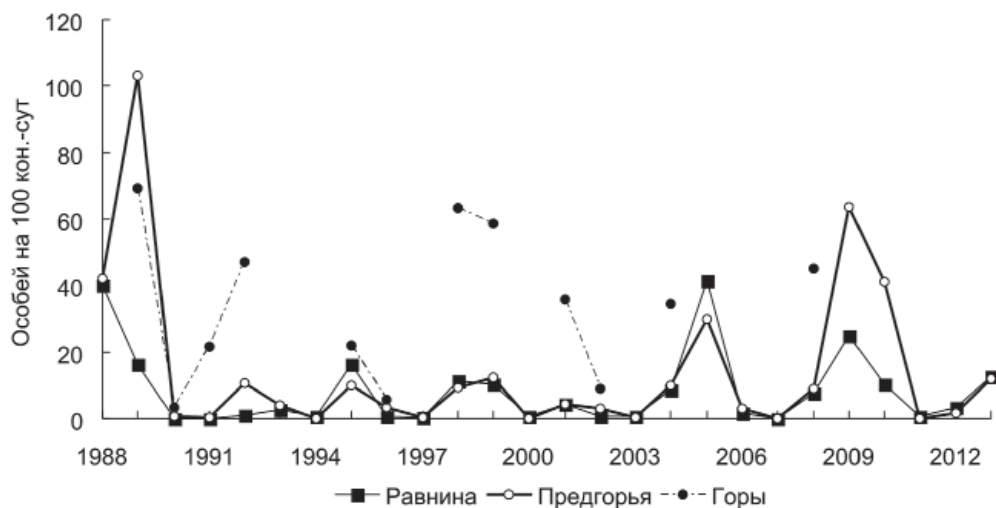


Рис. 46. Динамика численности темной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета в канавки).

41,5 экз., в предгорьях — от 0 до 103,0 экз., в горах — от 3,4 до 69,4 экз. на 100 кон.-сут. В годы депрессий темная полевка нередко отсутствует в уловах. За годы наблюдений в равнинном районе она не регистрировалась три года, в предгорном районе — четыре года. При этом уровень численности был самым высоким во втором районе. В многолетнем аспекте явно прослеживается некоторая закономерность в изменении обилия полевок. Высокая плотность грызунов наблюдалась во второй половине 80-х годов прошлого века. Помимо вспышки численности в 1988–89 гг., она регистрировалась давилками в 1984–1985 гг. В 1990-е и начале 2000-х гг. на равнине и в предгорьях плотность полевок была относительно низкой, а с 2004 г. вновь стала повышаться. Судя по всему, эти многолетние изменения не коснулись горной популяции вида.

Изменения численности темной полевки во всех районах Печоро-Илычского заповедника носят периодический характер. Подъемы обилия животных повторяются регулярно через определенное время. Спектральный анализ выявил периодическую составляющую в 3–4 года во всех районах (рис. 47). При помощи автокорреляционного анализа отмечен только полупериод в два года, означающий, что через каждые два года

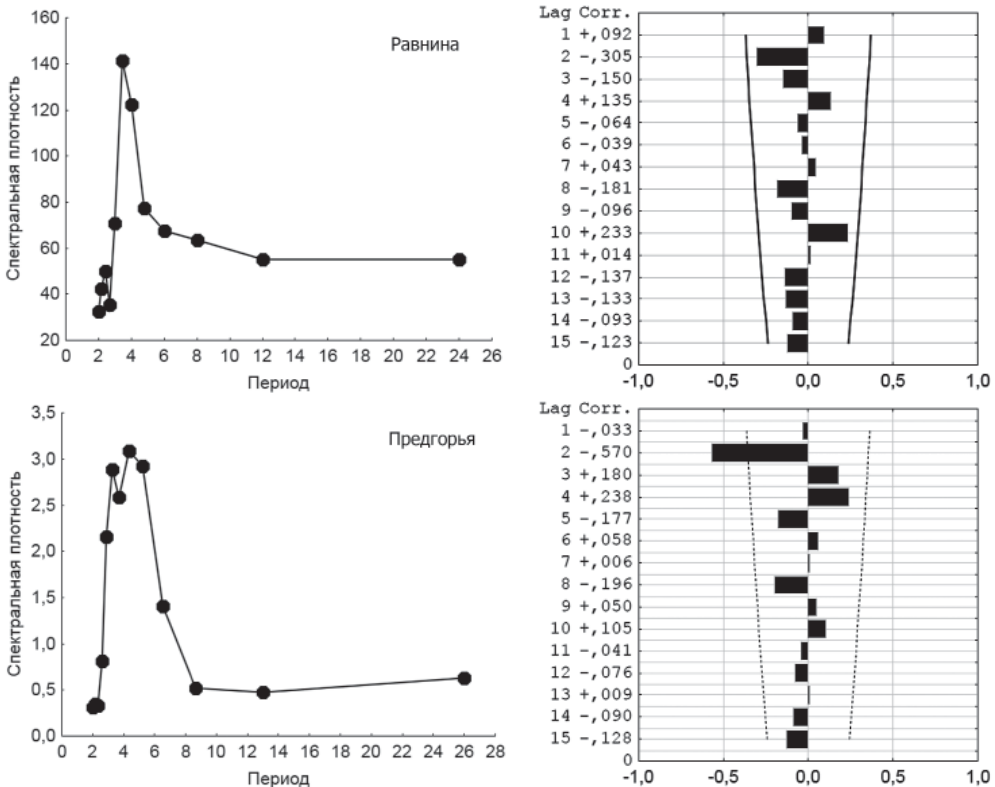


Рис. 47. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) темной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в канавки).

численность понижается, и значимый период в 10 лет. Регулярные изменения обилия этого вида — явление закономерное на севере Европы. Циклы численности длительностью в 3–4 года отмечены в Фенноскандии (Myllymäki, 1977a; Norrdahl, Korpimäki, 2002; Hörnfeldt, 2004; Korpimäki et al., 2005), на севере Англии (Lambin et al., 1998; Sherratt et al., 2000).

Численность темной полевки в разных ландшафтных районах меняется синхронно. Значение рангового коэффициента корреляции Спирмена между показателями обилия равнинного и предгорного районов равняется $+0,87$ ($t = 8,39$; $p < 0,001$), а между предгорным и горным районами — $+0,79$ ($t = 4,08$; $p = 0,002$). Тесная сопряженность в динамике численности темной полевки разных районов предполагает воздействие общих факторов. По мнению ряда исследователей, важнейший из них — погодные условия весны. В годы с ранней и теплой весной плотность полевков повышается, а в годы с поздней и холодной весной — резко снижается (Башенина, 1968; Heikuga, 1977; Ивантер, Ивантер, 1986). По нашим данным, погодные условия весны кардинальным образом не влияют на обилие темной полевки. Так, средняя температура мая в год мощного подъема численности в 1988–1989 гг. была ниже средней многолетней. В эти же годы был отмечен и наиболее высокий пик обилия полевки-экономки (1988 г.). Динамика численности темной полевки изменяется сходным образом с рыжей полевкой ($r = +0,79$; $p < 0,001$), что показано Э.В. Ивантером (1975) для Карелии.

Глава 4.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: МАСШТАБ ВЫБОРА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Распространение животных определяется с одной стороны их экологическими потребностями, а с другой — наличием определенных условий обитания. Последние включают в себя кормовые и защитные ресурсы, хищников и близкие виды, которые могут составить конкуренцию за корма. В значительной степени распределение и численность видов мелких млекопитающих зависит от количества, качества и доступности ресурсов (Rosenzweig, 1981; Morrison, 2001). Немалую роль при выборе мест обитания играют также исторические связи видов с определенными типами сообществ, в которых происходило их возникновение (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шварц и др., 1992; Holt, 2003), так как экологические характеристики, определяющие распространение видов в пространстве, являются консервативными в течение эволюционного времени (Peterson et al., 1999).

Условия обитания у разных видов значительно варьируют в пространстве. При этом часто одни факторы среды взаимодействуют в пространстве с другими в разных соотношениях, формируя у животных разные модели использования территории (Rosenzweig, 1991; Brown et al., 1995; Morris, 1996). Отражением этого взаимодействия является изменчивость обилия мелких млекопитающих в разных местообитаниях (Ивантер, 1975; Rosenzweig, 1981; Morris, 1984; Максимов, Ермаков, 1985; Wiens et al., 1993; Orrock et al., 2000; Coppeto et al., 2006). Оно показывает степень благоприятствования условий среды (Формозов, 1951; Ермаков, Максимов, 1985; Mazurkiewicz, 1994; Brown et al., 1995; Ивантер, Макаров, 2001; Mohammadi, 2010).

Изучение выбора места обитания животными является чрезвычайно важной задачей экологии (Levin, 1992). Это связано с тем, что выбор местообитаний занимает центральное место в понимании таких фундаментальных процессов, как популяционная динамика и метапопуляция, взаимодействия видов между собой, видообразование (Morris, 2003; Morris, MacEachern, 2010). Большой интерес к этой проблеме инициировал создание разных теорий выбора местообитания (Rosenzweig, 1981; Morris, 1989a, 2003). Несмотря на такую значимость, он остается еще плохо понимаемым экологическим процессом (Krebs, 2001). Это обусловлено целым рядом причин и, прежде всего, тем, что выбор местообитаний происходит на разных пространственных уровнях — региональном, ландшафтном, биотопическом и микростациональном (Johnson, 1980; Morris, 1987). Требования животных к условиям обитания на этих уровнях будут отличаться друг от друга, что позволяет говорить о разном масштабе выбора местообитаний (Wiens, 1989; Mayor et al., 2009; Fisher, 2010). Данное обстоятельство необходимо учитывать при анализе закономерностей пространственного распространения мелких млекопитающих (Morris, 2003; Wheatley et al., 2005; Mayor

et al., 2007). При этом следует отметить, что масштаб выбора может отличаться у разных видов и на разных трофических уровнях (Bowyer, Kie, 2006; Mayor et al., 2007). Механизмы выбора местообитаний животными на местном уровне довольно многочисленны и отражают, в том числе, и их поведенческие и демографические особенности (Хански, 2010).

Хотя термин «местообитание» и является одним из самых распространенных понятий в экологии, в то же время он остается весьма неоднозначным, допускающим разную интерпретацию и разный масштаб (McCoy, Bell, 1991; Morris, 2003; Озерский, 2011). Иллюстрацией тому является работа Хэлла с соавторами (Hall et al., 1997), в которой было проанализировано 50 наиболее известных публикаций за период с 1980 по 1994 г. на данную тематику. Оказалось, что в 82% этих работ в понятие местообитания вкладывался в той или иной степени различный смысл. Различия часто вызваны тем, что в одних случаях акцент делается на место вида в физическом пространстве, в других случаях — на определенный набор условий окружающей среды (Dennis et al., 2003), а в третьих в этот термин вкладывается более широкий смысл (Krausman, 1999). При этом такая неоднозначность нередко приводит к тому, что специалисты смежных наук часто не понимают друг друга (McDermid et al., 2005).

Нередко под местообитанием понимается территория разного размера — от небольшого участка до ландшафта. Часто для их обозначения используются разные термины — «макростообитание» и «микростообитание». При этом данные понятия соотносят с разным пространственным уровнем, что вносит дополнительную путаницу. Например, к макростообитаниям одни относят участки с однородной растительностью или типы леса (Morris, 1984; Coppeto et al., 2006), другие — ландшафты или целые регионы (Hall et al., 1997).

Более точным будет понятие местообитания как определенной территории с ее условиями и ресурсами, которая обеспечивает выживание и размножение организма или место, где он живет (Одум, 1975; Реймерс, 1990; Block, Brennan, 1993; Hall et al., 1997; Morrison, 2001; Хански, 2010). Близки к этому понятию термины «станция» и «биотоп». Так, К.М. Петров (2001) определяет станцию как «место, обладающее всеми условиями, необходимыми для жизни того или иного вида». Вместе с тем ранее этому термину придавали более ограниченный объем. По Н.П. Наумову (1955) станция — это часть местообитания, используемая лишь в определенный период или для какой-то цели (станции переживания и т.д.). Под биотопом же изначально понимали территорию, занятую определенным биоценозом или сообществом разных видов растений и животных (Беклемишев, 1969; Миркин, Розенберг, 1983; Реймерс, 1990; Хански, 2010). В таком контексте, понятие «биотоп» является синэкологическим, а понятие «местообитание» — аутэкологическим, о чем в свое время писал Г.А. Новиков (1949). Тем не менее, в отечественной литературе по отношению к наземным животным термины «станция» и «биотоп» используются часто как синонимы местообитания (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Это нашло широкое отражение и во многих современных сводках по мелким млекопитающим (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001; Громов, Поляков, 1977; Максимов, Ермаков, 1985; Шварц и др., 1992; Вольперт, Шадрин, 2002, и др.).

4.1. Понятие «биотоп» и биотопическое размещение видов

Чаще всего основным синонимом понятия «местообитание» является термин «биотоп». Во многих работах он ассоциируется с определенным типом растительных сообществ (Губарь, 1974; Ивантер, 1975; Southwood, 1977; Ревин, 1989; Шефтель, 1990; Шварц и др., 1992; Corkum, 1999; Sureda, Morrison, 1999; Bowman et al., 2001; Pulfer, 2007; Борякова и др., 2010, и др.). По данным Хэлла с соавторами (Hall et al., 1997), в 72% анализируемых ими работ разных авторов в основу выделения местообитаний был положен именно этот критерий. Роль растительности в распределении мелких млекопитающих значительна: именно она предоставляет кормовые ресурсы и защитные условия для животных. Кроме того, растительность часто отражает фундаментальные закономерности в структурно-функциональной организации природных систем на разном пространственном уровне, поэтому связь между распределением, численностью животных и растительными сообществами фиксируется во многих исследованиях.

Полученные противоречивые выводы в отношении данной связи вызваны зачастую тем, что исследователи оперируют разным объемом растительного сообщества. Например, в ряде работ по мелким грызунам было отмечено отсутствие сопряженности между их численностью с подробными геоботаническими выделами на уровне ассоциаций (Ковалевский и др., 1971; Mazurkiewicz, Rajska-Jurgiel, 1978; Тупикова, Комарова, 1979; Jensen 1982; Mazurkiewicz, 1994). Ю.П. Губарь (1974) на примере красной полевки северной тайги пришел к выводу, что численность этого вида не повторяет подробной геоботанической схемы, но лишь учитывает ее. Видимо, растительная ассоциация, имеющая часто незначительные размеры, не всегда отвечает потребностям настоящего местообитания для мелких млекопитающих. Об этом свидетельствует и тот факт, что индивидуальные участки, например, землероек часто занимают несколько растительных ассоциаций, и в этом случае зачастую невозможно говорить о связи вида с каким-либо типом биотопа (Ивантер, Макаров, 2001; Щипанов и др., 2001). Другие авторы признают, что подобная связь существует, но она носит сложный характер (Проскурина, 1986; Борякова и др., 2010).

Укрупнение местообитаний до определенного уровня приводит к тому, что такая связь становится более явной и четкой. На примере оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* в Калифорнии было показано, что макроместообитания (типы лесов по доминирующим видам пород) объясняли 93% изменчивости обилия данного вида, тогда как микроместообитания — только 43% (Coppeto et al., 2006). В результате классификации биотопов мышевидных грызунов Валдайской возвышенности по разным критериям — на основе подробного флористического состава напочвенного покрова (31 биотоп) и доминирования лесных пород на разных стадиях сукцессий (7 биотопов) — были выявлены разные варианты биотопического размещения животных (Шварц, 2004). В этой связи Е.А. Шварц (Шварц и др., 1992) писал, что выводы об отсутствии закономерной связи населения мелких млекопитающих с типологией растительных сообществ делаются в результате использования некорректных методик.

В отечественной литературе по мелким млекопитающим таежной зоны в качестве основных типов биотопов этой группы животных чаще всего принимают лесные выделы, соответствующие группам типов леса (Пучковский, 1969; Ивантер, 1975; Куприянова, 1978). Название биотопа определяется основными лесообразующими породами деревьев и типом напочвенного покрова. Такой биотоп занимает довольно большую

территорию, и при сильной мозаичности лесов в него входят несколько близких растительных ассоциаций. Подобный объем местообитания принят в основном и в нашей работе.

При этом все-таки следует помнить, что помимо растительности, являющейся важным компонентом местообитания, имеются и другие компоненты, порой играющие более важную роль в распределении видов (Krausman, 1999). В этом отношении интересна работа по биотопическому размещению красно-серой полевки в лесах Северной Швеции. В сходных биотопах в одном районе этот вид отсутствовал, в другом был многочисленным. Различия в численности в данном случае были обусловлены наличием каменных россыпей (Magnusson et al., 2013).

Каждый вид мелких млекопитающих населяет обычно разные местообитания, которые по своим кормовым и защитным условиям являются для него далеко не равноценными. Показателем качества среды биотопов может служить численность вида (Morris 1984, 1988; Jorgensen, Demarais, 1999; Bock, Jones, 2004): в благоприятных стациях она увеличивается, в неблагоприятных местообитаниях уменьшается. Для красной полевки на Европейском Севере оптимальными стациями являются зеленомошные хвойные леса, поэтому для этих биотопов характерны и самые высокие показатели обилия вида в данном регионе (Губарь, 1974; Губарь и др., 1976; Колоскова, 1976; Млекопитающие ..., 1994; Куприянова, Сивков, 2000). Для американской лесной полевки такими местообитаниями будут увлажненные лиственно-хвойные леса с кустарниковым покровом на возвышенных местах. Как только эти условия соблюдаются, численность полевки Гаппера увеличивается (Orrock et al., 2000). В данном случае предпочтение этого типа биотопов обусловлено физиологическими особенностями вида — его потребностями в воде и в определенном микроклимате (Getz, 1968). Таких примеров тесной связи видов мелких млекопитающих с теми или иными местообитаниями можно привести много.

Все биотопы по их качеству можно разделить на три группы — оптимальные, субоптимальные и пессимальные (Жигальский, 1989; Садыков, Бененсон, 1992). Животные, населяющие их, достоверно различаются по своим эколого-физиологическим характеристикам (Новиков, 2006; Кияшко, 2009). К оптимальным (наиболее благоприятным) биотопам относятся местообитания, способные обеспечить животных пищей в течение всего года. В пессимальных местообитаниях зверьки присутствуют в определенные сезоны года или в период увеличения численности вида. Подходы к их выделению базируются на одном или нескольких критериях. Нередко в качестве одного из них, — безусловно, важного — берется только численность животных и ее стабильность (Мичурина, 1987). Однако, как справедливо заметил Ю.С. Малышев (2001), под оптимальными стациями более обоснованно понимать такие местообитания, где наблюдаются не только высокие для данного района показатели численности вида, но и его постоянное заметное присутствие в периоды сезонной или межгодовой депрессий численности. Этим автором была обоснована и сама процедура выделения таких местообитаний. Очень близко к ним понятие «коренная стация», предложенное Е.А. Шварцем (1985). Это такой тип местообитаний, который характеризуется практически постоянным присутствием вида и в котором он выполняет характерную биогеоценотическую функцию. По мнению автора, понятие «коренная стация» носит типологический характер в отличие от понятия «стация переживания» Н.П. Наумова, носящего топологический характер. Коренные стаии большей частью представляют собой те биотопы, в которых проходило формирование вида, и поэтому отвечают самому смыслу, заложен-

ному в этом термине. Число таких местообитаний обычно ограничено. Так, коренными стациями красной полевки в европейской части являются ельники и сосняки зеленомошные, долгомошные. На краю ареала этого вида на Валдайской возвышенности к ним было отнесено 5 из 27 биотопов (Шварц и др., 1992).

Выделение коренных стаций видов животных (они и являются оптимальными местообитаниями) имеет большое практическое значение, так как дает возможность получить предварительную оценку характера распределения и численности видов (Малышев, Преловский, 2010). На их основании для американской лесной полевки построены модели пригодности биотопов (Allen, 1983; Douyon et al., 2000). Знание коренных стаций позволило построить комбинативную систему экологических ниш грызунов и землероек Валдайской возвышенности (Шварц, Замолодчиков, 1991), которая имеет прогностическое значение. На основании свободных потенциальных ниш удалось предсказать существование на Валдае европейской подземной полевки и возможную вероятность находок лесного лемминга (Шварц, 1985; Шварц и др., 1992).

Рассмотрим общие закономерности биотопического размещения разных видов мелких млекопитающих в Печоро-Ильчском заповеднике (рис. 48–50). Коренные местообитания (на рисунках они выделены темным цветом) выделялись на основе двух показателей — индекса обилия и коэффициента верности биотопу с учетом показателя биотопической приуроченности. Как правило, для этих биотопов была характерна высокая численность, значения коэффициента чаще превышали +0,50, а значения показателя биотопической приуроченности были положительными.

Обыкновенная бурозубка — фоновый вид мелких млекопитающих, населяет в заповеднике самые разнообразные местообитания, что подтверждает мнение о ней как одного из самых эвритопных видов землероек. Однако при этом она явно тяготеет к определенным местообитаниям. В равнинном районе ее коренными стациями являются ельники высокотравные (индекс обилия составил 44,8 экз. на 100 кон.-сут., а показатель верности биотопу — +1,33) и ельники зеленомошные (34,2 экз.; +0,68). На них приходится 66,8% всех отловленных землероек. В предгорном районе к ним относятся луга (84,8 экз.; +1,07) и ельники высокотравные (73,8 экз.; +0,34). В горах при высокой численности во многих местообитаниях она предпочитает луга подгольцовые.

Равнозубая бурозубка является типично мезофильным видом, очень требовательным к увлажнению и определенному микроклимату среды (Сергеев, 2007). Такие условия формируются под пологом темнохвойных высокотравных лесов, среди которых ельники высокотравные и представляют коренные местообитания данного вида. В предгорном районе в них поймано 72,9%, в равнинном районе — 87,4% всех особей. Эти биотопы имеют рыхлые и плодородные почвы, богатые беспозвоночными животными, в том числе и дождевыми червями, составляющими основу кормового рациона равнозубой бурозубки (Вольперт, Аверинский, 1983; Hanski, Kaikusalo, 1989).

Размещение по биотопам тундряной бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике довольно специфично. Она здесь избегает открытых местообитаний, в которых обычна на основной части ареала. Коренные стации вида — ельники высокотравные, а в горах березняки подгольцовые. В предгорном районе встречалась во всех биотопах, в которых проводили учеты канавками, но на ельники высокотравные (3,2 экз.; +1,47) пришлась половина всех уловов.

Средняя бурозубка считается одним из наиболее политопных видов (Юдин, 1962; Долгов, 1985). Она с успехом населяет как сухие, так и влажные местообитания. При

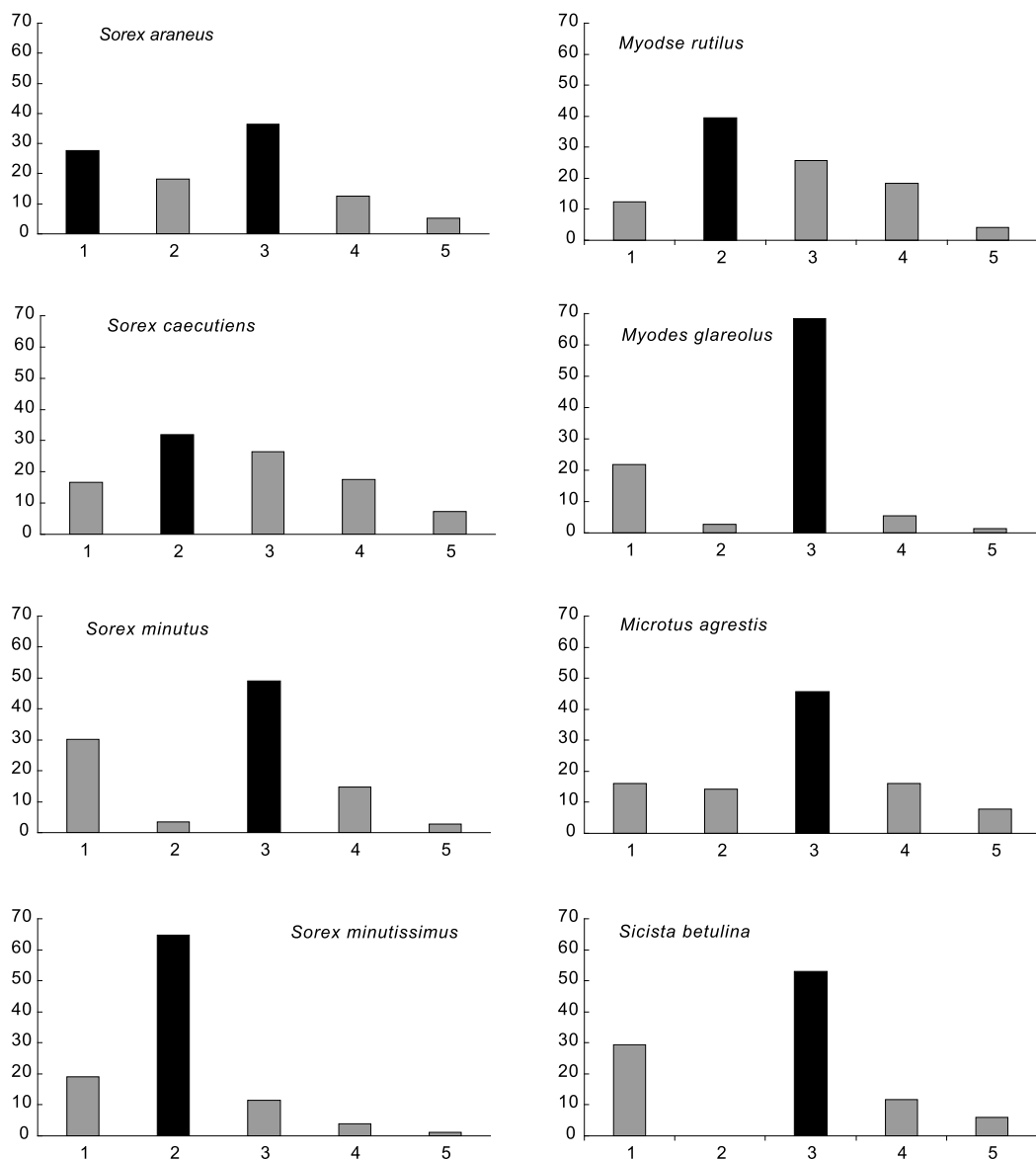


Рис. 48. Биотопическое размещение (доля вида в биотопе, %) мелких млекопитающих в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в канавки). Биотопы: 1 — ельник зеленомошный, 2 — ельник долгомошный, 3 — ельник высокотравный, 4 — сосняк зеленомошный, 5 — сосняк лишайниковый. Черным цветом выделены коренные биотопы.

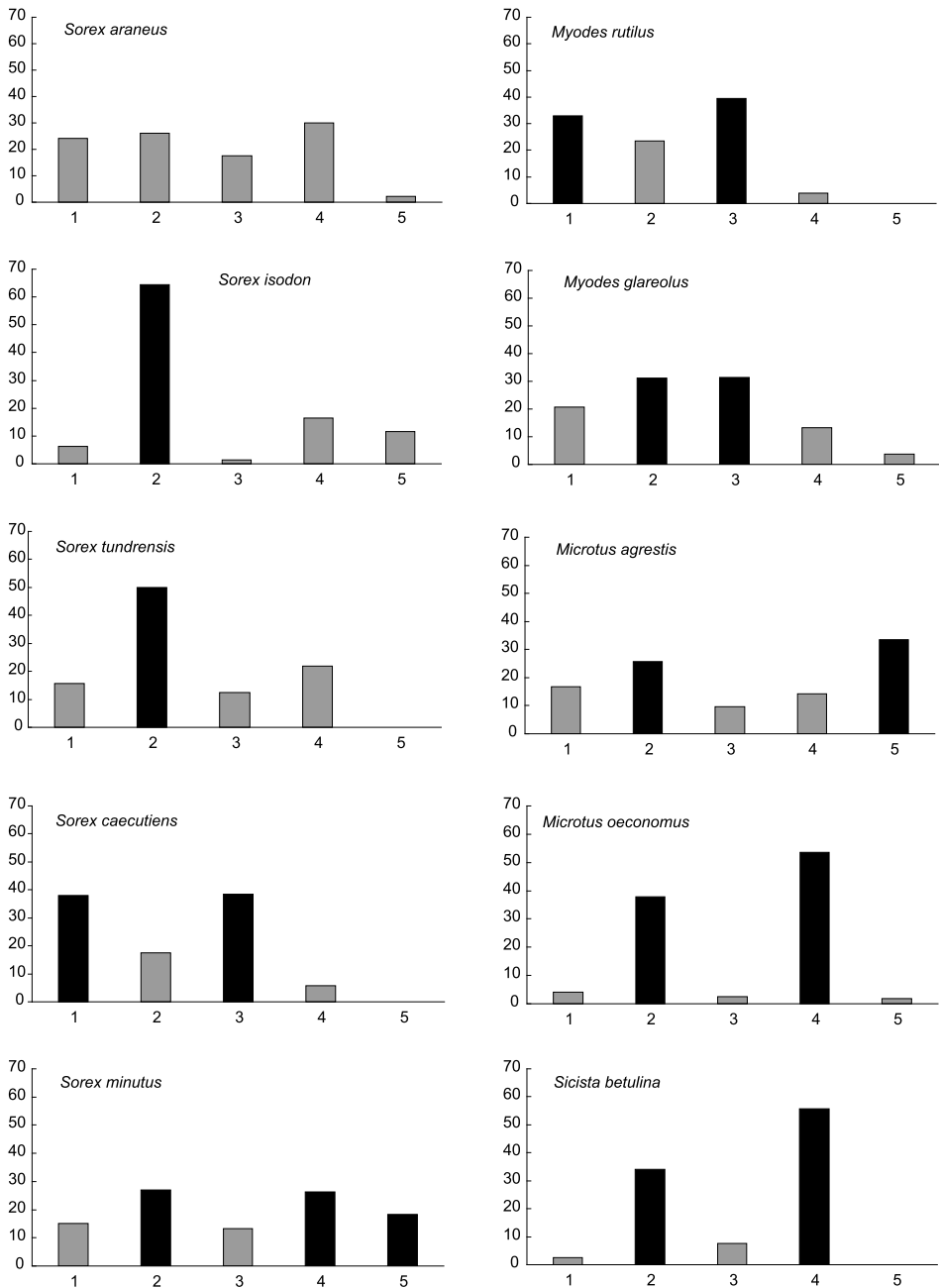


Рис. 49. Биотопическое размещение (доля вида в биотопе, %) мелких млекопитающих в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в канавки). Биотопы: 1 — ельник зеленомошный плакорный, 2 — ельник зеленомошно-папоротниковый, 3 — ельник травяной пойменный, 4 — луг разнотравный. Черным цветом выделены коренные биотопы.

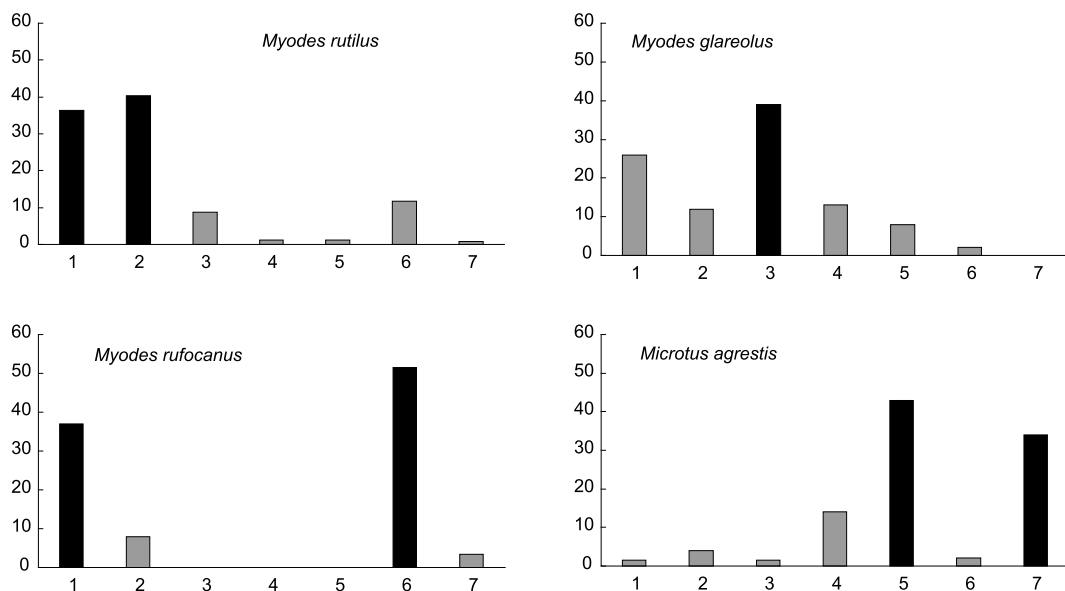


Рис. 50. Биотопическое размещение (доля вида в биотопе, %) мелких млекопитающих в горном районе Печоро-Ильчского заповедника (по данным отлова в давилки). Биотопы: 1 — ельник зеленомошный, 2 — пихто-ельник крупнопоротниковый, 3 — елово-березовый травяной лес, 4 — березняк подгольцовый травяной, 5 — луг подгольцовый, 6 — каменистые россыпи, 7 — тундра. Черным цветом выделены коренные биотопы.

этом спектр ее коренных местообитаний в разных регионах может значительно различаться (Ивантер, Макаров, 2001). Однако многие авторы отмечают ее тяготение к сообществам таежного типа (Строганов, 1957; Куприянова, 1978; Докучаев, 1990; Большаков и др., 1996; Вольперт, Шадрина, 2002 и др.). В Печоро-Ильчском заповеднике именно эти местообитания заселены наиболее обильно. На ельники долгомошные и зеленомошные приходится в предгорном районе до 76,6% всех сборов. В равнинной части заповедника к коренным станциям этого вида относятся и ельники высокотравные (29,8 экз.; +0,69), а в горах — пихто-ельники папоротниковые (31,0 экз.; +1,17).

Коренными биотопами малой бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике являются травяные леса и луга, а также прибрежные ельники зеленомошные. В них отловлено более 65% всех животных на равнине и в предгорьях. Крошечная бурозубка явно предпочитает равнинные долгомошные и зеленомошные ельники. В двух других районах редка, поэтому о биотопическом предпочтении говорить сложно. Обыкновенная кутора относится к стенотопным видам. Ее коренные станции — разные типы травяных прибрежных местообитаний.

Широко распространено мнение, что виды землероек-бурозубок мало различаются по своим биотопическим предпочтениям (Юдин, 1962; Долгов, 1985; Castián, Gosálbez, 1999; Rychlik, 2000; Ивантер, Макаров, 2001). В то же время в ряде исследований были показаны четкие различия между видами в выборе определенных местообитаний

(Spenser, Pettus, 1966; Aulak, 1970; Шефтель, 1985; Williams, 1991; Большаков и др., 1996; Churchfield et al., 1997). Для землероек Печоро-Илычского заповедника коренные станции совпадают у двух пар — у обыкновенной и малой бурозубок и средней и крошечной бурозубок. Первые два вида характерны для влажных и богатых травянистых местообитаний, вторые два вида — для зеленомошных лесов. Значительное сходство в стациальном распределении этих пар землероек отмечали и исследователи, работавшие на Европейском Севере и Урале (Куприянова, 1978а; Млекопитающие ..., 1994; Большаков и др., 1996).

Красная полевка считается таежным видом (Формозов, 1948; Ивантер, 1975; Емельянова, Кадетова, 2012) или индикатором крупных массивов хвойных лесов (Курхинен и др., 2006). Этот вывод подтверждают и данные по стациальному размещению вида в Печоро-Илычском заповеднике. Коренными биотопами красной полевки здесь являются ельники долгомошные и зеленомошные, а в горах, кроме того, и пихто-ельники крупнопоротниковые. На эти местообитания в горном районе приходится 80% всех уловов. Тесная связь рыжей полевки с неморальными формами растительности хорошо известна. Наиболее четко эта связь наблюдается в северных регионах. Например, шведскими исследователями отмечены значительные положительные корреляции между числом рыжих полевок и влажными лесами с большим покрытием травяного покрова (Olsson et al., 2005). Коренными станциями этого вида в заповеднике являются травяные ельники.

Красно-серая полевка наиболее обычна в каменистых россыпях. А в пределах горно-лесного пояса концентрируется в тех местах, где горные породы выходят на дневную поверхность. В горах в этих двух местообитаниях (из семи исследованных) поймано 80,9% всех животных.

Темная полевка предпочитает травяные ельники, травяные болота и подгольцовые луга. В предгорном районе на болота пришлось 33,6% всех добытых зверьков. Коренными местообитаниями полевки-экономки — гигрофильного вида — являются влажные станции, часто расположенные у рек — луга, ельники травяные пойменные. В этих двух биотопах в предгорном районе поймано 91,4% всех животных. Биотопическая приуроченность у лесного лемминга «замаскирована» сильной миграционной активностью. Однако все же значения показателя биотопической приуроченности вида были положительными для ельников долгомошных и зеленомошных, а также сосняков зеленомошных. К коренным станциям лесной мышовки относятся травяные местообитания — ельники пойменные, луга. В них поймано 89,7% особей этого вида.

Таким образом, среди мышевидных грызунов наиболее сильно отличаются от других видов в своих биотопических предпочтениях красная и красно-серая полевки. У остальных видов коренные местообитания совпадают. Наиболее близки в этом отношении полевка-экономка и лесная мышовка, у которых численность максимальна на лугах и в травяных лесах.

Расхождение видов по разным коренным станциям во многом продиктовано не только микроклиматическими условиями, но и кормовым фактором. Известна сильная положительная корреляция между численностью землероек и почвенных беспозвоночных (Юдин, 1962; Butterfield et al., 1981), значения которой составляют в разных регионах от 0,89 до 0,97 (Шварц и др., 1992; Ивантер, Макаров, 2001). При этом между крупными и мелкими видами бурозубок происходит дифференциация по размерам объектов питания (Сергеев, 1973; Шварц, Демин, 1986), так как для каждого вида существует

верхняя размерная граница в выборе жертв, определяемая энергетическими затратами и его физическими возможностями (Чернышев, Демин, 1992). Поэтому крупные виды землероек (обыкновенная и равнозубая бурозубки) заселяют наиболее богатые местообитания с рыхлыми почвами, а мелкие виды (средняя и крошечная бурозубки) — более бедные станции. В этом отношении чувствительная к определенному микроклимату и нехватке кормов (дождевых червей) равнозубая бурозубка становится многочисленной в узком диапазоне биотопов (Hanski, Kaikusalo, 1989).

Предпочтение разными видами определенных местообитаний облегчает их сосуществование (Schoener, 1974; Rosenzweig, 1981). Особенно четко оно выражено у видов, относящихся к одному биологическому типу. Например, у семенных видов — у красной и рыжей полевки, у зеленых видов — у темной полевки и полевки-экономки. Такая эколого-типологическая разобщенность коренных биотопов является одним из ведущих факторов сосуществования видов мелких млекопитающих (Шварц и др., 1992).

4.2. Влияние на распределение и численность мелких млекопитающих положения вида в ареале

Известно, что обилие вида и некоторые особенности его распределения по биотопам во многом зависят от положения популяции в ареале. В центре видовой ареала плотность популяции выше, чем на его периферии (Наумов, 1945; Ходашева, 1966; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Майр, 1974; Brown et al., 1996; Boone, Krohn, 2000; Morrison, 2002; Bahn et al., 2006; Ивантер, 2012). Это объясняется тем, что в центральной части распространения вида складываются оптимальные условия для его существования. Здесь наблюдается самая высокая насыщенность подходящими для животных биотопами. К периферии ареала среда обитания становится более экстремальной: увеличивается давление абиотических и биотических факторов, сокращается площадь пригодных для жизни местообитаний, поэтому распределение вида принимает мозаичный характер, а численность его существенно сокращается. Этой модели, например, соответствует распространение рыжей полевки в пределах ареала. По данным Э.В. Ивантера (Европейская рыжая полевка, 1981; Ивантер, 2008), относительная численность этого вида в России на северной периферии ареала составляет 1–5 экз. на восточной — 0,2–2,4 экз., а в центральной части — 7–30 экз. на 100 лов.-сут. На востоке в Томской области значения показателя обилия колеблются от 0 до 1,7 экз. на 100 лов.-сут. (Москвитина и др., 2000). В западной части ареала она доминирует среди грызунов в Центральной Европе (Mazurkiewicz, 1994), но становится редкой в Южной Европе (Torre, Arrizabalaga, 2008).

Отмеченную закономерность нередко возводят в ранг биогеографического правила (Hengeveld, Haeck, 1982). По словам других исследователей (Guo et al., 2005), она является общей чертой для всех видов. Однако следует отметить, что данная модель распространения видов нередко не находит поддержки (Fraser, 2000; Sexton et al., 2009). Американские исследователи (Sagarin, Gaines, 2002), проанализировав на этот предмет 145 публикаций, нашли, что только в 39% случаях гипотеза «изобильного» центра подтверждается эмпирическими данными. Правда, как отмечают сами авторы, эти исследования имели как пространственные (в основном территории Великобритании и США), так и таксономические ограничения (на нескольких группах животных). Тем

не менее, по их мнению, надо отказаться от старого шаблона во взглядах на распределение видов в ареале (Sagarin et al., 2006).

Среди мелких млекопитающих особенно сильно отклоняется от модели «изобильного» центра распределение красно-серой полевки. Высокая численность ее отмечена не только в центре ареала (Якутия), но и на ее восточной, южной и западной периферии — в Приморье, в Алтае-Саянской горной стране (Громов, Ербаева, 1995) и Фенноскандии (Kalela, 1957; Катаев, Бойко, 1995), где она является доминирующим видом среди мелких грызунов. Да и в центральных районах ее обилие сильно колеблется в пространстве (Млекопитающие Якутии, 1971; Попов, 1975; Ревин, 1989; Вольперт, Шадрина, 2002). Все это свидетельствует о том, что ведущим фактором в формировании численности в данном случае является не положение популяций в видовом ареале, а какие-то иные причины.

Как правило, в оптимуме своего ареала вид занимает большое число местообитаний, то есть является эвритопным, а на его периферии число пригодных для жизни биотопов резко сокращается и он становится здесь стенотопным видом (Наумов, 1948; Воронцов, 1961; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Brown et al., 1996). Например, красная полевка в центре своего ареала в Якутии заселяет практически все типы лесов и кустарниковых зарослей независимо от их дислокации (Млекопитающие Якутии, 1971; Ревин, 1989). На юго-западной окраине на Валдае ее популяции малочисленны и здесь она постоянно обитает только в плакорных зеленомошных ельниках (Шварц и др., 1992). Близкий вид — рыжая полевка — в центральных районах Европы встречается почти во всех биотопах (Европейская рыжая полевка, 1981; Pucek, 1983; Gurnell, 1985). На периферии ареала число местообитаний, которые она населяет, резко уменьшается и здесь ее распространение ограничивается в основном травяными (неморальными) стациями в поймах рек (Турьева, 1953; Кулик, Никитина, 1960; Щепотьев, Спицин, 1965; Губарь, 1976; Куприянова, 1987; Шварц, 1989; Дубровский и др., 2003). Так, на Северном Урале в заповеднике Денежкин Камень при незначительной численности вида (1,0–1,5 экз. на 100 лов.-сут.) рыжая полевка отмечена только в 5 из 17 исследованных местообитаний (Бердюгин и др., 2003), а на Среднем Урале в Висимском заповеднике при показателе 12–15 экз. на 100 лов.-сут. — во всех стациях (Бердюгин, 2011; Лукьянова, 2011). Таким образом, уровень численности и биотопическое распределение мелких млекопитающих взаимосвязаны между собой.

Известно, что на северном пределе распространения вида в качестве лимитирующих факторов выступают внешние условия среды, а на самом юге — биотические факторы (MacArthur, 1984; Kaufman, 1995). Поэтому в высоких широтах виды часто выбирают местообитания, с которыми они исторически связаны, так как в них они находят наиболее оптимальные условия для своего существования. Для красной полевки это будут зеленомошные лесные биотопы, а для рыжей полевки — травяные лесные стации (Шварц, 1989). В Западной Европе на южном краю ареала для рыжей полевки климат часто не играет существенной роли (Togre, Arrizabalaga, 2008). Одним из значимых факторов распространения данного вида здесь могут быть межвидовые отношения рыжей полевки с многочисленной лесной мышью (Fasola, Canova, 2000). Хотя следует отметить, что биотопическое размещение рыжей полевки в некоторых южных маргинальных популяциях все же ограничивается средовыми факторами (Лозан, 1971).

Рассмотрим особенности варьирования численности и биотопического распространения мелких млекопитающих в Печоро-Ильчском заповеднике в контексте положения

их видовых популяций в ареале. Из 17 видов землероек и мелких грызунов, обитающих здесь, территория заповедника является периферией только для пяти видов — тундряной и крошечной бурозубок, мыши-малютки, полевки Миддендорфа и рыжей полевки. Для остальных видов она, хотя и не является центром ареала, все же находится достаточно далеко от его края. Показатели численности периферийных популяций за исключением рыжей полевки и полевки Миддендорфа в заповеднике являются минимальными для ареала (рис. 51). Для тундряной бурозубки они составляют в среднем за все годы 1,8 экз., для крошечной бурозубки — 0,4 экз., для мыши-малютки — 0,1 экз. на 100 кон.-сут. Однако если для первых двух видов территория заповедника является периферией ареала, то для мыши-малютки это самый край. Северная граница ее проходит по предгорному району заповедника.

Полевка Миддендорфа была найдена в северной части Печоро-Ильчского заповедника только в последнее десятилетие (Бобрецов и др., 2012). Это самая южная точка находки этого вида на Урале. Несмотря на это, показатели его обилия здесь довольно высокие — в среднем за два года 2,6 экз. на 100 лов.-сут. На Приполярном Урале они составляют 1,4–1,6 экз. на 100 лов.-сут. (Бердюгин и др., 2007). В оптимальной части ареала в Субарктике полевка Миддендорфа является эвритопным видом, но в более южных районах ареала становится более стенотопной и встречается исключительно в осоково-сфагновых кочкарниковых болотах (Флеров, 1933; Шварц, Пястолова, 1971; Бердюгин и др., 2007). В Печоро-Ильчском заповеднике населяет только травяно-моховые тундры, совершенно избегая при этом больших массивов кочкарниковых болот, в которых доминирует полевка-экономка.

Численность рыжей полевки на Европейском Севере уменьшается с запада на восток, то есть в направлении периферии ареала (рис. 52). Эта закономерность отмечена уже давно (Колоскова, Губарь, 1975; Колоскова, 1981; Куприянова, Наумов, 1984), но

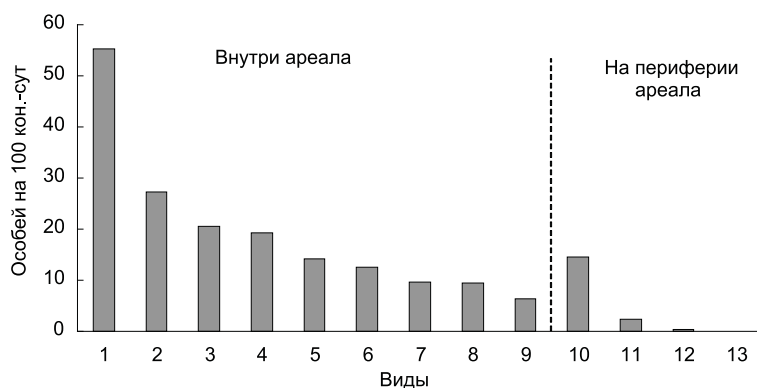


Рис. 51. Показатели средней численности разных видов мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника в зависимости от их положения в ареале. Виды: 1 — обыкновенная бурозубка, 2 — средняя бурозубка, 3 — красная полевка, 4 — темная полевка, 5 — лесной лемминг, 6 — равнозубая бурозубка, 7 — полевка-экономка, 8 — лесная мышовка, 9 — малая бурозубка, 10 — рыжая полевка, 11 — тундряная бурозубка, 12 — крошечная бурозубка, 13 — мышь-малютка.

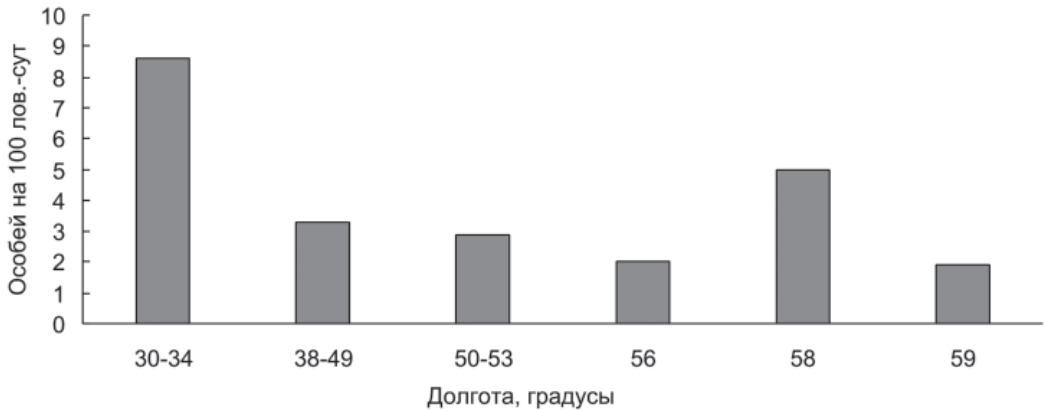


Рис. 52. Долготное изменение показателей обилия рыжей полевки с запада на восток (расчеты сделаны по табл. 35).

четко проявляется только в равнинной части региона. От Карелии до востока Республики Коми средние показатели обилия вида уменьшаются от 8,6 до 2,0 экз. на 100 лов.-сут. Однако в предгорьях Северного Урала они значительно увеличиваются и в целом для этого района составляют 5,0 экз. на 100 лов.-сут. В горах численность снова уменьшается до 1,9 экз. на 100 лов.-сут. Интересно, что всплеск обилия этого вида наблюдается на периферии ареала и вызван он резкой сменой ландшафтных условий.

Как уже было показано выше, на периферии ареала у отдельных видов меняются биотопические предпочтения. Это в большей мере характерно и для тундряной бурозубки Печоро-Ильчского заповедника. Многие исследователи (обзор дан в видовом очерке) отмечают явную привязанность ее в лесной зоне к открытым или полукрытым местообитаниям. В заповеднике такая избирательность в отношении открытых местообитаний у нее явно отсутствует. Более того, значения показателя степени биотопической приуроченности свидетельствуют о том, что этот вид на территории заповедника приурочен к лесным типам местообитаний.

4.3. Влияние ландшафтной неоднородности территории на распространение мелких млекопитающих и их численность

Популяции видов животных, имеющих обширные ареалы, как правило, находятся в разных ландшафтных условиях. Ландшафтная неоднородность территории оказывает сильное влияние на пространственное распределение мелких млекопитающих и на формирование их численности (Wiens et al., 1993; Bowers, Matter, 1997; Manning et al., 2004; Курхинен и др., 2006; Cushman et al., 2010). В данном контексте наиболее важными ландшафтными характеристиками являются состав и соотношение разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация (Barrett, Peles, 1999; Martin, McComb, 2002; Ecke, 2003; Tews, 2004; Борякова и др., 2010; Mohammadi, 2010). В зависимости от преобладания в ландшафте тех или иных биотопов условия существования для разных видов мелких млекопитающих будут складываться по-разному. В данном случае сама площадь терри-

тории, занятая коренными стадиями вида, может играть роль лимитирующего фактора (Шварц и др., 1992). В этом отношении число благоприятных стадий может быть самым важным аспектом ландшафтной структуры для прогнозирования распространения животных (Corkum, 1999). Это подтверждают и данные В.Л. Адамовича (1980) о связи обилия водяной полевки с емкостью угодий. Емкость угодий в данном случае выражалась в пространственном сочетании осоковых кочкарников и густоты гидрографической сети с общей площадью территории. Значения этого показателя сильно различались в разных ландшафтных районах и коррелировали с обилием животных.

В данном случае ландшафты можно рассматривать как «глобальные переменные», которые дают информацию о численности видов (Delattre et al., 1996). Это положение подтверждают данные М.А. Трушковой (2011), полученные на мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья. Дисперсионный анализ показал, что численность видов в этом регионе определяется фактором «приуроченность к разным ландшафтным районам» и совместным действием факторов «приуроченность к разным ландшафтным районам и биотопам». Сила влияния первого фактора составила 43%, а второго — 59%. При этом действие фактора «приуроченность к биотопам» хотя и играло определенную роль в формировании численности, но его значения не достигали порога достоверности.

Отклонение от модели «изобильного» центра у красно-серой полевки обусловлено приуроченностью этого вида к горным ландшафтам. В европейской части ареала она является петрофильным видом, поэтому именно в горах создаются наиболее оптимальные условия для ее обитания, соответственно, увеличивается и численность животных. На западной периферии ареала в горах Фенноскандии этот вид многочислен и населяет разнообразные стадии. Здесь же в равнинных районах ее численность значительно снижается (Hornfeldt et al., 2006), а основными местообитаниями становятся относительно сухие сосновые леса с черникой и валунами (Ecke et al., 2006). Пространственные вариации в обилии вида объясняются в этом случае ландшафтной неоднородностью территории (Christensen et al., 2008).

Значительные различия в ландшафтном распределении и численности землероек-бурозубок и полевок отмечены в Центральной Якутии (Вольперт, Шадрина, 2002). Здесь на стационаре «Лепписке» в равнинно-таежном ландшафте отмечено шесть видов, а в горах — только три вида. При этом обилие массовых видов (средняя и тундряная бурозубки) уменьшалось от равнины к горам. Полевка-экономка была здесь наиболее многочисленной в пойменном ландшафте, в равнинно-таежном ее обилие уменьшалось, а в горно-таежном ландшафте она исчезала. В горах юга Средней Сибири каждому сектору увлажнения присуща определенная структура растительного покрова, которая обуславливает здесь пространственные вариации в обилии мелких млекопитающих (Виноградов и др., 2011). На избыточно-увлажненных территориях, занятыми черными лесами, многочисленны полевка-экономка и красная полевка. Во влажном секторе, где преобладает темнохвойная зеленомошно-вейниковая тайга, отмечены самые высокие показатели численности красной полевки. В умеренно-влажных районах, где широко распространены светлохвойно-лиственные леса с развитым кустарниковым и травянистым ярусами, доминирует красно-серая полевка и темная полевка. При этом обилие красной полевки и полевки-экономки значительно уменьшается.

Высокая численность американской лесной полевки в Северной Америке связана с определенным типом ландшафтов — умеренно увлажненными возвышенностями, покрытыми хвойными лесами с густым кустарниковым покровом (Orrock et al., 2000).

В Южной Якутии полевка-экономка широко встречается по всей территории Олекмо-Чарского нагорья, но на Чародском плоскогорье, где травянистые местообитания занимают незначительную площадь, она становится редким видом (Ревин, 1975). В северной тайге Архангельской области в Пинежском заповеднике в условиях развития карста средняя численность красной полевки составляет 11,4 экз. (Куприянова, Сивков, 2000; расчеты наши), а на Онежском полуострове на заболоченной моренной равнине — всего лишь 4,7 экз. на 100 лов.-сут. (Губарь, 1976).

Таких примеров, иллюстрирующих тесную связь обилия мелких млекопитающих со структурой биотопов той или иной территории, в литературе много. Помимо различий в уровне численности, нередко в разных ландшафтах (на уровне физико-географической провинции и выше) популяции одного вида различаются по своим биотопическим предпочтениям (Boone, Krohn, 2000; Morris, 2003), что демонстрирует пластичность вида в выборе местообитаний в разной среде обитания. Данная особенность характерна для широко распространенных видов.

Ярким примером в этом отношении является водяная полевка, населяющая разные местообитания в равнинных и горных ландшафтах. Биотопическое размещение и экология ее в зависимости от типа ландшафтов так сильно меняются, что был выделен особый тип популяций — ландшафтные (Пантелеев, 1968). На равнине выделены пойменные, болотно-луговые и озерно-займищные типы популяций, в горах — предгорно-ручьевые и субальпийские луговые. Последний тип описан для Северного Кавказа, Карпат и Алтая.

Полевка Гаппера в западной части ареала ограничена в своем распределении в основном старовозрастными хвойными лесами с моховым покровом и кустарничками, а в лиственных травяных лесах отсутствует (Merritt, 1981; Nordyke, Buskirk, 1988; Pearson, 1994). Такое биотопическое размещение вида обусловлено различиями в обилии грибов (прежде всего трюфелей) в данных местообитаниях (Allen, 1983). Трюфели являются основным кормом полевок в этом регионе на протяжении большей части года (Maser, Maser, 1988; Johnson, 1996), но произрастают они неравномерно. Их больше всего в хвойных лесах, тогда как в лиственных лесах они встречаются значительно реже. В восточной части, где в рацион животных входит широкий ассортимент кормов — зелень, семена, ягоды и в меньшей степени грибы (их здесь мало), лесные полевки встречаются в большом количестве и в лиственных лесах (Otrock, Pagels, 2002). В данном случае на выбор биотопов полевки Гаппера в разных регионах повлияли различия в питании и наличие в тех или иных местообитаниях определенных кормовых ресурсов.

Основными станциями обитания равнозубой бурозубки на большей части Европейского Севера являются высокотравные ельники в долинах рек (Куприянова, 1990; Поздняков, 1997; Куприянова, Сивков, 2000). Однако на Онежском полуострове она отлавливается чаще на лугах и в ельниках кисличных (Пучковский, 1969а). Возможно, это связано с тем, что ельники высокотравные занимают здесь очень небольшие площади. Разнообразие занимаемых этим видом местообитаний растет в восточном направлении (Пучковский, 2000). Например, в южной тайге Приобья и Прииртышья максимальные показатели его обилия отмечены в темных хвойных лесах, расположенных на надпойменных террасах рек и в междуречье. При этом в поймах рек равнозубая бурозубка отсутствует (Равкин, Лукьянова, 1976).

Территория Печоро-Ильчского заповедника является хорошим полигоном для оценки влияния ландшафтов на формирование численности видов и особенности их биотопического размещения. Здесь на протяжении 120 км с запада на восток сменяют

друг друга три ландшафтных района — равнинный, предгорный и горный. Показатели обилия большинства видов существенно различаются по районам (рис. 53). Отмечено три варианта изменения численности землероек и грызунов в ландшафтном градиенте (Бобрецов и др., 2005). Первую наиболее многочисленную группу составляют виды, обилие которых увеличивается от равнины к горам. К ней относятся три вида бурозубок — обыкновенная, равнозубая и тундрная, а также темная и водяная полевки, лесная мышовка, кутора и крот. Вторую группу составляют виды, численность которых максимальна в предгорном районе заповедника и уменьшается в горах и особенно на равнине. Ее составляют четыре вида — средняя бурозубка, красная и рыжая полевки и лесной лемминг. И третья группа, состоящая всего из двух видов (малой и крошечной бурозубок), характеризуется незначительным варьированием численности по территории заповедника. Несколько обособлена полевка-экономка, редкая на равнине и обычная в предгорьях и горах. Такое ландшафтное распределение во многом определяется соотношением разных типов местообитаний в этих районах, с которыми тесно связаны те или иные виды мелких млекопитающих.

Коренными биотопами представителей первой группы животных являются лесные и открытые травяные станции. Их площадь возрастает от равнины к горам, следовательно, в том же направлении увеличивается экологическая емкость местообитаний и как следствие этого повышается численность видов. В равнинном районе коренные станции занимают около 8% территории, в предгорном районе — 18,6%, а в горах — до 30%. В последнем случае, если исключить каменистые россыпи и горные тундры, их доля увеличивается до 38%. Численность фонового вида обыкновенной бурозубки на равнине составляет всего лишь 27,6 экз. на 100 кон.-сут. и по этому показателю мало отличается от других равнинных районов Европейского Севера. В предгорном районе обилие животных возрастает до 65,4 экз., а в горах средний уровень численности вида составляет уже 72,7 экз. на 100 кон.-сут. Наиболее значительные изменения обилия в ландшафтном градиенте отмечены у равнозубой бурозубки. В равнинном районе это редкий вид (0,2 экз. на 100 кон.-сут.). Здесь даже в самых богатых травяных ельниках в пойме Печоры максимальная численность составляет лишь 6,7 экз. на 100 кон.-сут. В предгорьях средний показатель учета увеличивается до 9,6 экз., а в горах достигает максимальных значений — 28,0 экз. на 100 кон.-сут. Обилие вида в горном районе по сравнению с равниной увеличивается в 140 раз, а у обыкновенной бурозубки — только в 2,6 раза. Как уже было отмечено, этот вид очень чувствителен к влажности и кормовым ресурсам. Эти два условия наиболее полно реализуются в горных травяных лесах и в местообитаниях подгольцового пояса. Например, численность дождевых червей, одного из важных компонентов пищевого рациона равнозубой бурозубки, максимальна именно в этих биотопах. Здесь на 1 м² почвы и подстилки обитает до 83 экз. (Смирнова и др., 2003; Шашков, Камаев, 2010), тогда как в равнинных лесах — от 0,2 до 1,8 экз. в сосняках и от 13,5 до 30,8 экз. в ельниках (Крылова и др., 2011).

Дождевые черви являются основным кормом и европейского крота. Они составляют в рационе вида в Печоро-Илычском заповеднике 96% (Бобрецов и др., 2004). Поэтому его приуроченность к местообитаниям с богатыми запасами дождевых червей очевидна. Несмотря на то, что кроты случайно попадают в ловчие канавки, их уловистость в них может служить косвенным показателем обилия данного вида. Показатель учета крота в равнинном районе составляет 0,3 экз., в предгорном — 1,3 экз., а в горах — 5,9 экз. на 100 кон.-сут.

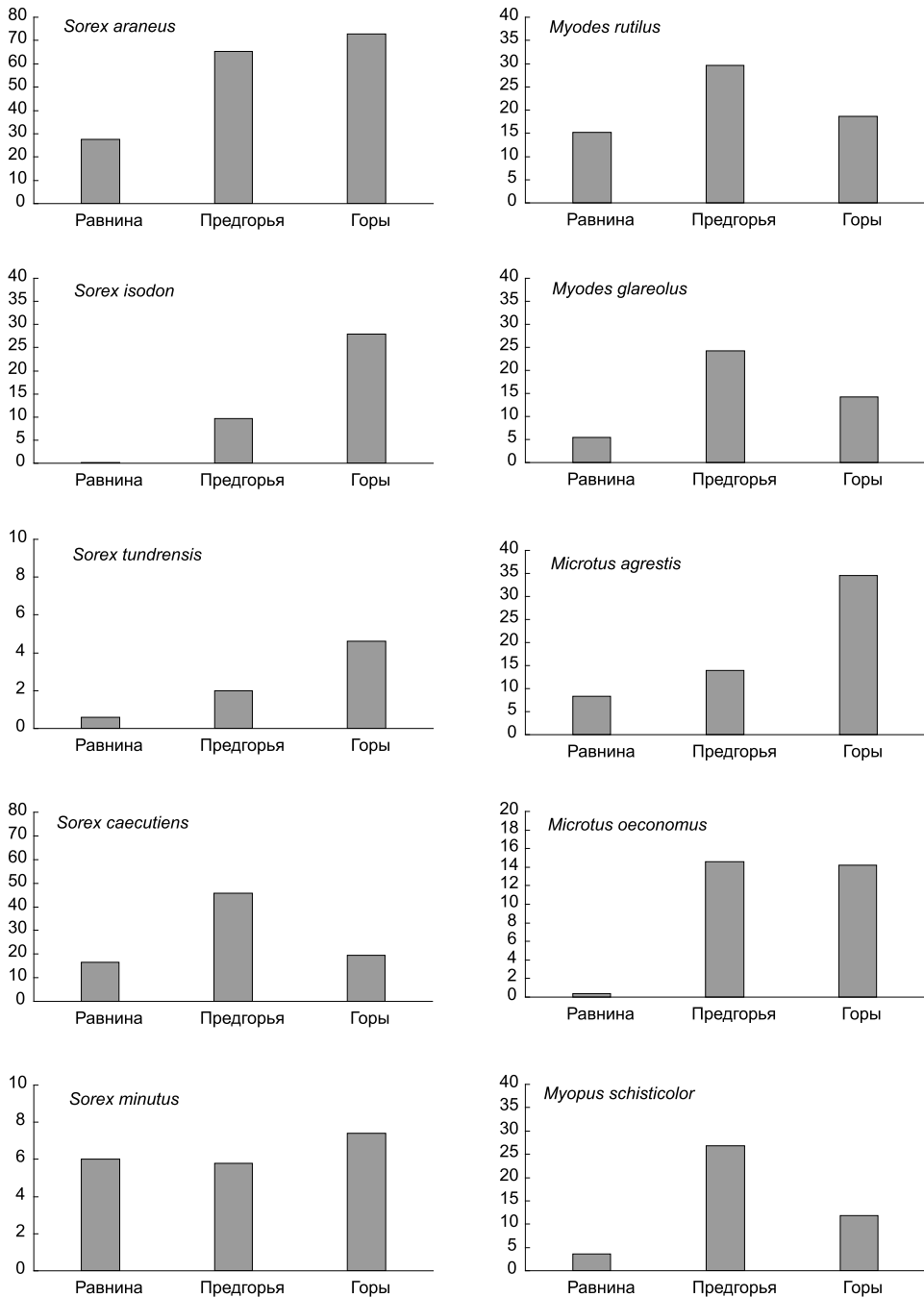


Рис. 53. Численность (экз. на 100 кон.-сут.) мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

Темная полевка — типичный зеленоядный вид. Поэтому увеличение фитомассы обычно всегда благоприятно сказывается на численности этого вида (Курхинен и др., 2006). Несмотря на то, что она заселяет самые разнообразные лесные и открытые местообитания, ее коренные станции связаны с травяными сообществами. Средняя численность данного вида в горах в 4 раза выше аналогичного показателя на равнине. В равнинном районе она достигает 8,4 экз., в предгорном районе — 15,0 экз., в горах — 34,6 экз. на 100 кон.-сут.

Ландшафтные особенности районов во многом оказали влияние на формирование обилия в них водяной полевки. Равнинные и предгорные популяции, относящиеся к пойменному типу, очень малочисленны. Средняя их численность не превышает 0,2 экз. на 100 кон.-сут., что обусловлено небольшим количеством стариц и крайне бедной водной растительностью. В районе животных этих территорий преобладают осоки и другие водные растения (Бобрецов и др., 2004), поэтому естественная емкость местообитаний ограничивает их численность. Полевки, обитающие в горах западного макросклона Северного Урала, населяют разнообразные станции. К тому же здесь очень развита сеть небольших ручьев и ключей. Диета горных животных состоит уже из луговых трав, запасы которых огромные. В результате численность вида увеличивается здесь до 14,2 экз. на 100 кон.-сут.

Изменением в соотношении площади коренных станций можно объяснить также и вариации в обилии трех из четырех видов второй группы (средней бурозубки, красной полевки и лесного лемминга) в ландшафтном градиенте. Эти виды предпочитают местообитания таежного типа — ельники зеленомошные и долгомошные. Их площадь на равнине составляет всего 3,0%, в предгорьях — 56,6%, горах — 23,0%. Это хорошо согласуется со средними показателями численности видов. Максимальное обилие животных отмечено в предгорном районе заповедника, где коренные станции занимают больше половины всей территории. У красной полевки показатель учета будет следующим: равнина — 13,4 экз., предгорья — 29,6 экз., горы — 18,6 экз. на 100 кон.-сут., у средней бурозубки, соответственно, 16,5, 45,7 и 19,6 экз. на 100 кон.-сут., у лесного лемминга — 3,6, 26,8 и 11,8 экз. на 100 кон.-сут. В равнинном районе лесной лемминг регистрируется в уловах далеко не каждый год.

Особое место в этой группе занимает рыжая полевка — вид неморальных растительных сообществ. У нее численность изменяется вдоль ландшафтного градиента, как и у таежных видов, а не как у представителей первой группы, хотя она и близка к ним по выбору коренных биотопов. На равнине индекс обилия ее составляет 5,4 экз., в предгорном районе — 24,2 экз., а в горном районе — 14,2 экз. на 100 кон.-сут. Возможно, такие изменения обусловлены в какой-то мере историей заселения видом данных территорий. Ранее В.П. и Е.Н. Тепловы (1947) отмечали, что рыжая полевка в Печоро-Ильчском заповеднике проникает высоко в горы только по поймам рек и встречается в небольшом количестве в подгольцовом поясе. А вот в темнохвойных лесах по склонам гор, как правило, не встречается. В настоящее время она заселила и эти местообитания, но остается здесь малочисленным видом. Следует также отметить, что именно по горам проходит восточная граница ареала рыжей полевки в этой части ареала.

У полевки-экономки численность в предгорном и горном районах практически одинакова (14,2–14,6 экз.), а на равнине низкая (0,4 экз. на 100 кон.-сут.). Коренные станции этого вида луга и травяные леса. Но в травяных лесах полевка-экономка селится в более влажных участках. Например, в подгольцовом поясе она занимает нижнюю более влажную часть с высоким травостоем, тогда как верхнюю часть (более сухую) под-

пояса занимает темная полевка. В связи с этим площадь оптимальных станций в горах сокращается, и показатели обилия в обоих районах выравниваются.

Численность малой и крошечной бурозубок мало отличается по ландшафтным районам. Если учесть тот факт, что число, соответственно, и площадь коренных станций в предгорном районе у обоих видов увеличивается, а обилие нет, то данный факт объяснить сложно. Финские исследователи полагают, что выбор среды обитания у крупных и мелких (малая и крошечная бурозубки) видов частично основан на разных факторах, связанных с различиями в микроместообитаниях, а также в способах и характере питания (Hanski, Kaikusalo, 1989).

Приведенный выше анализ обилия мелких млекопитающих по разным ландшафтным районам Печоро-Илычского заповедника показал, что между равнинными и горными ландшафтами существуют значительные различия по этому показателю. Для выяснения масштаба этих различий были проанализированы данные по численности мелких млекопитающих на большом широтном отрезке от Фенноскандии до Западной Сибири (табл. 67). Несмотря на некоторые эффекты в варьировании обилия, связанные у части видов с их периферийным положением, удалось выявить несколько пространственных закономерностей. Во-первых, наиболее резкие изменения в численности многих видов наблюдаются между физико-географическими странами. Во-вторых, различия в варьировании обилия животных между провинциями внутри одной физико-географической страны (точнее, какой-то ее части) имеют свои особенности и зависят во многом от соотношения тех или иных биотопов и их размеров.

Таблица 67

Численность мелких млекопитающих (экз. на 100 кон.-сут.) в ландшафтах разного ранга

Вид	Физико-географические страны и провинции							
	I	II			III			IV
	1	2	3	4	5	6	7	8
Обыкновенная бурозубка	15,0	26,0	21,4	27,6	65,4	72,7	28,5	16,1
Равнозубая бурозубка	0,05	0,6	2,4	0,2	6,5	28,0	4,6	0,8
Средняя бурозубка	4,5	12,4	15,9	16,5	45,7	19,6	15,3	18,1
Обыкновенный крот	-	0,2	0,06	0,6	2,6	11,8	0,01	0,3
Красная полевка	0,16	2,2	4,7	13,4	29,6	18,6	6,1	13,5
Рыжая полевка	5,8	5,4	4,4	5,4	24,2	14,2	1,6	0
Темная полевка	1,2	2,2	12,1	8,4	15,0	34,6	0,8	2,2
Полевка-экономка	0,2	0,4	5,8	0,4	14,6	14,2	0,2	2,8
Лесной лемминг	0,4	0,2	0,8	3,6	26,8	11,8	1,2	3,4
Водяная полевка	0,1	0,4	0,4	0	0,2	14,2	0,04	1,6
Лесная мышовка	2,4	2,0	2,6	1,1	7,2	20,1	3,2	2,0

I — Фенноскандия: 1 — Южная Карелия (Ивантер, Ивантер, 1983); II — Русская равнина: 2 — юг Архангельской области (Куприянова, Наумов, 1983), 3 — юг Республики Коми (Куприянова, Недосекина, 1986; Бобрецов и др., 2008), 4 — юго-восток Республики Коми (собств. данные); III — Уральская горная страна (Северный Урал): 5 — предгорья Северного Урала (собств. данные), 6 — западный макросклон Урала (собств. данные), 7 — восточный макросклон Урала (Бобрецов, Симакин, 2013); IV — Западная Сибирь: 8 — Северное Зауралье (Рамазанова, 1984).

Проиллюстрируем эти закономерности некоторыми примерами. Численность обыкновенной бурозубки в Фенноскандии не превышает 20 экз., в пределах севера Русской равнины колеблется от 20 до 30 экз. на 100 кон.-сут. В Уральской горной стране эти показатели достигают максимальных значений (65,4–72,7 экз.) и затем снова падают в Западной Сибири. Обилие равнозубой бурозубки в Фенноскандии менее 0,1 экз. В разных провинциях севера Русской равнины эти показатели варьируют от 0,2 до 2,4 экз. В горных ландшафтах Северного Урала они колеблются от 6,5 до 28 экз., а в Западной Сибири снова уменьшаются до уровня численности, отмеченной для равнинных провинций. Такие изменения с некоторыми незначительными отклонениями характерны для целого ряда видов мелких млекопитающих. И вызваны они резкой сменой биотопов при переходе от одной физико-географической страны к другой. При этом меняются не только типы биотопов, но и их структурные особенности. Так, почти абсолютное господство в таежных лесах Европейского Севера зеленомошных и долгомошных типов леса, сменяется на западных склонах Северного Урала высокотравными типами, которые характеризуются максимальным структурным и видовым разнообразием (Смирнова и др., 2007).

Провинциальные различия в обилии видов в пределах равнинных ландшафтов выражены незначительно, что определяется пространственной гомогенностью лесного покрова. У средней бурозубки на севере Русской равнины эти показатели колебались от 12,4 до 16,5 экз., у рыжей полевки — от 4,4 до 5,4 экз. на 100 кон.-сут. В пределах Уральской горной страны отмечены уже более значительные различия между численностью видов западного и восточного макросклонов Северного Урала (Бобрецов, Симакин, 2013). Они обусловлены различиями в структуре растительного покрова. На западных склонах огромные площади занимают травяные леса, хорошо выражен подгольцовый пояс и развиты мохово-травяные тундры. На восточных склонах преобладают зеленомошные типы лесов, подгольцовый пояс практически не выражен, а тундры представлены сухими типами и занимают небольшие площади. Как следствие этого, численность многих видов землероек и полевок на западном макросклоне значительно выше, чем на восточных склонах. Так, показатели обилия обыкновенной бурозубки в первом случае составляют 72,7 экз., во втором — 28,5 экз., а красной полевки, соответственно, 18,6 и 6,1 экз. на 100 кон.-сут. Редкие на равнине виды — равнозубая бурозубка, лесная мышовка, водяная полевка, обыкновенный крот — на западных склонах являются уже обычными и даже многочисленными видами, но на восточных склонах их обилие снова резко падает. Например, равнозубая бурозубка на западе Северного Урала входит в число доминирующих видов (25,2 экз.), а на востоке ее численность уменьшается до 6,5 экз. на 100 кон.-сут. Еще более выраженные различия наблюдаются у темной полевки, показатели обилия которой на западных склонах достигают 31,1 экз., а на восточных — только 1,1 экз. на 100 кон.-сут.

Ландшафтная неоднородность среды оказывает влияние не только на уровень численности, но и на выбор животными коренных биотопов. Во многом это связано с наличием тех или иных стадий в регионе. При их отсутствии животные вынуждены занимать нетипичные для вида типы местообитаний. Например, у малой бурозубки в условиях Карелии основными стадиями являются травяно-зеленомошные сосняки (Ивантер, Макаров, 2001), в средней тайге Архангельской области и Республики Коми — высокотравные ельники и луга (Куприянова, 1978а, 1990), в южной тайге западной Сибири — низинные болота и заболоченные леса (Равкин, Лукьянова, 1976).

Средняя бурозубка на севере Центральной Якутии «ведет» себя как типично таежный вид, выбирая в качестве коренных стаций мохово-кустарничковые лиственничники. В то же время на юге этого региона, где также преобладают лиственничные леса, высокая численность вида наблюдается в разнотравных березняках (Вольперт, Шадрина, 2002). Тундряная бурозубка на Алтае встречается во многих местообитаниях, однако оптимум ее приходится на горные тундры и лесостепной пояс (Долговых, 2006). На Северном Урале этот вид избегает горных тундр, предпочитая в горах подгольцовые березняки. Красная полевка на большей части ареала тяготеет к хвойным зеленомошным лесам, но на Алтае максимальные показатели ее численности фиксируются в кедрово-пихтовых папоротниково-крупнотравных лесах (Марин, 1984).

Изменчивость биотопических предпочтений у ряда видов мелких млекопитающих отмечена и в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (рис. 54). У тундряной бурозубки в число коренных стаций в равнинном районе входят два биотопа — ельник зеленомошный и ельник высокотравный. Значения коэффициента верности этим местообитаниям равны и составляют +1,09. В предгорьях этот вид предпочитает только ельники высокотравные (+1,47), а в горах чаще всего встречается в высокотравных березняках (+1,28).

Интересные биотопические особенности выявлены у двух таежных видов — красной полевки и средней бурозубки. В равнинном районе кроме ельника долгомошного (оптимального для этих видов биотопа) в числе коренных стаций у них оказался ельник высокотравный. В нем эти виды занимали второе место по обилию среди исследованных биотопов. По отловам же в давилки численность красной полевки была здесь даже значительно выше, чем в ельнике долгомошном. При этом обилие близкого вида — рыжей полевки было меньше, как по отловам в давилки, так и в канавки. Такой парадокс объясняется следующим обстоятельством. В равнинном районе очень мало благоприятных стаций для красной полевки и средней бурозубки и их площадь крайне незначительна. В условиях дефицита местообитаний красная полевка заселяет здесь несвойственные ей стации — травяные ельники в долине реки Печора, вполне сосуществуя там с рыжей полевкой, которая находится здесь на периферии ареала. Немалую роль в этом играет структурная неоднородность данных биотопов.

Темная полевка в равнинном районе заповедника предпочитает высокотравные ельники (верность биотопу равна +1,77). В предгорьях широко встречается во многих местообитаниях, но наиболее плотно заселяет разнотравные ключевые болота (+1,41), большие массивы которых встречаются в этом районе. Обычна также в высокотравных ельниках в долинах рек. А вот в горном поясе в качестве коренных стаций выступают подгольцовые луга (+1,41), которые занимают здесь наиболее возвышенные и плоские места.

Лесная мышовка в равнинном районе в основном сконцентрирована в высокотравных ельниках (+1,51), а в предгорном районе — на лугах (+1,25) и в пойменных лесах. В горах обычна во многих травяных стациях, но чаще населяет пихто-ельники папоротниковые (+0,87). У лесного лемминга коренные стации на большей части ареала — ельники зеленомошные и долгомошные. В предгорном районе значения коэффициента верности биотопу у этого вида для них самые высокие (+1,10). В равнинной части заповедника он обычен в сосняках зеленомошных (+0,86) и ельниках высокотравных (+0,96). Удивительно, что лесной лемминг отсутствовал в равнинных ельниках долгомошных, тогда как в предгорьях в этом биотопе показатель численности был максимальным.

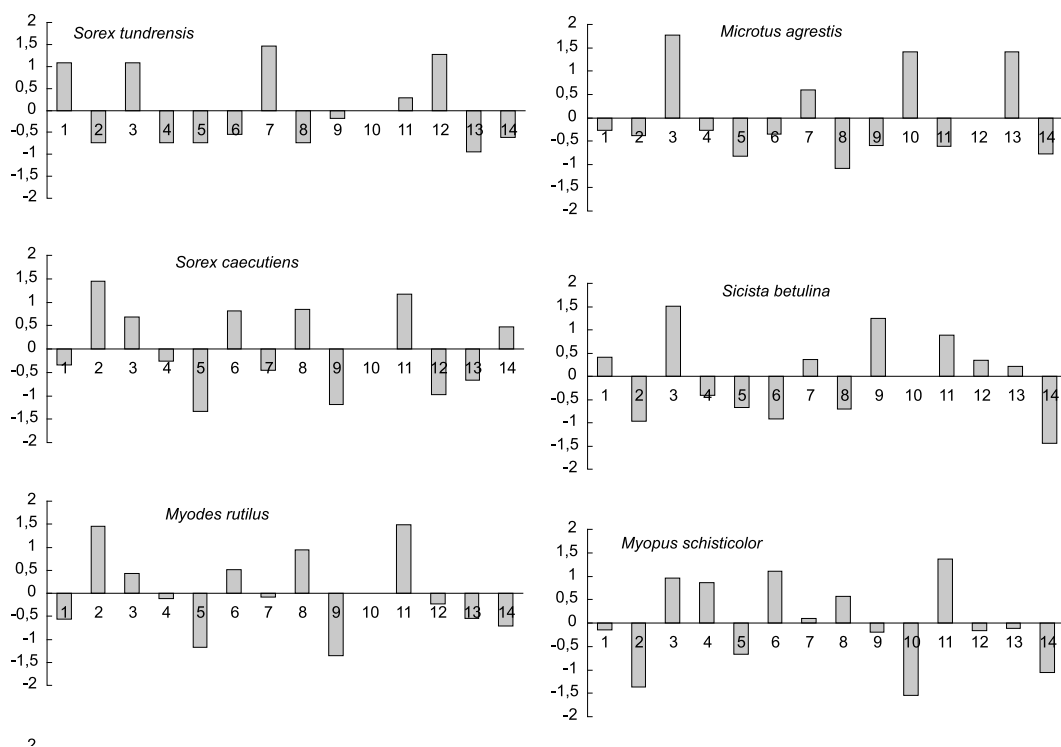


Рис. 54. Значения коэффициента верности биотопу у мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника в разных ландшафтных районах заповедника. Биотопы: 1 — ельник зеленомошный, 2 — ельник долгомошный, 3 — ельник высокотравный, 4 — сосняк зеленомошный, 5 — сосняк лишайниковый, 6 — ельник долгомошный, 7 — ельник высокотравный, 8 — ельник зеленомошно-папоротниковый, 9 — луг разнотравный, 10 — болото разнотравное, 11 — пихто-ельник папоротниковый, 12 — березняк высокотравный, 13 — луг разнотравный, 14 — травяно-моховая тундра.

Приведенные примеры показывают, что выбор тех или иных коренных биотопов животными обусловлен не только наследственно закрепленной биотопической избирательностью и наличием или отсутствием определенных местообитаний в данной местности, но и рядом других факторов. Одним из них могут быть межвидовые отношения, в результате которых виды могут расходиться по разным биотопам и при этом заселять нетипичные для них местообитания (Swihart et al., 2003). Роль межвидовой конкуренции в биотопическом размещении симпатрических видов землероек и полевок известна давно (Формозов, 1948; Штильмарк, 1965; Tast, 1968; Кошкина, 1971; Губарь, 1974; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Dueser, Hallett, 1979; Holbrook, 1979; Надеев, Ермаков, 1980; Hallett et al., 1983; Getz, 1985; Morris, 2005, и др.). Полевые эксперименты с удалением одного из близких видов во многих случаях констатируют наличие межвидовой конкуренции. Такие примеры приведены в обзорах по данной проблеме Г. Шенброта (1986) и Т. Шоенера (Schoener, 1983).

4.4. Микроместообитания и их значение для выбора биотопов

Любой биотоп внутри неоднороден. Эта неоднородность формируется разными способами. Большая роль в этом принадлежит мозаичности в структуре растительного сообщества, которая является его неотъемлемым свойством (Ниценко, 1971; Воронов, 1973; Корчагин, 1976; Работнов, 1978; Василевич, 1983; Мирин, 2012; Ипатов, 2013). Она наблюдается как в горизонтальном (микрогруппировки), так и в вертикальном (ярусность) направлениях. Кроме нее в качестве неоднородностей биотопа рассматриваются и элементы ветровального почвенного комплекса — валежины, бугры вывала и западины вывала, а также приствольные возвышения, которые в большом количестве встречаются в некоторых биотопах. К структурным параметрам микросреды относятся и наличие подлеска, валунов, проективное покрытие разных групп растений, сомкнутость крон деревьев. Все эти неоднородности и рассматриваются как микроместообитания или микростанции.

Ответные реакции разных видов мелких млекопитающих на изменчивость микросреды были отмечены в многочисленных исследованиях (Пузаченко и др., 1990; Mazyrkiewicz, 1994; Буяльская и др., 1995; Ивантер, Макаров, 2001; Bellows et al., 2001; Bowman et al., 2001; Carey Harrington, 2001; Martin, McComb, 2002; Jorgensen, 2004; Mohammadi, 2010; Лукьянова, 2013 и др.). Ключевыми структурными элементами среды, определяющими обилие и распределение животных, в лесных местообитаниях являются наличие валежника и густого подлеска. Влияние структуры напочвенного покрова более дифференцировано и в большей степени зависит от экологических потребностей вида. Тесная связь мелких млекопитающих с микроместообитаниями дала возможность некоторым исследователям придавать им даже больший вес, чем самим биотопам (Bellows et al., 2001; Castleberry et al., 2002; Melo et al., 2013). Однако роль микросреды ограничена определенными пространственными масштабами (Morris, 1984, 1987; Jorgensen et al., 1999; Jorgensen, 2004; Kelt et al., 1999; Coppeto et al., 2006).

В этом легко убедиться на примере предпочтений американской лесной полевки к тем или иным структурным элементам среды, которые у нее хорошо изучены в пределах всего ареала. Многие авторы отмечают, что распространение этого вида напрямую связано с наличием валежника (Merritt, 1981; Nordyke, Buskirk, 1991; Boos, Watts, 1997; Bowman et al., 2000; Moses et al., 2001; Ucitel et al., 2003; Pearce, Venier, 2005; Smith et al., 2005 и др.). Существует прямая положительная связь между числом гниющих бревен и обилием полевки Гаппера (Maser et al., 1981, цит. по: Allen, 1983). В местообитаниях с большим числом валежин полевок на 25% больше, чем в биотопах с меньшим их числом (Miller, Getz, 1973). Значительная корреляция между числом рыжих полевок и упавших деревьев была найдена в Швеции (Olsson et al., 2005). Вместе с тем, в некоторых работах было показано и отсутствие такой связи (Sullivan et al., 2005; Pulfer, 2007). В других исследованиях важное место отводится сомкнутости древесного яруса (Sullivan et al., 2000; Keinath, Hayward, 2003) и густому кустарниковому подлеску (Sharkey, 2008; Vanderwel et al., 2010). Важным параметром микросреды, влияющим на пространственное распределение полевок, считается и плотность кустарничкового покрова, прежде всего, черники (Wywiałowski, Smith, 1988). Благодаря значительной сомкнутости верхних ярусов леса в напочвенном покрове формируется прохладный микроклимат, снижающий испарение воды, физиологическая потребность в которой у полевки Гаппера очень высока (Getz, 1968; McManus, 1974). Поэтому в некоторых

районах была обнаружена тесная связь между обилием этого вида и высоким уровнем увлажнения местообитаний (Orrock et al., 2000).

Распространение рыжей полевки в пределах биотопов во многом зависит от наличия травянистой растительности и кустарникового подлеска (Ивантер, 1975; Mazurkiewicz, 1991; Fernandez et al., 1994; Torre, Arrizabalaga, 2008; Hille, Mortelliti, 2010). В исследованиях Мазуркевич (Mazurkiewicz, 1994) в Польше эти полевки ловились в основном в местах с густым кустарниковым покровом (75% отлогов), хотя они занимали всего 12,5% территории. В Словакии рыжая полевка наиболее обильна в местах с высоким числом валежника, при этом кустарниковый подрост не имеет большого значения (Miklos, Ziak, 2002). А в лесных местообитаниях в Норвегии на краю ареала этого вида обнаружена корреляция между обилием животных и проективным покрытием черники, хотя в данном случае подлесок играл также важную роль в распределении полевков (Gorini et al., 2011).

Приведенные примеры подтверждают вывод о том, что животные одного и того же вида могут использовать одну и ту же микросреду в различных районах и даже местообитаниях по-разному (Seagle, 1985; Morris, 1989b; Smith et al., 2005). В то же время некоторые структурные элементы среды оказывают сходное влияние на разные виды мелких млекопитающих. Так, положительная связь между числом валежин и обилием животных указывается не только для полевки Гаппера и европейской рыжей полевки, но и для белоногих хомячков *P. leucopus*, *P. keeni* и *P. maniculatus* (Greenberg, 2002; Pearce, Venier, 2005; Smith et al., 2005), калифорнийской рыжей полевки *Myodes californicus* (Tallmon, Mills, 1994) и красной полевки (Золотых, 2013). Лежащие на земле деревья используются животными в качестве укрытий для кормления, воспроизводства и перемещений.

Главная роль микроместообитаний заключается в том, что они увеличивают внутреннюю неоднородность (сложность) биотопов, что приводит к увеличению многомерного пространства обитания, увеличению кормовых ресурсов и как следствие этого к снижению межвидовых взаимодействий (Dueser, Shugart, 1978; Doyle, 1987; Carey et al., 1999; Carey, Harrington, 2001). Это допускает некоторую экологическую сегрегацию симпатрических видов, что позволяет им расходиться по микроместообитаниям и успешно сосуществовать совместно в одном биотопе (Douglas, 1976; Morris, 1984, 2003; Жигальский, 2010). Так, на юго-востоке Западной Сибири в пойменном мелколистненном лесу при совместном обитании здесь трех видов лесных полевков отмечено их расхождение по микростациям. При этом рыжая полевка предпочитает осветленные места с развитым травостоем и толстым слоем травяной ветоши. Красная полевка занимает сухие затененные места с хорошо развитым кустарниковым ярусом, значительной захламленностью и слабо развитым травостоем. А красно-серая полевка приурочена к осветленным высокоствольным крупнотравным участкам леса со слабо развитым кустарниковым поясом и сильной захламленностью (Москвитина и др., 2000). В каждом высокогорном поясе г. Ирмель (Южный Урал) разные виды полевков предпочитают свои микростации. Например, в подгольцовом местообитании красно-серая полевка селилась в каменных россыпях, а красная полевка — в елово-пихтовых зеленомошных куртинах (Жигальский, 2007). На Среднем Урале в Висимском заповеднике на локальную численность рыжей полевки до катастрофических явлений (ветровалы, пожары) оказывали влияние пять из восьми исследованных средовых показателей — покрытие участков мхами, кустарниками и численность подроста (Лукьянова, Бобрецов, 2014).

Таким образом, микроместообитания играют значительную роль в жизни мелких млекопитающих. Поэтому учет гетерогенности биотопов — необходимое условие для анализа закономерностей распространения видов и формирования их численности. В Печоро-Ильчском заповеднике мозаичность биотопов увеличивается от равнинного района к горам. Это обусловлено разными причинами. Одна из них — возрастание неоднородности в биотопах перестойных лесов предгорного и горного районов, обусловленной процессами жизни и смерти деревьев-эдификаторов, в результате которых формируются так называемые микросайты (Восточноевропейские ..., 2004). К ним относятся межкروновые и подкروновые участки, приствольные возвышения, элементы ветровально-почвенного комплекса (западины, бугры, валежины). Всего в южной части горного района заповедника было выделено 13 микросайтов, наибольшее число которых отмечено в ельниках высокотравных (Луговая и др., 2013).

Для полевков и землероек большое значение имеет количество валежин. Их число в равнинных ельниках составляет в среднем 140,3 (112–183) экз./га, в предгорных — 194,4 (115–338) экз./га, а запас мертвой древесины, соответственно, 21,8 (10,4–34,9) и 71,3 (43,1–146,0) м³/га (Коренные еловые леса ..., 2006). Валежин не только больше в предгорных лесах, но здесь они значительно толще по диаметру. В горных лесах количество поваленных деревьев сильно варьирует вдоль высотного градиента — снижается от нижних к верхним склонам. Однако их уменьшение здесь компенсируется наличием других элементов среды, отсутствующих в двух других районах. Например, в пихто-ельниках крупнопоротниковых на межкроновых участках у самой поверхности земли часто встречаются небольшие группы камней, создающие хорошую сеть укрытий для многих видов мелких млекопитающих. Их наличие один из факторов высокого обилия красно-серой полевки по сравнению с другими местообитаниями, в которых выходы каменистого субстрата отсутствуют. Кроме того, в горных лесах в нижнем ярусе хорошо развиты крупные папоротники. Их проективное покрытие достигает здесь 80–100% (Смирнова, 2007), что создает хорошие защитные условия во второй половине лета. С этой группой растений была показана значимая связь рыжей полевки и в других регионах (Mazurkiewicz, 1994; Михалат, 2012).

Часто значение тех или иных элементов неоднородности возрастает лишь при определенных условиях. Например, рябина часто входит в состав подлеска во многих типах лесов как на равнине, так и в горах. В горах она представлена древовидной формой и ее здесь значительно больше. В лесах на верхних склонах она составляет 30–60% в общем проективном покрытии яруса «В» (Смирнов, 2010). В урожайные годы (а они здесь повторяются с большей частотой) плоды этого дерева значительно увеличивают кормовые ресурсы зимующих популяций лесных полевков.

В Печоро-Ильчском заповеднике исследования по микростациональному размещению мелких млекопитающих были проведены Л.Е. Лукьяновой на лесных полевках (Лукьянова, Бобрецов, 2005, 2007, 2008; Лукьянова и др., 2007). Животных отлавливали в давилки, которые расставляли в числе 100 штук в линии. Количественное описание микроместообитаний проводили на площадках (каждая по 10 м²) с ловушкой в центре. Среду оценивали по 10 основным параметрам (табл. 68), отражающим защитные и кормовые условия обитания животных (Буяльска и др., 1993) в трех разных биотопах — ельнике долгомошном плакорном, ельнике зеленомошно-папоротниковом и ельнике высокотравном пойменном.

Таблица 68

Основные параметры микросреды и их обозначения

Параметры среды	Условное обозначение
Площадь участка, м ² :	
покрытая мхом	MC
травяно-кустарничковой растительностью	HC
кустарником	CS
лежащими стволами деревьев	LC
веточным опадом	BC
Общая численность подроста древесных пород на участке, экз.	AU
Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев, м ²	TC
Площадь поперечного сечения пней и сухих стволов, м ²	SC
Наличие укрытий на площадке	PS
Расстояние ловушки до укрытия, м	DS

Факторный анализ выявил своеобразие разных типов биотопов по микросредовым характеристикам (табл. 69). Вклад значимых факторов в общую изменчивость структуры местообитаний составил 40–61%. Основная их доля в ельнике долгомошном пришлась на такие показатели как покрытие участков мхом, лежащие стволы деревьев, а также численность подроста. В ельнике высокотравном наибольшее значение для полевок имело покрытие участков травой. Дополнительный, но менее весомый вклад в факторную изменчивость среды этого биотопа внесли такие параметры, как покрытие участка мхом, кустарником и численность подроста. Эти же факторы были значимыми и в ельнике зеленомошно-папоротниковом. Они составили в общей изменчивости 61%. Однако максимальный вклад вносило покрытие участков кустарником и лежащими стволами. Последнее объясняется спецификой данного местообитания. В нем сильно выражена мозаичность во всех ярусах леса. Распределение деревьев имеет групповой характер, вследствие чего сомкнутость крон невысокая (0,5–0,6), количество подроста невелико (Бобкова и др., 2005). Крупные папоротники размещены также неравномерно. В такой ситуации большое количество валежника представляют для полевок хорошие защитные условия. Такое же значение имеют и заросли малины, которая к тому же в некоторые годы дает хорошие урожаи ягод.

Видовые различия в выборе структурных элементов среды наиболее отчетливо наблюдались при разном уровне численности. Для их выявления был использован множественный регрессионный анализ (табл. 70). В целом по всем местообитаниям для красной полевки наиболее значимой оказалась площадь, покрытая мхом, и число валежин. Связь с этими параметрами прослеживалась и при разном уровне обилия животных. При высокой численности полевок в ельнике долгомошном была отмечена их связь с числом подроста. Этот же фактор имел значение в ельнике высокотравном и при среднем обилии. Всего для красной полевки выявлено в рассматриваемых биотопах пять значимых переменных микросреды.

Таблица 69

Факторные нагрузки переменных микросреды в различных ельниках предгорной тайги Печоро-Ильчского заповедника (Лукьянова, Бобрецов, 2005)

Параметры среды	Биотопы					
	Ельник долгомошный		Ельник зеленомошно-папоротниковый		Ельник высокотравный	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2
MC	0,6468	0,1468	-0,6064	-0,5521	0,6808	0,5212
HC	-0,3980	-0,1171	-0,3471	0,6884	-0,7486	0,3358
CS	-0,4885	0,2629	0,8379	-0,3027	0,1824	-0,6888
AU	0,6820	0,0300	-0,4429	-0,6534	0,5858	0,4797
TC	-0,4783	0,4501	-0,6765	-0,2468	0,4389	-0,3322
BC	-0,1257	-0,6699	0,5013	-0,5003	0,3895	-0,4928
SC	-0,3377	-0,4007	0,6761	0,0812	0,3754	0,1560
LC	0,0472	-0,8016	0,8558	-0,1201	0,4522	0,0450
Дисперсия	1,6413	1,5598	3,2848	1,6295	2,0900	1,4685
Доля объясненной дисперсии, %	20,52	19,50	41,06	20,37	26,13	18,36

Полужирным шрифтом обозначены значимые факторы

Таблица 70

Связь пространственного распределения лесных полевок с параметрами микросреды при разном уровне численности (в скобках: значения β -коэффициентов) (Лукьянова, Бобрецов, 2005)

Биотоп	Красная полевка		Рыжая полевка	
	Уровень численности			
	Средний (5–10 экз.)	Высокий (>10 экз.)	Средний (5–10 экз.)	Высокий (>10 экз.)
Ельник долгомошный	MC (-0,31) LC (0,25) DS (-0,44)	MC (-0,28) AU (0,36) DS (-0,37)	–	–
Ельник зеленомошно-папоротниковый	MC (-0,34) LC (0,31) DS (-0,26)	–	AU (0,30)	HC (0,34) DS (-0,33)
Ельник высокотравный	MC (-0,26) AU (0,55)	SC (0,26)	–	–

На этом фоне распределение рыжей полевки детерминруется тремя факторами. Все они оказывают влияние на распределение вида только в ельнике зеленомошно-папоротниковом. При средней численности связь наиболее отчетливо проявляется с общей численностью подроста, при высокой численности — с травяно-кустарничковой растительностью. При относительно низком проективном покрытии травами этого местообитания, они для этого неморального вида, безусловно, будут иметь большое значение. Отсюда становится понятным и отсутствие каких-либо связей с микросредой рыжей полевки в ельнике высокотравном. В ельнике долгомошном

данный вид бывает только в период высокой численности, но его нахождение здесь является в большей степени случайным. Он выселяется сюда из ближайших пойм небольших ручейков.

4.5. Иерархический выбор местообитаний: вместо заключения

Аутэкология вида, его исторические связи с определенным типом местообитания играют важную роль в выборе видом того или иного биотопа. Однако только этими причинами зачастую невозможно объяснить данный выбор. Так, типичными местообитаниями красно-серой полевки в Северной Швеции являются сосновые зеленомошные леса, но в одном районе она в них присутствует в большом количестве, а в другом — полностью отсутствует. Причину такой пространственной неравномерности в размещении вида нашли в различии структуры местообитаний. Там, где имелись на почве валуны, была и красно-серая полевка, но их отсутствие делало этот биотоп непригодным для ее жизни (Magnusson et al., 2013). С другой стороны было показано, что распространение и численность животных определяется ландшафтной неоднородностью территории. В этом случае по наличию в ландшафте определенных типов местообитаний можно предсказывать обитание того или иного вида. Так, распространение американской лесной полевки в восточной части Северной Америки очень тесно связано с умеренно влажными возвышенностями со сложным основанием и густым покровом из кустарников (Orrock et al., 2000). И наконец, биотопическое размещение видов в удаленных друг от друга районах может сильно различаться. При этом нередко варьирует и число биотопов, которые заселяет тот или иной вид.

Таким образом, на выбор местообитаний у животных накладываются разные пространственные масштабы (Wiens, 1976). Эту проблему попытался решить Д. Джонсон (Johnson, 1980), полагая, что выбор места обитания животных можно рассматривать в качестве многоуровневого иерархического процесса. Для этого он предложил шкалу, состоящую из четырех уровней (масштабов): региональный (положение в ареале), ландшафтный, биотопический и микростабиальный. Игнорирование пространственного масштаба может привести к неправильным выводам относительно использования среды обитания животными, что было впервые показано на примере птиц Северной Америки (Wiens et al., 1987).

Концепция иерархического подхода в выборе местообитаний животными получила широкое признание. Ее считают даже объединяющей парадигмой в экологии (Morris, 2003). Многие исследования в этом направлении были проведены и на разных видах млекопитающих, в том числе и грызунах (Johnson et al., 2002; Fisher et al., 2005; Morin et al., 2005; Mayor et al., 2007; Pita et al., 2011). Однако сама процедура выбора масштаба носит зачастую произвольный характер. М. Уитли и К. Джонсон (Wheatley, Jonson, 2009) проанализировали 79 крупных работ по масштабированию за период с 1993 по 2007 г. и нашли, что в 70% из них масштаб был выбран случайным образом. Это во многом обусловлено тем, что механизмы и ожидаемые эффекты различного масштаба выбора среды являются сложными и не очень хорошо понятыми и сегодня (Boyce, 2006; Fisher, 2011). В. Ретти и Ф. Мессье (Rettie, Messier, 2000) предположили, что на разных пространственных уровнях на выбор местообитаний накладываются разные ограничения. Наиболее крупный уровень масштаба оказывает максимальное влияние на выбор видом среды обитания. В этом отношении тип ландшафта может объяснить больше вариаций в

изменчивости обилия мелких млекопитающих, чем микроместообитания (Morris, 1987; Ogrock et al., 2000; Jorgesen, 2004; Coppeto et al., 2006). В свою очередь ландшафтный уровень во многом определяет выбор местообитаний животных, чем это непосредственно происходит на уровне биотопов (Eske, 2003; Manning et al., 2004; Cushman et al., 2010). Кроме того, масштаб выбора местообитаний может отличаться у разных видов на разных трофических уровнях (Mayor et al., 2007; Fisher, 2011).

Исходя из этой концепции, сделаем основные выводы о биотопическом размещении мелких млекопитающих в Печоро-Илычском заповеднике.

1. В распространении и численности мелких грызунов и землероек большую роль играют коренные местообитания. В них среда обитания обычно соответствует оптимальным условиям жизни животных. Чаще всего в качестве их (или близкие к ним) выступают местообитания, с которыми виды имеют исторические связи и в которых происходило их развитие. Такие биотопы широко распространены по ареалу вида. У разных видов они в какой-то мере могут совпадать или различаться. У красной полевки, например, ими являются растительные сообщества таежного типа (ельники зеленомошные и долгомошные), у равнозубой бурозубки — высокотравные ельники с богатыми почвами, у полевки-экономки — луговые сообщества. Вместе с тем нередко возникают ситуации, когда коренные местообитания у одного и того же вида в разных районах могут различаться.
2. Причина таких различий в том, что на выбор местообитаний влияют разные пространственные факторы — положение в ареале, тип ландшафта, наличие или отсутствие определенных микростадий в местообитании. Они зачастую имеют совместное воздействие, но их роль в разных регионах может иметь определенную специфику.
3. Периферийные популяции, как правило, имеют низкую численность и занимают незначительное число местообитаний. Этому правилу подчиняется и большая часть краевых популяций в Печоро-Илычском заповеднике. На его территории из 17 видов мелких млекопитающих к ним относится 5 видов. Исключение составляет лишь рыжая полевка предгорий Северного Урала. Она занимает здесь те же биотопы, что и в равнинных районах Европейского Севера, но ее численность сравнима с уровнем обилия этого вида в западных равнинных районах.
4. Наиболее сильным фактором является ландшафтная неоднородность территории. В Печоро-Илычском заповеднике представлены три типа ландшафтов – равнинный, предгорный и горный, которые значительно различаются по типам местообитаний и соотношению их площади. В целом условия среды (кормовые ресурсы, защитные условия) для мелких млекопитающих улучшаются от равнины к горам, что связано с увеличением в этом направлении площади наиболее благоприятных биотопов. Это во многом определяет успех размножения землероек и полевок, в результате чего численность у 9 из 16 видов увеличивается от равнины к горам. В горном районе, где особенно значительна площадь травяных биотопов, наблюдается и самая высокая численность «лесо-луговых» видов — полевки-экономки, темной и водяной полевки, крота, лесной мышовки, равнозубой бурозубки. При этом уменьшается обилие «таежных» видов — красной полевки, лесного лемминга и средней бурозубки. Эти виды находят наиболее оптимальные условия в предгорном районе, где преобладают сообщества таежного типа. В равнинном районе заповедника, где огромные площади занимают пессимальные местообитания (сосняки лишайниковые, болота), обилие многих видов мелких млекопитающих существенно уменьшается.

5. Роль микроместообитаний и структурных элементов особенно значима в ландшафтах, в которых число и площадь коренных местообитаний для тех или иных видов мелких млекопитающих ограничена. В этом случае разные виды землероек и особенно полевков могут хорошо себя «чувствовать» и в чуждых для них биотопах. Однако для этого необходимо присутствие в них определенных микростадий. Так, высокая численность красной полевки в мозаичных высокотравных ельниках равнинного и горного районов обусловлена наличием в них многочисленных «таежных» синузий.

Глава 5.

РАЗМНОЖЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЗНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ УСЛОВИЯХ

Размножение у млекопитающих — энергоемкий процесс (Kaczmarski, 1966; Башенина, 1977; Randolph et al., 1977; Bronson, 1990; Schneider, 2004). Землеройки и полевки, имея небольшие размеры, вынуждены тратить больше энергии на поддержание своего энергетического баланса, чем крупные млекопитающие. Особенно сильно возрастают затраты на поздних сроках беременности и в период лактации (Innes, Millar, 1981; Gittleman, Thompson, 1988; Robbins, 1993; Spekman, 2008). У самок рыжей полевки они увеличиваются на 30–130% (Ostfeld, 1985). У того же вида по другим оценкам в период беременности потребление энергии возрастает на 24%, а при кормлении детенышей — на 92% (Кузнецов, Михайлин, 1985). Для компенсации таких расходов беременные самки вынуждены потреблять большое количество кормов. В лабораторных условиях в этот период потребление животной пищи у рыжей полевки увеличивается в 3 раза, а ячменя — в 20 раз (Кулюкина, 2003). В природе роль высококалорийных кормов (семена ели, животная пища) особенно значима в начале периода размножения (Boutin, 1990; Eccard, Ylonen, 2006).

В этой связи среди факторов, оказывающих влияние на формирование репродуктивной стратегии животных, большая роль принадлежит кормовым ресурсам и их доступности (Bronson, 1985; Koskela et al., 2004). Так, у полевки *Microtus ochrogaster* в Северной Америке наиболее эффективное размножение отмечено в местах обитания с высоким качеством пищи (Cole, Batzli, 1979). Калифорнийская полевка имеет максимальные размеры выводка в богатых местообитаниях (Krohn, 1980). У темной полевки в Центральной Финляндии наиболее интенсивное размножение отмечено в открытых травяных стациях по сравнению с лесами (Pusenius, Viitala, 1993). Авторы данного исследования объясняют это различиями в доступности кормов. У рыжей полевки средняя величина выводка возрастает в оптимальных по кормовому фактору местах обитания и в урожайные годы (Европейская рыжая полевка, 1981). Ограничение потребления кормов на 10–30% от обычных потребностей животных задерживает наступление эструса и уменьшает выход молодых у ряда североамериканских полевок и белоногих хомячков (Merson, Kirkpatrick, 1981; Bondrup-Nielsen, Foley, 1993). Краткосрочное голодание водяной полевки на разных стадиях беременности более чем вдвое уменьшает рождаемость за счет полных или частичных эмбриональных потерь и вызывает преимущественную гибель женских эмбрионов (Макарова, 1998). Недоедание вызывает задержку половой зрелости у красно-серой полевки (Andreassen, Ims, 1990).

Значение питания в размножении млекопитающих подтверждено и в ряде экспериментальных работ с дополнительной подкормкой. Самки в этом случае имели больший

репродуктивный успех (Boutin, 1990; Löfgren et al., 1996; Koskela et al., 1998; Jonsson et al., 2002). Показательны исследования Р. Анджиевски (Andrzejewski, 1975) по островной популяции рыжей полевки, подкормка которой привела к зимнему размножению животных и радикальному повышению интенсивности репродукции. В качестве естественного эксперимента с дополнительной подкормкой часто рассматривают обильные урожаи лиственных деревьев в широколиственных лесах (Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996). Желуди дуба, орехи бука и граба считаются высококалорийным кормом для зерноядных видов (Jensen, 1985). Они стимулируют размножение лесных полевок и мышей и обуславливают пики численности данных видов в Европе (Hansson, 1971; Jensen, 1982; Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996; Stenseth et al., 2002; Čermák, Ježek, 2005) и Северной Америке (McCracken et al., 1999). Однако дополнительная подкормка не всегда влияет на воспроизводство животных (Gustafsson, Batzli, 1985).

К важным факторам, лимитирующим размножение животных, относятся не только количество и качество кормовых ресурсов, но и наличие энергетических резервов в организме матери (Пианка, 1981; Назарова, 2008). Многие исследования показывают, что при недостатке жировых запасов, играющих роль энергетического депо, репродукционные процессы в организме блокируются (Frisch, 1984; Schneider, Wade, 1989; Glen, 1990; Bronson, Manning, 1991; Назарова, Евсиков, 2011). Индикатором энергетических запасов служит физическое состояние организма животного (Назарова, Евсиков, 2007, 2008; Евсиков и др., 2008), выражаемое через массу тела. Именно через нее большинство внешних факторов оказывает влияние на плодовитость самок, обуславливая репродуктивный успех животных (Лопатин, Абатуров, 1980). Так, у хлопковой крысы с размерами тела связана эффективность ее воспроизводства (Randolph et al., 1977). У водяной полевки с увеличением индексов физического состояния число овулирующих яйцеклеток и нормально развивающихся эмбрионов возрастает (Евсиков и др., 2008). У темной полевки в Финляндии обнаружена тесная связь между физическим состоянием самок и их плодовитостью (Norrdahl, Korpimäki, 2005). Таким образом, физическое состояние отражает комплексную реакцию организма на различные факторы среды и характеризует адаптационные возможности особей. Но и в этом случае масса тела, по сути, является функцией плотности кормовых ресурсов (Лопатин, Абатуров, 1980).

Репродуктивные возможности животных могут ограничиваться и неблагоприятными погодными условиями — температурой окружающей среды и осадками (Bronson, 1985). Температура воздуха влияет на терморегуляцию млекопитающих и, следовательно, на количество энергии, доступной для воспроизводства. Отмечено также косвенное воздействие хищников, которые способствуют снижению физических кондиций своих жертв. В ряде экспериментов показано уменьшение веса полевок в присутствии мелких кунных (Ylonen, Ronkainen, 1994). В данном случае стрессирующее влияние на полевок оказывал запах хищников. В результате полевки ограничивали время на питание, что приводило к уменьшению энергетических резервов в организме и задержке размножения (Norrdahl, Korpimäki, 1995, 2002a; Ylonen et al., 1995; Наapakoski et al., 2012; Trebatická et al., 2012).

Важным фактором регуляции размножения (сроки, продолжительность, участие в размножении сеголеток) у мелких млекопитающих является плотность популяции (Кошкина, 1967; Wiger, 1982; Stenseth et al., 1985; Жигальский, Бернштейн, 1986; Gilbert, Krebs, 1991; Ивантер, 2005; и др.). Высокая плотность животных вызывает стресс и рост концентрации глюкокортикоидов, которые оказывают угнетающее влияние на репродуктивную функцию (Christian, 1980; Чернявский, Ткачев, 1982; Шилов, 1984;

Novikov, Moshkin, 1998; Роговин, Мошкин, 2007; Кравченко и др., 2011; Новиков и др., 2012). Считается также, что плотность влияет на половое созревание сеголеток через территориальное поведение взрослых самок и иерархическую структуру самцов (Viitala, Hoffmeyer, 1985). Кроме того, при высокой плотности взрослые самки могут выделять феромоны, которые приводят к задержке полового созревания молодых полевок (Vandenbergh, 1994; Oli, Dobson, 1999).

5.1. Зимнее размножение

Зима в энергетическом отношении — очень трудный для мелких млекопитающих период. Значительное понижение температуры воздуха требует от животных расхода большего количества энергии для поддержания терморегуляции тела (Jackson et al., 2001; Humphries et al., 2005). К тому же в этот период уменьшаются запасы кормовых ресурсов и их доступность. Для снижения энергетических нагрузок у многих мелких млекопитающих зимой уменьшается масса тела, что является одной из адаптаций к холодному времени года (Сафронов, 1983; Hansson, 1990; Ergon et al., 2004). В силу всего выше сказанного репродуктивный период у мелких млекопитающих в высоких и умеренных широтах носит сезонный характер и приходится на теплый сезон.

Вместе с тем у ряда видов мелких млекопитающих в разных регионах с устойчивым снежным покровом отмечены случаи зимнего размножения. По частоте их проявления все виды можно разделить на три группы. Первую группу составляют лемминги, населяющие тундровую зону Евразии и Северной Америки. Зимняя репродукция у них отмечается чаще, чем у других видов. Нередко она обуславливает вспышки численности животных (Дунаева, 1948; Чернявский, Ткачев, 1982; Stenseth, Ims, 1993; Millar, 2001). Во вторую группу входят лесные и серые полевки. Зимнее размножение среди них наблюдается гораздо реже. Г.В. Оленев (2009) считает, что необходимо отличать действительно зимнее размножение в естественных местообитаниях, проявляющееся в несвоевременном зимнем созревании грызунов с последующим их размножением, от пролонгированного позднего осеннего размножения, которое ретроспективно воспринимается как зимнее. Как правило, действительно зимнее размножение происходит во второй половине зимы. В отличие от леммингов оно в большинстве случаев не ведет к вспышке численности животных, так как в нем участвует небольшое число особей. Хотя во многом это зависит от географического положения популяций. Третью группу составляют землеройки-бурозубки, у которых зимнее воспроизводство не обнаружено.

Для многих видов полевок имеются доказательства их зимнего размножения. Часть этих фактов приведена нами в видовых очерках. Зимняя репродукция у полевок отмечена на обоих континентах Северного полушария. В Северной Америке она обнаружена у ряда серых полевок: у полевки Таусенда (*Microtus townsendii*), прерийной полевки (*M. ochrogaster*) и пенсильванской полевки (*M. pennsylvanicus*). Причем у последнего вида зимнее воспроизводство наблюдается в разных географических регионах (Keller, 1985).

Считается, что для регионов с суровыми зимами случаи действительно зимнего размножения крайне редки, а в регионах с мягкими зимами — обычное явление (Оленев, 2008). Однако при этом большую роль играют и ландшафтные особенности территории. Так, в Удмуртии зимнее воспроизводство рыжей полевки наблюдается каждые 2–4 года (Бернштейн и др., 2011). На тех же широтах в Окском заповеднике зимнее размножение отмечалось в течение 11 лет лишь однажды в очень теплую зиму (Куд-

ряшова, Кудряшов, 1988). В Тульской области за 10 лет наблюдений регистрировалось только дважды (Европейская рыжая полевка, 1981), в Белоруссии в Беловежской пушке за 14 лет — два раза (Гайдук, Блоцкая, 1989). В Восточной Польше рыжая полевка за 21 год зимой размножалась только один раз, тогда как желтогорлая мышь 10 раз.

В высоких широтах зимнее воспроизводство полевков является еще более редким явлением. Хотя оно отмечено во многих районах, но, как правило, это единичные события, которые происходят за много лет (Шубин, Сучкова, 1973; Eriksson, 1984; Hansson, 1984; Kaikusalo, Tast, 1984; Stevenson et al., 2009). Имеются косвенные доказательства зимнего размножения полевки-экономки и лесного лемминга даже на самом севере Якутии (Вольперт, Шадрина, 2002). И совсем удивительный факт — зимнее воспроизводство на Шпицбергене восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*), завезенной на остров с материка, которое отмечали здесь дважды в течение семи лет наблюдений (Yoccoz, Ims, 1999). Утверждение Н.В. Башениной (1988) о том, что для красной полевки равнинной енисейской тайги и горной тайги Забайкалья это типичное явление, к сожалению не подкреплено никакими данными.

Способность животных размножаться в сложных энергетических условиях была названа К. Кребсом (Krebs, 1993) «физиологическим чудом». Однако механизмы, лежащие в основе зимнего размножения, до сих пор полностью не выяснены (Stevenson et al., 2009). По мнению большинства исследователей, основной причиной подснежного размножения полевков в лесной зоне является благоприятная кормовая и погодная ситуация, складывающаяся в некоторые годы. Чаще всего зимнее размножение грызунов наблюдалось после обильных урожаев семян граба, бука, липы, желудей дуба (Кудряшова, 1971; Larsson et al., 1973; Jensen, 1982; Eriksson, 1984; Жигальский, 2012). Но провоцировать зимнее воспроизводство могут и другие виды кормов. Так, на Южном Урале оно было отмечено у рыжей полевки только в пойме реки, где с осени отмечался необычно богатый урожай черемухи, плоды которой в большом количестве обнаруживались в содержимом желудков полевков, а после схода снега находили кормовые столики животных с прогрызенными косточками (Оленев, 2009). В Центральной России зимняя репродукция рыжей полевки наблюдалась и на фоне обильных урожаев грибов и ягод (Кудряшова, 1971).

Однако оказалось, что обильные урожаи не всегда вызывают подснежное размножение у мелких млекопитающих. Оно отмечается только при ослаблении энергетических затрат у животных на терморегуляцию, что возможно при глубоком снежном покрове или существенном повышении температуры воздуха в этот период. В экспериментах финских зоологов наиболее интенсивное зимнее размножение при избытке кормов у разных видов полевков наблюдалось в самой толще снега у поверхности земли (Kaikusalo, Tast, 1984). В Удмуртии полевки чаще всего размножались в теплые и многоснежные зимы с большим запасом семян липы, дуба, ели (Корнеев, 1988). В условиях Мещеры зимнее воспроизводство рыжей полевки в семи случаях из девяти наблюдалось при низкой численности после хороших урожаев желудей предшествующей осенью (Маркина, 2008).

Наряду с этим выяснилось, что не все виды одинаковым образом при одной и той же ситуации реагируют на избыточность кормов и начинают воспроизводство зимой. В Восточной Польше после обильного урожая граба желтогорлые мыши начали размножаться в середине зимы, а рыжие полевки так и остались неполовозрелыми (Pucek et al., 1993).

Финские исследователи полагают, что сигналом к началу зимней репродукции могут служить наличие некоторых химических соединений в растениях (Kaikusalo, Tast, 1984). Так, кормление горных полевков (*Microtus montana*) свежими зелеными проростками пшеницы стимулировало у животных размножение под снегом (Negus, Berger, 1977). По-видимому, наличие высококалорийных кормов с определенными химическими соединениями — один из важных факторов начала репродукции полевков в зимнее время. Например, лабораторные исследования показали, что семена ели активизируют созревание самцов рыжей полевки (Kaikusalo, 1972). Их энергетическая ценность хорошо известна (Grodzinski, Sawicka-Kapusta, 1970), как и содержание в них стероидных гормонов, играющих ключевую роль в регулировании процессов развития и воспроизводства у млекопитающих (Janeczko, Skoczowski, 2005).

Однако механизмы, лежащие в основе зимнего размножения, до сих пор полностью не выяснены (Stevenson et al., 2009). Нередко в годы обильных урожаев и теплой погоды зимнее размножение у полевков отсутствовало, а репродукция животных отмечалась и в неблагоприятные по погодным и кормовым условиям зимы. Л. Ханссон (Hansson, 1984) считает, что в основе зимнего воспроизводства лежит разнокачественность в генетическом составе популяции («качестве» населения). Исследования мелких млекопитающих в высоких широтах показали, что многие виды могут проявлять индивидуальные различия на изменения фотопериода (Nelson, 1987; Bronson, Heideman, 1994; Prendergast et al., 2001), что может свидетельствовать об альтернативных репродуктивных стратегиях внутри самой популяции (Gockel, Ruf, 2001). Данная стратегия и позволяет определенным фенотипам при благоприятных условиях начинать размножение зимой.

Чаще всего оно связано с определенными фазами цикла численности. Так, в Удмуртии зимнее размножение в 7 случаях из 11 предшествовало фазе «пик» (Жигальский, 2012). Здесь высокий урожай семян липы способствует началу зимней репродукции в том случае, когда в популяции осенью предыдущего года основную ее часть населения составляют прибылые одно- и двухмесячные животные. На связь зимнего воспроизводства ряда видов серых полевков *M. ochrogaster* и *M. pennsylvanicus* с фазами цикла (прежде всего с периодом нарастания численности) впервые обратили внимание американские исследователи (Keller, Krebs, 1970). Последующие исследования показали, что далеко не у всех видов серых полевков эта связь имеется (Keller, 1985).

Отсутствие зимнего размножения у землероек связано с физиологическими перестройками к зимнему периоду. Уменьшение массы тела и внутренних органов приводит к снижению энергетических потребностей и тем самым увеличивает стойкость зверьков к неблагоприятным условиям (Межжерин, 1962; Gorecki, 1965; Nyvarinen, 1983; Ивантер и др., 1985; Merritt, 1986; Ochocinska, Taylor, 2005).

Плодовитость полевков зимой незначительна. Средний размер зимних выводков полевки-экономки в Финляндии составил всего лишь 3,5, тогда как летних — 7,1 (Kaikusalo, Tast, 1984). Аналогичные данные для этого вида приводит Н.П. Прокопьев (1988) для Центральной Якутии, соответственно, 2,7 (2–4 эмбрионов) и 7,9. У двух пойманных беременных самок красной полевки зимой в Финляндии число эмбрионов было 3 и 4, тогда как летняя плодовитость составляет здесь 6,2 (Kaikusalo, Tast, 1984). Средняя плодовитость рыжей полевки в Окском заповеднике в декабре достигала 3,9, в феврале — 3,8 при среднем значении 5,9 в летний период (Кудряшова, Кудряшов, 1988). У обыкновенной полевки в Словакии средний размер помета зимой составлял 4,5, тогда как в мае 6,3 эмбрионов (Baláž, 2010).

Учитывая то, что зимние пометы у полевок небольшие, и участвует в репродукции, как правило, незначительное число особей, вклад зимнего размножения в воспроизводство популяций разных видов в целом очень мал. Только для рыжей полевки и отчасти для красной полевки имеются сведения о том, что в некоторых центральных южных регионах их ареалов зимнее размножение имеет существенное значение для роста численности животных. Например, в Удмуртии в годы зимнего воспроизводства красной полевки в весенней популяции этого вида 24–75% животных составляли 1–4-месячные особи. В большинстве случаев именно это влекло за собой значительный рост населения (Бернштейн и др., 1987). Аналогичная ситуация описана и для рыжей полевки этого региона (Бернштейн и др., 1987; Жигальский, 2011, 2012). При этом оказалось, что зимой на одну самку приходится большее число эмбрионов, чем летом. Но это, скорее всего, исключение, чем правило.

Большинство видов леммингов, обитающих в тундре (*Lemmus lemmus*, *L. sibiricus*, *L. trimucronatus*, *Dicrostonyx torquatus* и др.) с их регулярным подснежным размножением представляют особый случай (Stenseth, Ims, 1993; Millar, 2001; Duchesne et al., 2011). Это явление часто рассматривается как необходимое условие для возникновения пиков численности циклических видов (Ims et al., 2008). По мнению С.С. Шварца (1963), зимнее размножение является приспособлением автохтонных видов мелких млекопитающих к суровым условиям Субарктики. Они начинают размножаться в феврале, их первые пометы являются массовыми и определяют дальнейшую скорость нарастания численности. При этом широко распространенные виды полевок созревают здесь только весной.

В Печоро-Илычском заповеднике зимнее размножение среди полевок — редкое явление (Бобрецов, 2013). В равнинном районе за последние 30 лет у лесных полевок оно фиксировалось трижды (1984, 1988, 2013 гг.). Во всех случаях размножение отмечалось в годы подъема численности популяций. По своим погодным и кормовым условиям эти годы различались. В 1984 и 1988 гг. размножались лишь единичные самки, поэтому молодые зверьки в уловах весной не фиксировались. В 2013 г. воспроизводство животных зимой проходило более интенсивно, поэтому возрастная структура популяций полевок отличалась от обычных лет. Уже в мае доля сеголеток у красной полевки достигала 17,6%. При этом она сильно варьировала по биотопам: в ельниках зеленомошных — 31,6%, в ельниках травяных — 0%. У рыжей полевки удельный вес молодых животных в первой половине июня составил 58,8%. В обычные годы сеголетки появляются в уловах лишь во второй половине июня. Таким образом, в данном году наблюдалась исключительная ситуация, когда вклад зимнего размножения в воспроизводство лесных полевок оказался значительным.

В горном районе оно было отмечено один раз в 1987 г. в пределах горно-лесного пояса. Но данный год был уникален тем, что на фоне низкой численности всех видов мелких млекопитающих обилие лесных полевок на самом востоке района было высоким. Это совпало с мощным урожаем кедровых шишек (5 баллов по шкале Капера), которые в массе сохранились до марта, и их сбрасывали на снег многочисленные здесь кедровки. Сброшенные шишки стали в это время одним из основных кормов красной полевки. В середине марта 53% (n = 28) самцов уже были половозрелыми. У рыжей полевки зимняя репродукция наблюдалась в те же годы, что и у красной полевки, но только на равнине и в предгорьях. В 1988 г. она была отмечена в этих двух районах и у темной полевки. Таким образом, зимнее размножение полевок в Печоро-Илычском

заповеднике — явление крайне редкое. Оно регистрировалось только у трех видов полевок в годы интенсивного нарастания численности.

5.2. Сроки размножения, продолжительность репродуктивного периода

Сроки начала размножения имеют большое значение для воспроизводства популяции. Поскольку оно является очень затратным процессом, животные должны размножаться в условиях достатка пищи. Если принять во внимание то, что яйцеклетки у самок полевок созревают после зимы в течение 3–4 недель (Bronson, 1989), организму животных необходимо заранее быть готовым к размножению (Bradshaw, Holzapfel, 2007; Bronson, 2009). В условиях короткого репродуктивного периода даже две недели имеют существенное значение для воспроизводства популяции. Поэтому для успешного размножения и выживаемости потомства репродуктивные усилия животных должны быть скоординированы с экологическими факторами среды посредством определенных сигналов.

Считается, что главным сигналом начала и конца размножения у млекопитающих является изменение продолжительности светового дня — фотопериод (Nelson, 1987; Bronson, Haideman, 1994; Штайнлехнер, Пухальский, 1999; Bronson, 2009). Его увеличение влияет на широкий спектр физиологических процессов в организмах, в том числе и на репродуктивные функции, например, на увеличение гонад у самцов животных (Tamarkin et al., 1985; Mustonen et al., 2002). Однако реакции животных на изменение фотопериода могут быть ускорены или модифицированы другими факторами, такими как температура воздуха, качество пищи или наличие в них определенных химических соединений, плотность популяции, межвидовые отношения.

Довольно часто в годы с ранней, теплой и дружной весной размножение у полевок начинается на 2–3 недели, а иногда и на месяц раньше, чем при позднем наступлении весенних явлений (Попов, 1960; Свириденко, 1967; Ивантер, 1975; Гашев, 1977; Луковцев и др., 1980; Чернявский, Ткачев, 1982; Куприянова, Наумов, 1986; Ergon, 2007). На Аляске и на юге Западной Сибири начало репродукции у красной полевки тесно связано со сроками исчезновения снежного покрова, которые обусловлены различиями в температуре воздуха (Кошкина, Коротков, 1975; Martell, Fuller, 1979). Зачастую в природе на животных действуют сразу несколько сигналов (Jacobs, Wingfield, 2000), которые «подгоняют» воспроизводство популяции к наиболее оптимальным срокам (Paul et al., 2008). Так, на джунгарских хомячках показано, что в зависимости от температуры воздуха один и тот же фотопериод интерпретируется животными по-разному (Steinlechner, Nikolowitz, 1992).

Сроки начала размножения особенно важны в высоких широтах, так как там репродуктивная активность у мелких млекопитающих происходит задолго до начала роста травянистых растений. Зачастую увеличение массы тела и гонад основано здесь исключительно на потреблении зимних кормов. Для красной полевки Аляски такими кормами служат эктомикоризные грибы, которые в массе растут на корнях березы и других древесных породах (Stevenson et al., 2009). Их роль в питании полевок может быть значительной (Johnson, 1996), что свидетельствует об энергетической ценности этой группы кормов. Повышение доступности весной животного белка (в виде беспозвоночных животных) в пище провоцирует более раннее созревание лесных полевок

(McAdam, Millar, 1999). Обильные урожаи семян ели, в массе высыпавшиеся весной на снег, могут сыграть важную роль в быстром созревании самцов полевков (Essard, Ylönen, 2000) и, таким образом, повлиять на даты начала репродукции.

На примере *Microtus montana* в Северной Америке показано, что даты начала размножения скоррелированы с фенологией кормовых растений — появлением первых зеленых побегов. Оказалось, что в них содержится вещество 6-метоксибензоксазолин (6-MBOA), которое стимулирует активность гонад (Negus, Berger, 1977; Sanders et al., 1981). Подкормка полевков Таусенда (*Microtus townsendii*) добавками из этого вещества привела к тому, что животные начали размножение на четыре недели раньше по сравнению с контрольной группой (Korn, Taitt, 1987).

Известно также, что начало воспроизводства у циклических популяций мелких млекопитающих во многом определяется и плотностью населения. В годы нарастания численности часть видов лесных и серых полевков начинают размножаться очень рано, в годы пиков значительно позже (Кошкина, 1965, 1967б; Krebs, Myers, 1974; Ивантер, 1975; Wiger, 1979; Bernshtein et al., 1989; Gilbert, Krebs, 1991; Boonstra, 1994). По другим данным, размножение рыжей полевки начиналось позже в фазе депрессии, чем в другие фазы цикла (Жигальский, Кшнясев, 2000; Essard, Ylönen, 2001). В зависимости от плотности популяции варьируют и сроки окончания репродукции. При высокой численности размножение заканчивается рано (Кошкина, Коротков, 1975; Ивантер, 2005), поэтому в фазе пика длительность сезона воспроизводства самая короткая (Bujalska, 1985; Stenseth et al., 1985). Наиболее длительный период характерен для фазы роста численности (Курышев, Курышева, 1988). В Республике Марий Эл у рыжей полевки в годы пиков размножение прекращается в июле — начале августа, в годы депрессий — может продолжаться до октября (Корнеев, 1988). Зависимость сроков размножения от уровня численности популяции проявляется также и в некоторых нециклических популяциях (Agrell et al., 1992).

Таким образом, сроки воспроизводства у мелких млекопитающих формируются целым рядом экологических, физиологических и социальных факторов (Bronson, 1989; Bronson, Heideman, 1994). Начало репродуктивного сезона в популяциях мелких грызунов, судя по литературным данным, колеблется в диапазоне от 15 до 45 дней и даже больше (Попов, 1960; Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986; Ergon, 2009 и др.). Причем индивидуальные различия в сроках между животными в одной популяции достигают такого же масштаба. Такая изменчивость в сроках наступления и окончания размножения определяет и продолжительность репродуктивного периода, являющегося важным демографическим параметром, так как от него в значительной степени зависят темпы воспроизводства популяции. Вместе с тем, в литературе обычно констатируются общие сроки, детальный анализ их по годам довольно большая редкость. По имеющимся сведениям, сезон размножения для красной полевки Приохотья составляет 78–134 дней (Чернявский, Лазуткин, 2004), крайнего Северо-Востока Сибири — 84–109 дней (Чернявский, Короленко, 1979), Саян — от 90–135 дней (Кошкина, Коротков, 1975), Канады — 108–133 дней (Martell, Fuller, 1979). Продолжительность сезона во многом обусловлена и географическим положением популяции. В южной части ареала, как правило, мелкие млекопитающие размножаются дольше, чем на севере. Так, в северных регионах этот период у рыжей полевки составляет 3,5–4,5 месяца, в средней полосе — 5–6 месяцев, а на самом юге — 7–8 месяцев (Попов, 1960; Свириденко, 1967; Тупикова, Коновалова, 1971; Громов, Поляков, 1977; Европейская рыжая полевка, 1981; Окулова, Хелевина, 1989; Якимова, 2008). В Якутии у красной

полевки на северном пределе ареала наблюдается сокращение периода репродукции примерно на месяц (Вольперт, Шадрина, 2002).

Землеройки с их высокой скоростью обмена веществ более зависимы от температуры среды, чем полевки. Тем не менее, размножение у них во многих регионах, значительно различающимися температурными условиями, начинается в близкие сроки (Pernetta, 1977; Ивантер, Ивантер, 1984; Куприянова, Наумов, 1986; Докучаев, 1990), а сроки окончания варьируют довольно значительно и во многом зависят от температурного режима территории. Хорошей иллюстрацией к сказанному являются исследования размножения бурозубок В.Ф. Лямкина с соавторами (1985) в межгорных впадинах Байкальской рифтовой зоны. Здесь в Чарской котловине, где климат в летний период самый суровый, репродукция землероек протекает в более короткие сроки — 3–4 месяца. В наиболее оптимальной по температурным условиям Верхнеангарской котловине репродуктивный период составляет уже 4,5–5 месяцев. На северо-востоке Якутии он продолжается 4–4,5 месяца (Вольперт, 1986), а в более южных районах за счет более позднего его окончания растянут до 5–5,5 месяцев (Бромлей и др., 1984).

Сроки начала размножения мелких млекопитающих в горах во многом зависят от хода весенних процессов (Большаков, 1969, 1972). А так как весна здесь начинается позже, чем на равнине, то соответственно, и начало репродукции здесь приходится на более позднее время. Определенные календарные различия на Урале отмечены у горных и равнинных популяций красной и темной полевков, а в южной части этого региона и у рыжей полевки (Большаков, 1972). В горных лесах Западного Саяна на высоте более 1200 м красная полевка начинает размножаться на 1–1,5 месяца позже, чем в равнинной тайге (Штильмарк, 1965). Средняя продолжительность периода размножения этого вида на Алтае на высотах от 500 до 1800 м сокращается с 155 до 108 дней (Марин, 1984). Подобные различия в сроках воспроизводства красной полевки зафиксированы и для гор Кузнецкого Алатау (Шубин, 1991) и для горных ландшафтов Северо-Востока Азии (Ямборко, 2012). У американской лесной полевки (*Myodes gapperi*) период размножения в равнинных районах начинается с середины февраля и заканчивается в конце ноября, а в Скалистых горах и Колорадо — с конца марта по октябрь (Vaughan, 1969; Merritt, Merritt, 1978; Merritt, 1981). У обыкновенной полевки в равнинной части Словакии репродуктивный период длится 9 месяцев, а в субальпийском поясе гор — только 4 месяца (Baláž, 2010). Карликовая землеройка (*Sorex nanus*) в высокогорьях на западе Северной Америке приступает к размножению очень поздно — только в конце июня и даже начале июля (Beauvais, Dark-Smiley, 2003).

Различия в сроках размножения мелких млекопитающих отмечены и между животными разных высотных поясов. Продолжительность репродуктивного периода у полевки Гаппера и пенсильванской полевки была больше в нижних поясах, чем на большой высоте (Innes, Millar, 1990). Короткий период воспроизводства в субальпийском поясе Альп характерен также для рыжей полевки (Yoccoz, Mesnager, 1989). На Южном Урале размножение у обыкновенной бурозубки начинается раньше всего в горно-лесном поясе, а в горных тундрах может задержаться на полмесяца (Тюрина, Габитова, 1992). Интересные данные приводятся для красно-серой полевки Южного Урала (Мелкие млекопитающие ..., 1986). Здесь она раньше всех начинает размножаться в подгольцовом поясе, через неделю-вторую — в горно-лесном поясе и еще через две недели — в горных тундрах.

Приведенные в табл. 71 данные по срокам размножения (даты поимок первой и последней беременных самок) ряда широко распространенных видов полевков и землероек на Европейском Севере показывают различия между равнинными и горными популяциями. На обширной равнинной части севера Русской равнины лесные полевки приступают к размножению в близкие сроки — в апреле – начале мая, тогда как в горных лесах — в третьей декаде мая. У красной полевки Печоро-Илычского заповедника при средних различиях в 10–15 дней, в некоторые годы с поздней весной размножение начиналось в горах на месяц позже.

Таблица 71

Даты начала и окончания размножения (по регистрации беременных самок) у мелких млекопитающих в разных ландшафтах Европейского Севера

Район	Сроки размножения		Источник
	Начало	Окончание	
Красная полевка			
Якша (Республика Коми)	9.04–2.06	20.08–8.09	Собств. данные
Средний Тиман (РК)	7.05	21.08	Балибасов, 1984
Раменье (Архангельская обл.)	7.05–26.05	21.08–11.09	Куприянова, Наумов, 1986
Северный Урал (горы)	конец мая	25.08	Собств. данные
Рыжая полевка			
Якша (Республика Коми)	22.04–21.05	22.08–4.09	Собств. данные
Раменье (Архангельская обл.)	30.04–23.05	15.08–10.09	Куприянова, Наумов, 1986
Карелия	20.04–20.05	27.08–28.09	Ивантер, 1975
Северный Урал (предгорья)	11.05	23.08	Собств. данные
Обыкновенная бурозубка			
Якша (Республика Коми)	3.05–5.06	23.08–12.09	Собств. данные
Раменье (Архангельская обл.)	6.05–16.05	21.08–6.09	Куприянова, Наумов, 1986
Карелия	8.05–19.05	13.08–27.09	Ивантер, Ивантер, 1986
Северный Урал	25.05–1.06	21.08	Собств. данные
Северный Урал	1.06	18.08	Большаков и др., 1996

У землероек начало воспроизводства смещено несколько на более поздние даты. На Северном Урале в начале июня ловились перезимовавшие самки обыкновенной бурозубки, у которых еще отсутствовали в матке видимые эмбрионы (Большаков и др., 1996). Первая беременная средняя бурозубка отмечена здесь 8 июня. Огромное значение на сроки начала размножения землероек в горах оказывает температурный режим весной. Затяжные поздние и холодные весны сильно тормозят начало воспроизводства этих животных из-за ограничения доступности кормовых ресурсов. В этих условиях землеройки вынуждены тратить большое количество энергии на поиски кормов. В горном районе Печоро-Илычского заповедника в ранние и теплые весны даты отлова первых беременных самок равнозубой бурозубки пришлись на 24 мая и 2 июня. В холодные и поздние весны и в третьей декаде июня у обыкновенной бурозубки преобладали еще холостые перезимовавшие самки.

Таким образом, ландшафтная неоднородность территории вносит определенный вклад в варьирование сроков размножения мелких млекопитающих. При этом значе-

ние имеют не только особенности среды обитания, но и уровень численности, характерный для данного ландшафтного района. Тем не менее, в некоторые годы значимую роль играют и другие факторы, в частности, плотность популяции. Так, красная полевка на равнине и в предгорьях начинает воспроизводство чаще всего в очень близкие даты. Однако высокий уровень численности животных в предгорных лесах осенью 1984 г. затормозил здесь начало репродукции весной следующего года на полмесяца по сравнению с равниной, где плотность полевков была значительно меньше.

5.3. Участие в размножении сеголеток

У многих видов мелких млекопитающих молодые животные созревают в год своего рождения. Их участие в размножении — важный демографический параметр, во многом обуславливающий темпы роста популяции. Однако скорость полового созревания сеголеток — довольно лабильный признак. Еще в 1948 г. Н.П. Наумов (1948) показал на примере рыжих полевков Тульских засек, что в обычные годы молодые полевки созревают в возрасте 60–70 дней, а в неблагоприятные годы — в возрасте 240 дней. У того же вида в Кировской области половое созревание молодых самок может наступить в возрасте 20–25 дней. Но при отсутствии подходящих для размножения условий зверьки становятся половозрелыми только в течение второго месяца жизни (Тупикова, Коновалова, 1971). В Карелии отдельные рыжие полевки могут уже размножаться через 25–30 дней после своего рождения, но большинство животных созревает в возрасте 45–50 дней (Ивантер, 1975). Минимальный возраст успешного оплодотворения в 25–30 дней приводится для лесных полевков и других частей ареала (Martell, Fuller, 1979; Gustafsson et al., 1983). У полевки Гаппера наступление половой зрелости у молодых животных варьирует от 2 до 4 месяцев (Merritt, 1981), у красно-серой полевки — от 30 до 60 дней (Kaneko et al., 1998), столько же и у полевки-экономки (Bieberich, Olson, 2007). Приведенные данные свидетельствуют о широком диапазоне времени созревания молодых животных у разных видов мелких млекопитающих. Скорость полового созревания сеголеток, судя по литературным данным, обусловлена несколькими причинами — календарными сроками рождения животных, плотностью популяции и связанными с ней социальными факторами и условиями среды.

Известно, что зверьки, родившиеся весной и в начале лета, быстро растут и большая их часть принимает участие в размножении. Животные, родившиеся во второй половине лета, растут медленно, и только небольшая часть участвует в репродукции. Впервые их роль в функционировании популяций была обоснована С.С. Шварцем с сотрудниками (Schwarz et al., 1964, Шварц, 1980). Эти различные поколения молодых животных получили название сезонных генераций. Они отмечены у многих видов полевков, населяющих умеренный пояс Евразии и Северной Америки (Barbehenn, 1955; Покровский, 1967; Gliwicz et al., 1968; Vujalska, 1973; Ивантер, 1975; Stenseth, Gustafsson, 1985; Bronson, 1989 и др.). В зарубежной литературе для обозначения разных возрастных группировок сеголеток, представляющих определенные пометы, используется понятие когорты (Gliwicz, 1991, 1996). Однако оказалось, что одна и та же генерация состоит из разнокачественных особей, выполняющих разные функции в популяции. Например, не все особи первой весенней генерации созревают в данном году, часть из них не принимает участия в размножении (Шилов и др., 1977; Оленев, Колчева, 1987). Поэтому для более точного отражения роли сеголеток в репродукции был разработан

функционально-онтогенетический подход и в его рамках предложены три физиологические функциональные группировки (ФФГ). Каждую группировку составляют особи, как правило, выходцы из нескольких когорт, связанных функциональным единством в воспроизводстве популяции (Оленев, 1989, 2004).

Различия в скорости созревания сеголеток разных функциональных группировок обусловлены рядом причин. Одной из них является изменение продолжительности светового дня. Молодые животные, которые появляются на свет до дня летнего солнцестояния или близко к нему, быстро созревают и производят потомство в год их рождения и, наоборот, после уменьшения светового дня происходит задержка полового созревания (Bronson, 1985; Butler et al., 2007). Однако физиологическая реакция на изменение продолжительности светового дня часто сопряжена с другими факторами (Place, Cruickshank, 2009). Социальные факторы также могут явиться причиной торможения полового созревания животных (Bonstra, 1994; Ergon et al., 2001). В экспериментах Г. Буяльской (Bujalska, 1973) удаление самок ранних когорт привело к увеличению числа созревающих самок поздних пометов. Как известно, скорость полового созревания молодых животных напрямую зависит от условий материнской среды в период внутриутробного развития, прежде всего ресурсного обеспечения организма матери (Назарова, Евсиков, 2011), индикатором которых является масса тела. Ее увеличение служит сигналом к началу размножения. Сеголеткам поздних пометов, чтобы максимизировать свои шансы на выживание зимой и будущую репродукцию, невыгодно увеличивать размеры тела, поэтому в большинстве своем они не размножаются (Шварц и др., 1964, Ивантер, 1975; Оленев и др., 1979; Hansson, 1992; Kozłowski, 1992; Gliwicz, 1996).

Впервые зависимость созревания молодых животных от плотности популяции была одновременно описана финским исследователем О. Калелой (Kalela, 1957) и Т.В. Кошкиной (1957). Изменение доли размножающихся сеголеток является важным фактором регуляции численности видов, поэтому справедливо предложение Н.М. Окуловой и А.Д. Бернштейн (1995) назвать выявленную зависимость «эффектом Калелы-Кошкиной». Суть ее заключается в том, что в годы высокой плотности происходит торможение созревания сеголеток, а в годы низкой численности они быстро созревают и в большом количестве участвуют в воспроизводстве популяции. Экспериментально такая зависимость была подтверждена норвежскими зоологами (Gustafsson et al., 1983) на рыжей полевке.

У лесных полевок наступление половой зрелости варьирует в зависимости от фазы цикла численности от нескольких недель до нескольких месяцев (Bujalska, 1985; Bondrup-Nielsen, Ims, 1986; Gilbert et al., 1986., Boonstra, 1994; Oli, Dobson, 1999). У прерийной полевки Северной Америки в фазе роста численности молодые животные достигают зрелости в течение 45 дней, а в фазах пика и снижения численности — только через 60 дней (Ozgul et al., 2004).

Созревание сеголеток в зависимости от плотности популяции было отмечено у многих видов грызунов в разных регионах. Так, у красной полевки (вида с голарктическим ареалом) сильная отрицательная корреляция между половой зрелостью молодых животных и плотностью населения была обнаружена в популяциях Северной Америки (Martell, Fuller, 1979; Gilbert, Krebs, 1991). Такая же связь у этого вида отмечена и во многих районах Евразии (Кошкина, 19676; Губарь, 1970; Ревин и др., 1983; Чернявский, Лазуткин, 1985; Буйдалина, 19886; Цветкова, 1990; Окулова, Бернштейн, 1995;

Елистратова, 2003; Новиков и др., 2012, и др.). Еще более многочисленный материал, подтверждающий эту зависимость, имеется по рыжей полевке.

Предполагалось, что половое созревание самок-сеголеток лесных полевок, как территориальных животных, обусловлено наличием свободной территории, не занятой взрослыми самками (Кошкина, 1965; Vujalska, 1970; Viitala, 1977; Saitoh, 1981; Gilbert et al., 1986), так как молодые животные не достигают половой зрелости на территории своей матери (Bondrup-Nielsen, 1986). Однако серые полевки, у которых молодые размножаются на участках своих матерей, демонстрируют такую же зависимость (Pusenus, Viitala, 1993; Ozgul et al., 2004). Торможение полового созревания сеголеток явно связано с плотностью взрослых самок (Boonstra, 1994). Их удаление приводило к быстрому созреванию молодых особей, особенно самок (Bondrup-Nielsen, Ims, 1986; Gilbert et al., 1986; Rodd, Boonstra, 1988). Таким образом, в переуплотненной популяции взрослые животные прямо или косвенно подавляют размножение молодых путем ограничения доступа к ресурсам, а в качестве модуляторов выступают феромоны, содержащиеся, в частности, в моче животных (Baddaloo, Clulow, 1981; Kruczek, Marchlewska-Koj, 1986). В таких условиях меняется и поведение животных, возрастает частота агрессивных контактов, что приводит к повышению уровня стресса. А это влечет за собой образование высоких концентраций глюкокортикоидных гормонов, которые также оказывают угнетающее влияние на репродуктивную функцию молодых животных (Christian, 1980; Мошкин, 1989; Евсиков и др., 1991; Шилов, 1991).

Среда обитания также вносит значительные коррективы в процесс созревания сеголеток у мелких млекопитающих. В оптимальных местообитаниях обычно размножающихся молодых животных меньше, чем в неблагоприятных по качеству биотопах (Окулова, Бернштейн, 1995). Так, в черневой тайге Салаира доля половозрелых самок у красной полевки составила в среднем 13%, а в островных пихтовых лесах — 50–54,9% (Кошкина и др., 1970). В горной тайге Северо-Восточного Алтая в среднем созревало 45,9% молодых животных, в равнинных лесах в окрестностях Новосибирска — 81,6% (Новиков и др., 2012). У рыжей полевки на восточной периферии ареала отмечено 50,5% размножающихся самок-сеголеток, тогда как в южной тайге Кировской области — всего 27,9% (Окулова, Бернштейн, 1995).

Особенно быстро созревают молодые животные в субарктических районах (Шварц, 1959, 1963; Большаков, 1969; Ims, 1997; Yoccoz, Ims, 1999). На Ямале в воспроизводстве участвуют молодые самки полевки-экономки, имеющие массу тела около 10 г (соответствует возрасту 10–12 суток), а полевки, родившиеся во второй половине лета, созревают к сентябрю (Пястолова, 1971). В более южных популяциях этого вида полевки поздних генераций не размножаются или их половое созревание происходит значительно позже, чем на севере (Tast, 1966; Карасева, 1968). У восточноевропейской полевки наиболее быстро созревают животные, обитающие на арктическом острове Шпицберген (Yoccoz et al., 1993). В канадской тайге сеголетки красной полевки в небольшом количестве размножались в течение двух летних сезонов из трех наблюдаемых, в тундре же они созревали ежегодно и в значительно большем числе — около 50% самок и одна треть самцов (Martell, Fuller, 1979).

Однако стоит отметить, что далеко не у всех видов скорость созревания животных в северных популяциях значительна. Например, у оленьего хомячка *Peromyscus polionotus* половая зрелость у молодых особей на севере наступает только на следующий год, тогда как в умеренных широтах — в год своего рождения (Millar, McAdam,

2001). А у желтощекой полевки *Microtus xanthognathus*, основной ареал которой расположен на Аляске, сеголетки вступают в размножение только на следующий год (Wolff, Lidicker, 1980; Lehmkuhl, 2002).

Если половое созревание молодых животных у грызунов — обычное явление, то для землероек многих регионов оно является относительно редким. В Евразии и в Северной Америке обычно в размножении принимает небольшое число молодых животных — не более 2–4%, и чаще всего половозрелыми становятся самки (Дунаева, 1955; Pucek, 1960; Юдин, 1962; Clough, 1963; Пучковский, 1970; Ивантер и др., 1973; Baird et al., 1983; Куприянова, Наумов, 1986; Whitaker, 2004; Калинин и др., 2008). Отсроченная на второй год репродукция у молодых землероек, по мнению ряда авторов, является своеобразной адаптацией, которая дает животным благополучно пережить зимний период, являющийся более рискованным для них, чем для грызунов (Gliwicz, Taylor, 2002).

Вместе с тем в некоторых регионах, разным по климатическим условиям, в воспроизводстве участвует значительное количество молодых землероек. Так, в Субарктике на Ямале размножилось 29% сеголеток обыкновенной бурозубки (Шварц, 1962), в степях Южного Казахстана — 30% (Карасева, Ильенко, 1960). По многолетним наблюдениям в Северном Зауралье созревало 13,1% самок средней бурозубки и 7,6% самок обыкновенной бурозубки (Буйдалина, 1992). В южной части Якутии регулярно участвуют в репродукции 10% самок и 5% самцов средней бурозубки (Ревин, 1989), в северной части региона в среднем за все годы — 14,2% самок и 6,3% самцов (Вольперт, Шадрина, 2002). Примерно столько же размножающихся прибылых этого вида отмечено на Чукотке (Dokuchaev, 1989). В более благоприятных условиях Амурской области 15% молодых самок равнозубой бурозубки принимали участие в воспроизводстве (Бромлей и др., 1984). Очень изменчива доля половозрелых сеголеток землероек в котловинах Прибайкалья и Забайкалья. Например, в Верхнеангарской котловине у средней и равнозубой бурозубок она колебалась по годам от 0 до 10,8%, а в Муйской котловине — от 1,4 до 42,4% (Лямкин и др., 1985). Здесь отмечено увеличение доли половозрелых молодых животных по мере ухудшения экологических условий. В Северной Америке прибылые животные одного из самых распространенных видов землероек *Sorex cinereus* обычно не размножаются или их доля очень мала (Whitaker, 2004), но в южной тайге восточной части Канады удельный вес половозрелых животных этой группы был значительным — 77% самок и 9% самцов (Bellocq, Smith, 2003).

Скорость созревания сеголеток широко распространенных видов полевок в горах не уступает по своим темпам животным с прилегающих равнин (Большаков, 1969, 1972). Однако в этом отношении наблюдается довольно сложная картина, обусловленная, скорее всего, ландшафтными особенностями регионов. Так, у обыкновенной полевки половая зрелость у сеголеток в горах наступает на 20 дней позже, чем на равнине (Маликов, Мейер, 1990). Низкие темпы воспроизводства отмечены и для рыжей полевки субальпийского пояса Альп, у которой здесь происходит тоже запаздывание в сроках созревания (Yoccoz, Ims, 1999). По данным Н.М. Окуловой с соавторами (2009), доля размножающихся самок сеголеток у малой лесной мыши в горах (10,8%) была в четыре раза меньше, чем на равнине (46,4%). Однако еще меньшее участие в репродукции молодых самок (5,7%) этого вида было отмечено уже в равнинной части на юго-востоке Украины (Окулова, Антонец, 2002).

Неодинаковые темпы полового созревания видов разных таксономических групп в разных ландшафтных районах приводят к тому, что число созревающих полевок на

равнине и в горах у них сильно различается. У лесных полевок в равнинных районах Европейского Севера созревает более 90% самок сеголеток ранневесенних выводков. В горах Северного Урала у рыжей полевки доля этой группы снижается до 50%, а у красной полевки остается на том же уровне, что и на равнине (Куприянова, Бобрецов, 2006). Более значительные различия отмечены среди самок позднелетних выводков. Если на равнине у рыжей полевки размножаются 10,3–17,3% особей, у красной полевки — 13,6–20,8% особей, то в предгорьях и горах Печоро-Ильчского заповедника их доля снижается до 5% и ниже.

Среднее число молодых половозрелых самок у лесных полевок в равнинных районах не превышает 33% (рис. 55). Исключение составляют лишь популяции красной и рыжей полевок на восточной окраине Русской равнины (около 15%). Их доля существенно уменьшается в горных районах Северного Урала (12% и менее). В прилегающей к горам равнинной части Северного Зауралья их удельный вес выше, чем на Урале и достигает 23,3% (Буйдалина, 1988). В северной части горного района Печоро-Ильчского заповедника общее число половозрелых сеголеток возрастает до 24,8% (Тестов, 1993).

Особенно четко различия в скорости созревания лесных полевок в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника наблюдаются на разных фазах цикла численности. В годы высокой численности происходит торможение созревания молодых животных, и лишь небольшая часть их размножается. В равнинной тайге заповедника у красной полевки доля таких особей достигает 11,4% (6,0–18,0), в предгорных лесах — 5,1% (2,7–8,9), а в горах — 4,1% (0,9–6,6). В период депрессий (менее 3,5 экз. на 100 лов.-сут.) удельный вес половозрелых сеголеток значительно возрастает. В среднем для равнинного района он составляет 40,1%, для предгорий — 57,1%, для гор — 66,6%. Значения для гор близки к показателям, которые Б.В. Тестов (1993) приводит для красной полевки северной части горного района заповедника. Там, во время пика размножалось всего лишь 1,1%, а в период депрессии 56,0% молодых животных.

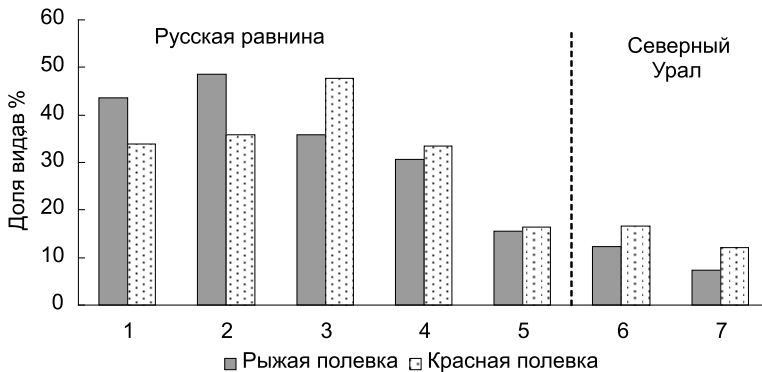


Рис. 55. Средняя доля половозрелых молодых самок в популяциях лесных полевок в разных ландшафтных районах Европейского Севера (расчеты по: Куприянова, Бобрецов, 2006). Районы: 1 — Пинежский (АО); 2 — Печорский (РК); 3 — Вельский (АО); 4 — Корткеросский (РК); 5 — Троицко-Печорский (РК), равнина; 6 — Троицко-Печорский (РК), предгорья; 7 — Троицко-Печорский (РК), горы.

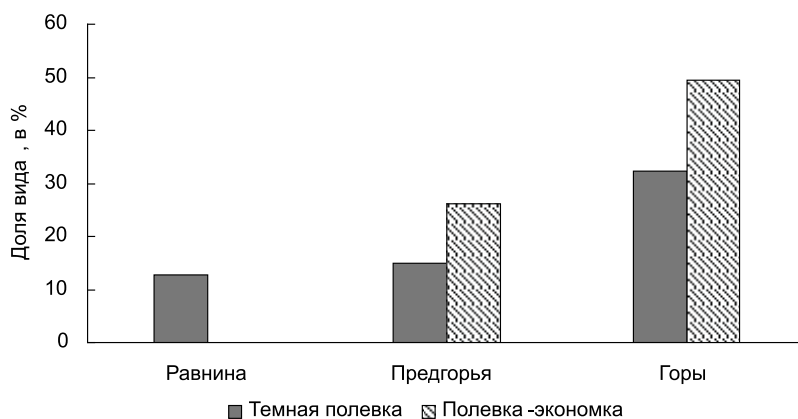


Рис. 56. Доля половозрелых сеголеток в популяциях серых полевок во второй половине лета в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

У серых полевок наибольшее число половозрелых сеголеток отмечено в горах (рис. 56). У темной полевки оно здесь в 2,5 раза больше (32,4%), чем на равнинной части заповедника (12,7%), что обусловлено различиями в скорости созревания сеголеток. На г. Яныпунер во второй половине лета больше всего размножающихся молодых полевок было зарегистрировано в горных тундрах (46,2%), что возможно связано с более суровыми условиями в верхнем высотном поясе гор.

У землероек Печоро-Илычского заповедника в размножении принимает участие лишь незначительная часть молодых самок в основном в пределах равнинного района. Доля таковых у обыкновенной и средней бурозубок не превышает 1,8%, что в целом характерно для равнинных регионов Европейского Севера (Куприянова, Наумов, 1986; Куприянова, 2009а). На западном макросклоне Северного Урала размножаются лишь единичные сеголетки (не более 0,4%) и только в горных лесах. На восточном макросклоне Урала (Косьвинский Камень) доля половозрелых животных у обыкновенной бурозубки составляет 1,8%, но здесь отсутствуют размножающиеся молодые средние бурозубки (Большаков и др., 1996).

5.4. Плодовитость

Плодовитость относится к наиболее важным репродуктивным параметрам. Г. Коли (1979) писал, что «постичь все тайны жизни популяции можно только при тщательном изучении влияния условий внешней среды на выживаемость и плодовитость отдельных возрастных категорий» (с. 12). Величина выводка значительно варьирует и зависит от многих факторов: сезона, среды обитания, питания, массы тела, возраста, плотности населения, физиологических и генетических особенностей животных. Однако до сих пор не ясно, в какой степени каждый из них в отдельности влияет на плодовитость. Некоторые переменные могут быть важными для одних видов или даже популяций, когда как для других они не будут иметь большого значения (Innes, Millar,

1993). Вместе с тем, изменения в размере помета — одно из самых поразительных особенностей жизни плацентарных животных (Read, Harvey, 1989).

Возрастные различия в величине выводка (между перезимовавшими и молодыми самками) хорошо известны. Они наблюдаются у многих видов мелких грызунов в разных частях их видовых ареалов и этот факт не вызывает разногласий. Взрослые (перезимовавшие) самки обычно приносят больше детенышей, чем молодые животные (Kalela, 1957; Zajda, 1966; Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Martell, Fuller, 1979; Nakata, 1984, Stenseth et al., 1985, и др.). Реже отмечено отсутствие различий в плодовитости между разными возрастными группами. Так, в средней тайге Архангельской области средний размер помета у перезимовавших самок рыжей полевки составил 5,1, у сеголеток — 5,0 (Куприянова, Наумов, 1986). По данным тех же авторов, у красной полевки эти значения достигали, соответственно, 5,5 и 5,5 эмбрионов. В соседнем регионе на той же широте выводок у рыжей полевки был существенно выше у взрослых самок, чем у молодых животных (Петров и др., 1985). Такие же различия между этими возрастными группами были отмечены для красной полевки Северного Зауралья (Буйдалина, 1988). В Печоро-Илычском заповеднике средняя плодовитость у всех видов полевок и во всех ландшафтных районах больше у перезимовавших самок. Поэтому отсутствие различий в размере помета у самок разных возрастных групп лесных полевок на юге Архангельской области, скорее всего, исключение из общего правила.

У землероек в тех регионах, где сеголетки активно принимают участие в размножении, величина выводка у перезимовавших животных также больше, чем у сеголеток (Лукьянова, 1974; Юдин и др., 1976). В.Ф. Лямкин с соавторами (1985) констатировали подобные различия у средней и крупнозубой бурозубок Забайкалья, хотя у некоторых видов (равнозубая и тундряная бурозубки) размеры пометов были выше у молодых самок. У средней бурозубки Северного Приохотья средняя плодовитость в обеих возрастных группах была одинаковой (Докучаев, 1990).

Многие виды полевок и землероек приносят за лето по несколько пометов, размер которых в течение репродуктивного сезона остается непостоянным, о чем было известно уже давно (Наумов, 1937; Максимов, 1948). Разные формы их изменчивости можно свести к четырем основным: 1) размеры пометов небольшие весной и осенью и максимальны летом; 2) размеры пометов максимальны весной и осенью и минимальны летом; 3) величина выводка уменьшается от весны к осени; 4) увеличение размера от мая к сентябрю. Наиболее выражена среди полевок так называемая «треугольная» (первая) форма воспроизводства (Krohne, 1981; Tkadlec, Krejčová, 2001). Однако зачастую для одного и того же рода или вида из разных регионов приводят разные модели изменчивости (Stenseth, Gustafsson, 1985). Одни авторы, например, для лесных полевок указывают, что самые высокие размеры выводков у перезимовавших самок наблюдаются весной в начале воспроизводства (Zejda, 1967; Тупикова, Коновалова, 1971; Aulak, 1973; Nakata, 1984; Stenseth et al., 1985). По данным других авторов, наиболее крупные выводки приходятся на летние месяцы, чаще всего на июнь или июль, а в мае и сентябре они меньше (Наумов, 1948; Martell, Fuller, 1979; Martell, 1983; Куприянова, Наумов, 1986; Буйдалина, 1988; Якимова, 2008; Ямборко, 2012). У рыжей полевки на Кольском полуострове и красной полевки в Якутии происходит увеличение размеров помета от мая к сентябрю (Кошкина, 1953; Ревин, 1968). Оба автора связывают это с увеличением кормовых ресурсов в виде ягод, грибов и семян. У полевки Гаппера во многих частях ареала обычно происходит сезонное уменьшение величины пометов к

осени, но в Скалистых горах в Канаде с мая по июль выводки увеличиваются, а затем до сентября остаются стабильными по числу эмбрионов (Innes, Millar, 1993).

У многих видов серых полевков величина пометов уменьшается осенью (Dobson, Myers, 1989; Cudworth, Koprowski, 2010), тогда как у полевки Таунсенда летние и осенние пометы существенно не отличаются друг от друга (Anderson, Boonstra, 1979). У обыкновенной полевки в Центральной Европе среднее число эмбрионов было меньше в начале и конце вегетативного периода, а в середине лета увеличивалось (Janova et al., 2008; Baláz, 2010). У полевки-экономки в Прибалтике размер помета достоверно уменьшался с июня по октябрь с 8 до 4,3 эмбрионов (Balčiauskas et al., 2012).

В Печоро-Илычском заповеднике отмечено типичное для многих видов полевков увеличение плодовитости в летние месяцы и снижение весной и осенью (рис. 57). Причем эти сезонные изменения более четко выражены в горных районах, чем на равнине. В одном из районов равнинной части Республики Коми у красной полевки отмечено даже снижение размера пометов в середине лета (Куприянова, Наумов, 1986). На Северном Урале у красной и рыжей полевков максимальные выводки отмечены в июне, а к сентябрю их размеры уменьшаются.

У землероек Печоро-Илычского заповедника максимальный размер помета зарегистрирован в начале воспроизводства (в мае). Затем он уменьшался к осени с 8,1 до 6,6 эмбрионов. В Карелии самые крупные выводки отмечены в июне, однако и в мае они выше, чем в летние месяцы (Ивантер, 1975). Подобная ситуация описана для бурозубок средней равнинной тайги Республики Коми (Куприянова, Наумов, 1986) и Северо-Восточной Азии (Докучаев, 1990).

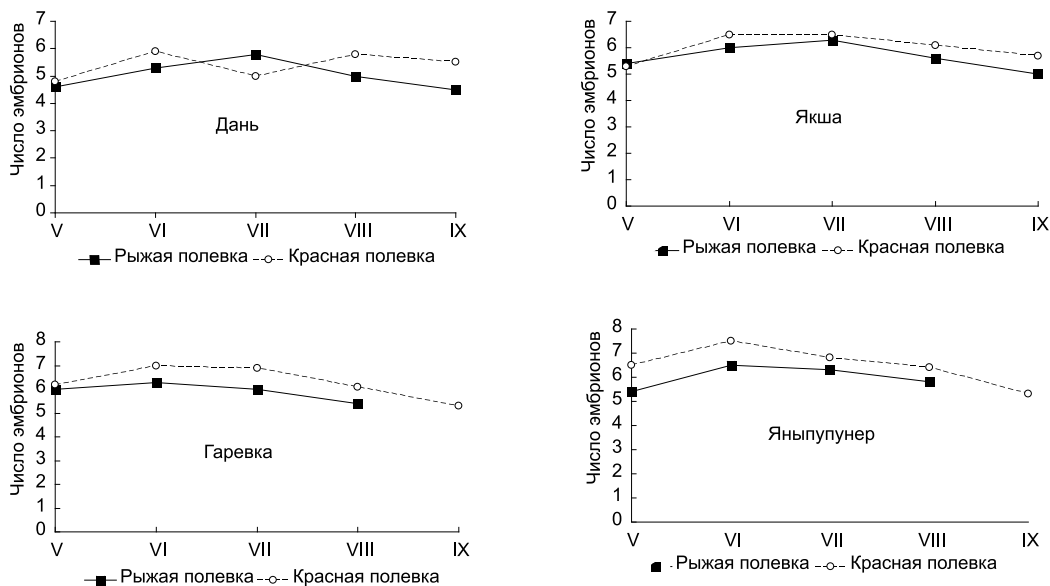


Рис. 57. Сезонные изменения величины выводка у лесных полевков в Республике Коми. Равнинные районы: Дань (Куприянова, Наумов, 1986), Якша. Горные районы: Гаревка, Яныпунер.

Приведенные выше примеры демонстрируют целый спектр изменений в размерах пометов у полевок и землероек в течение репродуктивного периода. В силу этого обстоятельства нельзя с большой долей уверенности выделить какой-то один фактор, который обуславливал бы данную изменчивость. В свое время Ф. Добсоном и П. Майером (Dobson, Myers, 1989) были рассмотрены четыре гипотезы для объяснения сезонного снижения величины выводков у пенсильванской полевки — адаптивные изменения в рождении числа детенышей, различия в инвестициях (родительских расходах) в потомство, уменьшение массы тела самок и изменение среднего возраста. Ни одна из этих гипотез не смогла адекватно объяснить причины такого снижения. Убедительные доказательства роли пищевого фактора, полученные для ряда видов серых полевок в Новом Свете, питающихся зеленью (Batzli, 1985), нельзя распространить на лесных полевок, которые в течение лета легко переходят на разные виды других кормов (Innes, Millar, 1993). Небольшие размеры пометов весной и осенью могут объясняться увеличением энергетических затрат в эти периоды, обусловленные более низкими температурами, которые ведут к ограничению внутренних ресурсов, доступных для воспроизводства (Havelka, Millar, 2004).

Связь между величиной выводка и средовыми факторами хорошо известна, хотя порою сведения о ней противоречивы. Она проявляется как на локальном, так и региональном уровнях. В первом случае в качестве таких факторов выступают кормовые и защитные свойства местообитаний. Во втором случае — температура воздуха и сопутствующие ей параметры, лежащие в основе широтных и высотных градиентов.

Вопрос о биотопических различиях в размерах выводка далеко не простой. Зачастую даже для одного и того же вида существует противоречивая информация. Возможно, это связано с тем, что виды разных таксономических групп различаются и по пищевым предпочтениям, поэтому они дифференцировано реагируют на кормовые ресурсы того или иного местообитания. Так, для некоторых видов серых полевок (типичные зеленояды) отмечено сильное влияние биотопов на величину помета (Cole, Batzli, 1979; Krohne, 1980). У калифорнийской полевки средняя плодовитость между разными типами станций изменялась от 3,4 до 5,2 эмбрионов (Krohne, 1980). У темной полевки в Финляндии обнаружены различия в величине выводка разных местообитаний (Norrdahl, Korpimäki, 2002b).

Подобные эффекты у лесных полевок (семеноядов) проявляются реже (Innes, Millar, 1993). Хотя и в этом случае В.А. Попов (1960) нашел у рыжей полевки Волжско-Камского края значительные различия в размере помета у животных из разных биотопов: в липово-дубовых лесах он был выше, чем в сосняках. Э.В. Ивантер (1975) отметил подобные различия для ряда видов мелких млекопитающих Карелии. В местообитаниях с лучшими экологическими свойствами величина выводка была наибольшей. Эта закономерность характерна и для красной полевки юга Западной Сибири (Кошкина и др., 1970). В Башкирии средний размер помета у перезимовавших самок рыжей полевки оказался достоверно выше в островном лесу по сравнению с основным массивом и пойменным лесом (Рыжая полевка, 1981). У американской лесной полевки биотопические различия в плодовитости отсутствуют как между различными типами хвойных лесов, так и между хвойными и лиственными лесами и различными типами вырубков (Martell, 1983; Bondrup-Nielsen, 1987; Innes, Миллар, 1990). В то же время Д. Моррис (Morris, 1998) нашел, что у американского белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus*) плодовитость уменьшается в более благоприятных условиях обитания.

В Печоро-Илычском заповеднике средние размеры выводка у лесных полевок в разных местообитаниях внутри каждого ландшафтного района мало варьируют (табл. 72). Были найдены статистически значимые различия лишь у красной полевки в предгорном районе, у которой размеры помета были ниже ($p < 0,05$) в ельниках зеленомошно-папоротниковых на гряде, но при этом в ельниках на плакоре и в пойме были одинаковы. У землероек биотопическая изменчивость выражена сильнее, хотя достоверные различия были найдены у обыкновенной бурозубки только в предгорьях. В этом случае максимальный средний размер выводка отмечен в ельниках на возвышенности, а минимальный — на заливном лугу в пойме Печоры. Тенденция к укрупнению пометов на гряде выявлена и у средней бурозубки, но из-за небольших по объему выборок различия у этого вида оказались незначимыми.

Таблица 72

Величина выводка у мелких млекопитающих в разных биотопах в равнинном и предгорном районах Печоро-Илычского заповедника

Биотопы	Равнина			Предгорье		
	n	M ± m	Lim	n	M ± m	Lim
Красная полевка						
Ельник зел.-долгомошный	137	6,0 ± 0,1	2–10	233	6,6 ± 0,1	2–10
Ельник травяной пойменный	81	6,2 ± 0,2	3–11	124	6,5 ± 0,1	3–10
Ельник зел.-папоротниковый	–	–	–	79	6,2 ± 0,1	3–10
Сосняк лиш.-зеленомошный	22	6,2 ± 0,2	4–8	–	–	–
Рыжая полевка						
Ельник зел.-долгомошный	52	6,1 ± 0,2	3–11	60	6,1 ± 0,2	4–8
Ельник травяной пойменный	48	5,6 ± 0,2	4–8	256	5,9 ± 0,1	2–10
Ельник зел.-папоротниковый	–	–	–	35	5,6 ± 0,2	4–9
Луг	5	5,6 ± 0,5	4–7	13	6,3 ± 0,4	5–9
Обыкновенная бурозубка						
Ельник зел.-долгомошный	53	7,4 ± 0,2	3–13	64	6,9 ± 0,2	2–10
Ельник травяной пойменный	8	6,9 ± 0,6	5–9	72	6,9 ± 0,2	1–11
Ельник зел.-папоротниковый	–	–	–	15	7,7 ± 0,4	5–10
Сосняк лиш.-зеленомошный	13	6,9 ± 0,4	4–9	–	–	–
Луг	–	–	–	28	6,3 ± 0,3	3–9
Средняя бурозубка						
Ельник зел.-долгомошный	24	7,0 ± 0,3	4–9	22	6,3 ± 0,4	1–10
Ельник травяной пойменный	5	7,4 ± 0,9	5–10	11	5,9 ± 0,5	2–8
Ельник зел.-папоротниковый	–	–	–	8	7,0 ± 0,7	3–9
Сосняк лиш.-зеленомошный	6	6,2 ± 0,3	4–8	–	–	–

Таким образом, средовые факторы биотопов в целом мало влияют на размер помета у мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника. Большее воздействие оказывает сам тип ландшафта, но реакция на него у разных видов дифференцирована. Например, величина выводка у красной полевки в ельниках зеленомошных выше в предгорьях по сравнению с равниной ($t = 4,0$; $p < 0,001$), а у рыжей полевки подобные различия не выражены. У двух видов бурозубок, наоборот, в этих местообитаниях средняя плодовитость имеет тенденцию к увеличению на равнине. Американские

исследователи (Innes, Millar, 1981) на примере двух видов полевков из разных таксонов пришли к выводу, что не существует четкой связи между репродуктивными параметрами и средой обитания.

Географическая изменчивость величины выводка хорошо выражена у многих видов мелких млекопитающих. Она связана с широтным градиентом и в общем виде сводится к тому, что у видов, обитающих в холодных областях, размер помета выше, чем у тех же видов в более теплых регионах. Эта закономерность получила название правила Ренша по фамилии немецкого ученого, впервые сформулировавшего его в 1936 г. (Наумов, 1945). Суть ее заключается в том, что в более суровых условиях повышена смертность, поэтому естественный отбор шел здесь в направлении увеличения размера выводка (Наумов, 1948; Lord, 1960; Шварц, 1963; Большаков, 1969; Martell, Fuller, 1979). Она хорошо документирована для многих видов полевков и землероек как Старого Света (Шварц, 1959, 1963; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Европейская рыжая полевка, 1981; Ims, 1997; Castien, Gosallez, 1998; Balciauskas, 2012), так и Нового Света (Lord, 1960; Smith, McGinnis, 1968; Spencer, Steinhoff, 1968; Innes, 1978; Innes, Millar, 1994). Недавно эта закономерность подтверждена на большой группе (173 вида) представителей семейства беличьих (Haussen, 2008). Увеличение размера пометов к северу происходит не только на равнине, но и в горах, которые вытянуты в меридиональном направлении на большие расстояния. Так, на Урале, по данным В.Н. Большакова (1972), средняя плодовитость у мелких млекопитающих возрастает с юга на север.

Однако вскоре в правило Ренша были внесены коррективы. Так, Н.П. Наумов (1945) отметил, что величина выводка в ряде случаев может меняться в зависимости от положения популяции в ареале: она увеличивается от центра к периферии. Эту закономерность иллюстрируют данные Л. Ханссона и Х. Хенттонена (Hansson, Henttonen, 1985), которые отметили, что размер выводка у красной полевки больше в северных и южных регионах и меньше в центральных районах. Н.В. Башенина (1972) предложила более широкое толкование этого правила: наибольшая величина выводка наблюдается у форм, обитающих в наиболее суровом (для данной группы или вида) климате, независимо от ориентации юг-север или центр-периферия.

В любом случае в изменении плодовитости важную роль играет климатический фактор. Он же, по всей видимости, формирует и долготные тренды: как известно, с запада на восток происходит возрастание суровости климата. Такой тренд описан С.М. Окуловой (1978) для рыжей полевки, у которой размер помета увеличивается в долготном направлении от 3,9 (Великобритания) до 7,1 эмбрионов (Башкирия). Э.В. Ивантер (1975) кроме широтного градиента для ряда видов отметил повышение величины выводка в направлении с юго-запада на северо-восток. У полевой мыши этот показатель изменяется по ареалу довольно специфично: он выше на юге Дальнего Востока и в лесостепных районах Алтая, Кавказа и Карпат, а самые низкие значения характерны для северных и южных окраин ареала (Тихонова, Тихонов, 1993).

Исходя из правила Ренша (точнее его расширенного варианта в модификации Н.В. Башениной), крупные пометы у мелких млекопитающих следовало бы ожидать и в горах, где условия среды более суровые, чем на прилегающих равнинах. В ряде как отечественных, так и зарубежных исследований была показана положительная связь размера выводка у ряда видов с высотой (Dunmire, 1960; Spencer, Steinhoff, 1968; Innes, 1978; Gillis et al., 2005; Окулова и др., 2009). Однако от проведения полной аналогии между субарктическими и горными популяциями широко распространенных видов

предостерегал В.Н. Большаков (1969). По его мнению, у горных популяций величина выводка может меняться в зависимости от конкретных условий: она может снижаться или увеличиваться по сравнению с равниной. Это положение он подкрепляет многими фактами, приведенными в монографии (Большаков, 1972).

В качестве дополнения рассмотрим данную ситуацию на примере двух широко распространенных видов грызунов, один из которых обитает в Северной Америке, другой — в Евразии. У оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* размер помета в восточной Калифорнии увеличивается с высотой (Dunmire, 1960), а на северо-западе США — не отличается от такового показателя равнинных районов (Long, 1964). В Калифорнии на уровне моря он составляет $4,1 \pm 0,2$, а на высоте более 1000 м — $4,6 \pm 1,5$ эмбрионов (Sawin, 1970). По данным более чем из 30 точек разных частей ареала, размер помета у этого вида положительно коррелировал с высотой (Smith, McGinnis, 1968). В то же время другие авторы не нашли аналогичных различий в высотном градиенте (Millar, Innes, 1985). Такие же противоречивые данные существуют по красной полевке Евразии. На Алтае величина выводка у этого вида была выше в горных кедровниках по сравнению с низкогорными лесами (Мичурина, 1987). Большой размер помета у этого вида характерен также для горных лесов Кузнецкого Алатау (Дмитриева, 1989). В то же время в горах Западного Забайкалья размер помета у красной полевки в среднем составлял 6,6, а на равнине в долине Алтачей — 7,1 эмбрионов (Хабаева, Доржиев, 1982). По данным В.Н. Большакова (1972) средняя плодовитость этого вида на Северном Урале достоверно не отличается от таковой на равнинной части. Однако на Среднем Урале величина выводка у рыжей полевки оказалась выше, чем на равнине (Воронов и др., 1984). Для горы Иремель О.Ф. Садыков (1980) приводит значение, равное 6,6, тогда как на прилегающей равнине оно составляет только 6,0 эмбрионов (Большаков, 1972).

Многочисленные данные по плодовитости полевок, приведенные в ряде обзорных работ (Башенина, 1977; Сообщества ..., 1978; Европейская рыжая полевка, 1981; Вольперт, Шадрина, 2002) свидетельствуют о разных трендах в изменении размера выводка у одного и того же вида вдоль высотного градиента в разных регионах. Нередко в одном районе разные виды на один и тот же градиент реагируют по-разному. Так, в Северной Америке в Скалистых горах средняя плодовитость у пенсильванской полевки возрастала с высотой, а у полевки Гаппера она оставалась равной на разных высотах (Innes, Millar, 1990). У обыкновенной полевки в Словакии на равнине размер помета достигал 4,9, в предгорьях — 5,9, в горных лесах — 5,4, а в субальпийском поясе был самым минимальным — 4,0 эмбриона (Baláž, 2010). У колумбийского суслика в Канаде величина выводка не была связана с высотой (Zammuto, Millar, 1985), а у арктического суслика была выше в альпийском поясе (Gillis et al., 2005).

На Урале горные популяции широко распространенных видов полевок и землероек по этому показателю по данным В.Н. Большакова (1972) не отличаются от равнинных популяций. Но такие различия были найдены у красной полевки на Южном Урале. Для сравнения равнинных и горных популяций мелких млекопитающих по размеру выводка мы проанализировали имеющиеся в литературе материалы по северу Русской равнины и Северного Урала (табл. 73). При этом, чтобы исключить влияние широтного градиента, ограничились данными, собранными в пределах одного широтного сегмента ($61-62^\circ$ с.ш.). Расстояние между крайними точками Раменье (юг Архангельской области) и Яныпупунер (юго-восток Республики Коми) составляет около 900 км. Между ближайшим равнинным районом (Якша) и горами — около 100 км. Оказалось, что

из пяти видов у четырех размер пометов статистически значим выше в горах. Так, в равнинных популяциях красной полевки он варьирует от 5,5 до 6,0 эмбрионов. Найдены значимые различия между Раменью и Якшей ($t = 2,27$; $p < 0,05$). В ландшафтных районах Северного Урала средняя плодовитость существенно выше, чем на равнине. Особенно высокий показатель характерен для горной популяции. Он не отличается от показателя, приводимого В.Н. Большаковым (1972) для этой части Урала. В равнинной части Северного Зауралья (Буйдалина, 1988), прилегающей к Печоро-Илычскому заповеднику, средняя плодовитость этого вида также существенно меньше, чем на Северном Урале — $6,3 \pm 0,1$ ($t = 4,9$; $p < 0,001$). Следует все же отметить, что данный показатель у красной полевки варьирует и в горном районе заповедника. Если на горе Яныпупунер размер выводка составляет $7,0 \pm 0,1$, то на северо-востоке резервата в горных лесах Мань-Хамбо по данным Б.В. Тестова (1987) он понижается до $6,5 \pm 0,02$.

Таблица 73

Величина выводка у мелких млекопитающих в разных районах севера Русской равнины и Северного Урала, расположенных на одном широтном отрезке

Виды	Русская равнина			Северный Урал	
	Раменьё	Дань	Якша	Гаревка	Яныпупунер
Красная полевка	$5,5 \pm 0,2$	$5,9 \pm 0,2$	$6,0 \pm 0,1$	$6,5 \pm 0,1$	$7,0 \pm 0,1$
Рыжая полевка	$5,1 \pm 0,1$	$4,8 \pm 0,2$	$5,9 \pm 0,1$	$5,9 \pm 0,1$	$6,2 \pm 0,1$
Темная полевка	—	—	$6,3 \pm 0,4$	$6,9 \pm 0,4$	$7,1 \pm 0,2$
Обыкновенная бурозубка	$6,8 \pm 0,1$	$6,7 \pm 0,1$	$7,1 \pm 0,2$	$6,9 \pm 0,1$	$8,0 \pm 0,2$
Средняя бурозубка	$7,1 \pm 0,3$	$7,0 \pm 0,3$	$6,8 \pm 0,2$	$6,4 \pm 0,3$	$7,2 \pm 0,3$

Источники информации: Раменьё, Дань — Куприянова, Наумов, 1986; Млекопитающие ..., 1994; Куприянова, Бобрецов, 2006б. Якша, Гаревка, Яныпупунер — собств. данные.

Подобные различия в величине выводка между равниной и горами выражены и у обыкновенной бурозубки. Если между равнинными популяциями нет значимых отличий по этому показателю, то у перезимовавших самок горной популяции средняя плодовитость достоверно выше, чем у животных с равнины. В этом отношении интересен тот факт, что на восточном склоне Северного Урала (гора Косьвинский Камень) этот показатель равен всего лишь $7,0 \pm 0,13$ (Большаков и др., 1996). В данном случае он не отличается от аналогичных показателей из равнинных районов Русской равнины. В Северном Зауралье он составляет также 7,0 эмбрионов (Буйдалина, 1981а).

У рыжей полевки размер помета в целом выше в горах, но достоверные различия появляются только в сравнении с удаленными равнинными группировками. Более крупные выводки у этого вида отмечены у горных животных и на Среднем Урале, на равнине они меньше (Воронов и др., 1984). В то же время у средней бурозубки подобные различия отсутствуют. Более того, по данным В.Н. Большакова с соавторами (1996), на Косьвинском Камне ее плодовитость оказалась низкой ($5,0 \pm 0,21$) по сравнению с равнинной Малой Сосьвой ($7,4 \pm 0,2$).

Приведенные выше данные показывают явно противоречивые оценки в тенденциях изменения размера выводка у мелких млекопитающих вдоль разных градиентов сре-

ды. К тому же, оказалось, что разные виды полевков и землероек порою по-разному «отвечают» на одни и те же условия обитания. На основании этого некоторые авторы к выводу об отсутствии связи между репродуктивными качествами и средой обитания, в качестве наиболее действенного фактора предлагают размеры тела животных (Innes, Millar, 1981). Большинство внешних факторов оказывает влияние на плодовитость самок именно через массу тела (Лопатин, Абатуров, 1980; Кряжимский, 2005). Положительная связь между средней плодовитостью и массой тела обнаружена у рыжей полевки (Zejda, 1966), у серых полевков *Microtus ochrogaster* и *M. pennsylvanicus* (Keller, Krebs, 1970), у красно-серой полевки (Nakata, 1984; Ims, 1987), у оленьего хомячка *Peromyscus polionotus* (Kaufman, Kaufman, 1987), у хлопковой крысы *Sigmodon hispidus* (Campbell, Slade, 1995). Она четко прослеживается и у темной полевки Южного Урала (Гашев, 1977). На островах Балтийского моря у берегов Южной Швеции обитают более крупные, чем на материке, темные полевки, имеющие и более крупные размеры пометов (Ebenhard, 1990). Однако Д. Моррис (Morris, 1998) считает, что для мелких млекопитающих, у которых резервы внутренней энергии небольшие, масса тела далеко не всегда играет значительную роль. Так, у оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus*

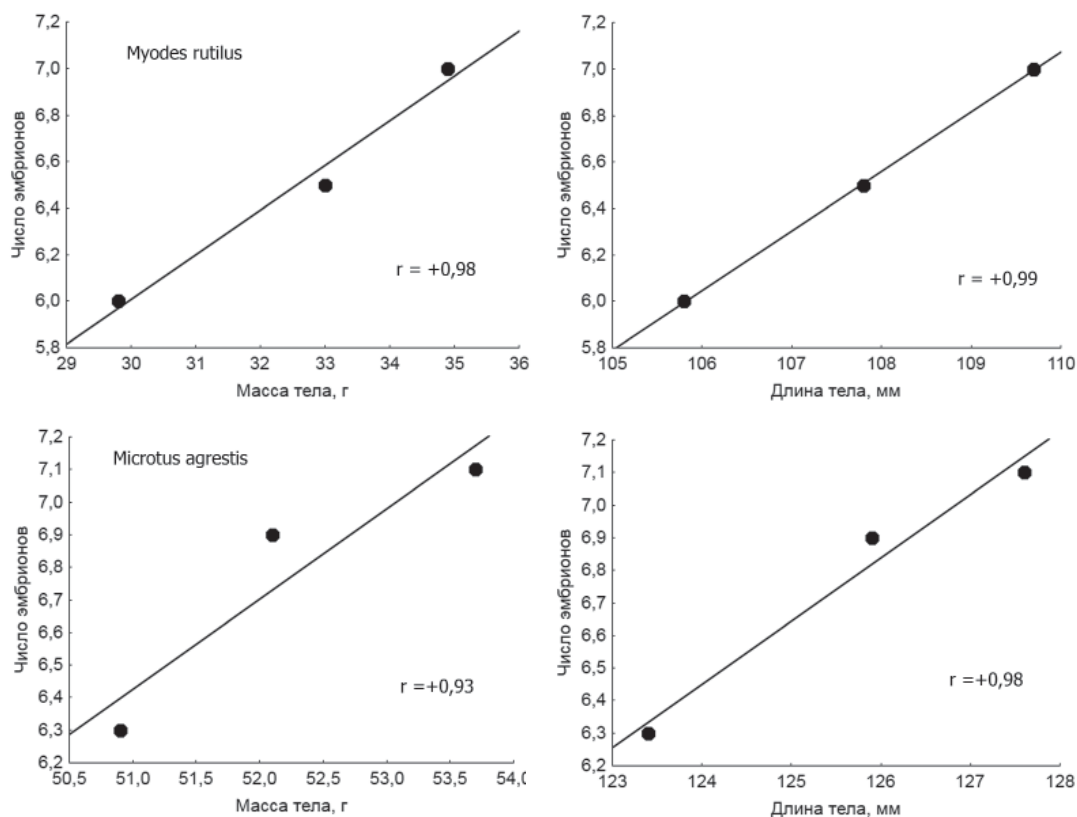


Рис. 58. Связь величины выводка с размерами тела перезимовавших самок мелких млекопитающих в Печоро-Илычском заповеднике.

в общей дисперсии изменчивости размера помета она составляет лишь 21% (Myers, Master, 1983), у северного кузнечикового хомячка *Onychomys leucogaster* — 26% (Sikes, 1995). При этом ряд авторов констатируют отсутствие всякой связи между массой тела и репродуктивным успехом у ряда видов мелких млекопитающих (Krohne, 1981; Getz et al., 2000) или даже отрицательную зависимость (Smith, McGinnis, 1968). Другие отмечают положительную корреляцию между величиной выводка и длиной тела. Так, у северного кузнечикового хомячка значение коэффициента корреляции между двумя этими параметрами составило $+0,46$, $p = 0,001$ (Goheen et al., 2003), тогда как между массой тела и плодовитостью подобная связь отсутствовала. У оленьего хомячка вклад длины тела в общую изменчивость размеров выводка достигает 80% (Morris, 1996).

В какой-то степени связь величины помета с размерами тела у грызунов может быть объяснена экогеографическим правилом Бергмана (Hansson, 1985), в соответствии с которым животные на севере крупнее, чем на юге, что, возможно, и определяет среднюю плодовитость. Однако в отношении землероек этого сказать нельзя. У обыкновенной бурозубки на Урале размеры тела уменьшаются с юга на север (Шарова, 1983), тогда как самые крупные выводки (9,0 эмбрионов) отмечены на самом севере этого региона (Бердюгин и др., 2007).

Как уже было показано выше, в пределах Печоро-Ильчского заповедника средний размер помета у части видов увеличивается от равнины к горам. Корреляционный анализ выявил тесную связь данного репродуктивного параметра с массой и длиной тела у некоторых видов полевок — красной, рыжей и темной (рис. 58). Чем больше размеры тела, тем крупнее выводки. Значения коэффициентов корреляции у всех анализируемых видов превышают 0,90. У землероек данная связь отмечена только для обыкновенной бурозубки: но в этом случае корреляция размера выводка выявлена лишь с массой тела животных. Наблюдаемый тренд обусловлен ландшафтной и в меньшей мере высотной компонентами. В направлении от равнины к горам условия обитания для мелких млекопитающих улучшаются, поэтому увеличиваются размеры тела животных.

Известно также, что животные из циклических популяций тяжелее и имеют большой помет (Stenseth, Framstad, 1980; Gustafsson et al., 1983; Nakata, 1984). Отсюда различия в размере помета между отдельными популяциями могут быть следствием принадлежности их к тому или иному типу популяционной динамики. Проверка этой гипотезы на большом материале была проведена скандинавскими исследователями (Hansson, Henttonen, 1985). Ими было убедительно показано, что связь величины помета с циклическостью популяций (оценивалась по индексу цикличности) в целом отсутствует. Авторы пришли к выводу, что, скорее всего, она определяется региональными особенностями среды.

5.5. Число пометов

Число пометов, принесенных самками за репродуктивный период, определяется его продолжительностью и частотой рождения. Длительность репродуктивного периода зависит от сроков размножения. Частота рождений в физиологическом плане ограничена продолжительностью разовой беременности и интервалами между ними.

Как было показано выше, сроки начала и окончания воспроизводства довольно изменчивы и во многом определяются положением популяций в видовом ареале и ланд-

шафтными особенностями региона. В южных регионах продолжительность репродуктивного периода в целом больше, чем на севере, а вот в широтном направлении она меняется слабо. Если различия в первом случае могут составлять 4–4,5 месяца, то во втором случае длительность периода на огромном расстоянии удивительно стабильна. Так, у красной полевки он составляет 4,5 месяца и на юге Архангельской области (Куприянова, Наумов, 1986), на Северо-Востоке Азии (Ямборко, 2012) и на юге Аляски (Stevenson et al., 2009).

Продолжительность беременности у одного и того же вида в разных частях ареала — величина довольно постоянная. В лабораторных условиях у 15 видов североамериканских грызунов она в большинстве случаев составляла 21 день (Morrison et al., 1976). Такая же длительность (21–22 дня) вынашивания детенышей отмечена и в природных популяциях многих видов серых и лесных полевок этого континента (Hasler, 1975; Tamarin, 1985; Dobson, Myers, 1989; Innes, Millar, 1994). Несколько меньше она у полевки Гаппера — 17–19 дней (Merritt, 1981). А у сосновой полевки *Microtus pinetorum*, ведущей подземный образ жизни, беременность увеличивается до 24–25 дней (Anthony et al., 1986). У евроазиатских серых полевок и пеструшек беременность длится чаще всего 20 суток с вариациями от 18 до 21 дня (Громов, Поляков, 1977; Мейер и др., 1996). У обыкновенной полевки в Словакии этот период также равен 20 дням с колебаниями от 19 до 22 дней (Baláž, 2010). У темной полевки он несколько меньше и составляет 18 дней (Breed, 1969; Гашев, 1977). У рыжей полевки чаще всего роды происходят на 20–21-й день, но могут варьировать в зависимости от физического состояния от 17 до 24 дней (Свириденко, 1967; Европейская рыжая полевка, 1981; Clarke, Hellwing, 1983; Koskela et al., 1998). Для Центральной Финляндии приводятся данные в 19–20 дней (Mappes et al., 1995). Увеличение сроков беременности возможно при повторном спаривании, когда вынашивание детенышей совмещается с лактацией. Половина половозрелых самок после родов без какого-либо перерыва в течение 1–2 дней снова спариваются (Morrison et al., 1976; Clarke, Hellwing, 1983). Интервал между повторными беременностями у лесных полевок варьирует от 20 до 30 дней (Stenseth, Gustafsson, 1985), а у темной полевки — от 23 до 35 суток (Гашев, 1977).

Близкие значения продолжительности беременности характерны и для землероек. Для обыкновенной бурозубки приводится значение в 20 дней, а общий период с лактацией занимает 43–44 дня (Dehnel, 1952; Crowcroft, 1957; Searle, 1984). Для североамериканских землероек длительность вынашивания детенышей составляет 21 сутки или несколько больше (Innes, 1994; Schmidt, 1994). У обыкновенной короткохвостой бурозубки (*Blarina brevicauda*) она колеблется в пределах 21–22 дня (George et al., 1986).

Таким образом, число пометов у самок определяется, прежде всего, продолжительностью репродуктивного периода. Следует отметить, что репродуктивный потенциал у многих видов мелких млекопитающих довольно велик. В лабораторных условиях у рыжей полевки получено до 11 пометов, а у обыкновенной полевки — до 24 пометов (Башенина, 1977). Однако природные условия ограничивают длительность сезона размножения, влияя тем самым и на число выводков. Например, у рыжей полевки на северной периферии ареала размножение длится около 4 месяцев и самки за это время приносят только два выводка (Кошкина, 1966; Бердюгин и др., 2007). Южнее в пределах северной части бореальных лесов продолжительность размножения увеличивается до 4,5–5,0 месяцев, а число пометов возрастает до 3 (Куприянова, Наумов, 1986; Якимова, 2008). В средней полосе России воспроиз-

водство рыжей полевки достигает уже 5–6 месяцев, и она уже приносит за лето от 3 до 4 выводков (Тупикова, Коновалова, 1971; Окулова, Халевина, 1989; Онуфрени и др., 2005; Млекопитающие ..., 2009). На самом юге продолжительность периода увеличивается до 7–8 месяцев, а число пометов у перезимовавших самок достигает 4–5 (Европейская рыжая полевка, 1981). У темной полевки на Полярном Урале размножение длится 3,5 месяца и за это время самки вынашивают по 2–3 выводка (Бердюгин и др., 2007), а на Южном Урале, соответственно, 5–5,5 месяцев и по 4–5 выводков. В этом отношении наибольшее число у этого вида указывается для Финляндии — семь пометов с интервалом в 20 дней (Myllymaki, 1970).

Вместе с тем, у ряда широко распространенных видов в северных широтах, несмотря на короткий период размножения, отмечено увеличение числа выводков. Так, в Карелии, где период размножения уменьшается до 5 месяцев, число выводков достигает трех (Ивантер, 1975). В некоторых субарктических регионах в условиях более короткого периода воспроизводства (4,5 месяцев) величина пометов увеличивается до 3–4 (Кривошеев, 1964; Вольперт, Шадрина, 2002; Бердюгин и др., 2007). У средней бурозубки в таежной зоне, где длительность размножения составляет 4,5–5 месяцев, отмечено 2–3 выводка (Ивантер, 1975; Сообщества ..., 1978; Куприянова, Наумов, 1986; Ревин, 1989). Однако в некоторых районах Северо-Восточной Азии у Полярного кругом в условиях короткого репродуктивного периода, который здесь длится всего 4 месяца, перезимовавшие самки приносят 3–4 выводка (Докучаев, 1990). Такая интенсификация размножения у широко распространенных видов мелких млекопитающих в субарктических регионах, как уже указывалось выше, достигается за счет большей скорости полового созревания.

В горах особенно на большой высоте продолжительность репродуктивного периода сокращается, что ведет к уменьшению и числа пометов у мелких млекопитающих. Так, у оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* в горах Калифорнии на высоте около 4 км размножение длится не более 4 месяцев и за этот период самки приносят по 1–2 выводка. В нижней части гор период воспроизводства длится более 6 месяцев и число пометов возрастает до 4 (Dunmire, 1960). У двух самых распространенных в Северной Америке полевок *Myodes gapperi* и *Microtus pennsylvanicus* в Скалистых горах на высоте 1450 м и более перезимовавшие самки вынашивали всего по 1–2 выводка, а на более низких высотах, соответственно, четыре помета и более (Duncan, Millar, 1990). Здесь следует отметить, что пенсильванская полевка очень плодовита и в некоторых равнинных регионах может принести более 7 выводков (Kurta, 1995).

Различия в продолжительности репродуктивного периода у разных видов мелких млекопитающих между ландшафтными районами Печоро-Илычского заповедника в целом незначительны. Наибольших различий (до 0,5 месяца) они достигают между равнинным и горным районами. В.Н. Большаков (1969) отмечал, что в нижних поясах на Северном Урале красная и пашенная полевки начинают размножаться в конце апреля — начале мая, а в верхних поясах беременные самки начинают отлавливаться во второй половине мая. В данном случае такие различия в длительности воспроизводства совершенно не сказываются на числе пометов, которое у равнинных и горных популяций широко распространенных видов мало различается (табл. 74). Некоторое увеличение числа выводков у лесных полевок отмечено лишь на юге Архангельской области. Везде перезимовавшие самки приносят за лето обычно 2–3 выводка. Можно лишь указать на то, что в горах отсутствовали яловые самки лесных полевок, тогда как

на равнине они все же встречались в небольшом количестве. У красной полевки в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника их доля в популяции составляет 5%, в предгорьях — 2,1%. У рыжей полевки Карелии удельный вес этой группы достигает 1,8% (Ивантер, 1975).

Таблица 74

Среднее число выводков у лесных полевок в разных ландшафтных районах Европейского Севера и Северного Урала

Вид	Фенноскандия	Русская равнина		Северный Урал	
	Каркку	Раменьё	Якша	Гаревка	Яныпупунер
Красная полевка	–	2,47	1,67	1,69	1,77
Рыжая полевка	1,73	2,12	1,67	1,54	1,52

Источники информации: Каркку (Южная Карелия) — Якимова, 2008 (расчеты наши); Раменьё (Архангельская область) — Куприянова, Наумов, 1986; Якша, Гаревка, Яныпупунер (Республика Коми) — собств. данные.

Заключение

Размножение животных, в том числе и мелких млекопитающих, представляет собой целую серию компромиссов между их репродуктивными усилиями и выживаемостью (Stearns, 1992, 2000; Mappes et al., 1995; Morris, 1998; Koivula et al., 2003; Ergon et al., 2004; Kunz, Orrell, 2004; Hayssen, 2008). К тому же репродукция является энергоемким процессом (Gittleman, Thompson, 1988; Назарова, 2008; Speakman, 2008). В этом отношении мелкие размеры полевок и землероек накладывают дополнительные ограничения на воспроизводство, так как они обуславливают высокие затраты на терморегуляцию организма, а запасы энергии в виде жировых отложений у части видов незначительны (Bronson, 1990; Schneider, 2004). Поэтому репродуктивный успех у этих животных во многом определяется наличием кормовых ресурсов и их доступностью (Millar, 1977; Bronson, 1985; Batzli, 1986; Jonsson et al., 2002; Koskela et al., 2004).

Другим важным предиктором воспроизводства являются размеры тела. С ними коррелирует большинство энергетических составляющих организма, а соответственно, и репродуктивных параметров (Шварц и др., 1968; Millar, 1984; Шмидт-Нильсон, 1987; Gittleman, 1988; Koteja, Weiner, 1993; Ims, 1997; Goneet et al., 2003). Поэтому любые изменения массы тела могут иметь для животных важные физиологические и экологические последствия. Некоторые авторы отводят размерам тела ключевую роль в реализации репродуктивного успеха (Лопатин, Абатуров, 1980; Goyalet et al., 2007; Евсиков и др., 2008).

У широко распространенных видов воспроизводство происходит в разных климатических условиях. Среди них температура воздуха оказывает самое большое воздействие на терморегуляцию млекопитающих (следовательно, и на количество энергии, доступной для воспроизводства), что тоже может влиять прямо или косвенно на процессы воспроизводства. В той или иной степени условия среды определяют сроки размножения полевок и землероек, а отсюда и продолжительность репродуктивного периода, а также и плодовитость животных. Эти же репродуктивные параметры зави-

сят также от уровня плотности популяции, что особенно характерно для популяций с циклическим типом динамики численности.

Таким образом, репродуктивный период у полевков и землероек находится под сложным контролем целого ряда взаимодействующих между собой экологических, физиологических и социальных факторов (Bronson, 1989; Bronson, Heideman, 1994). По этой причине отдельные виды мелких млекопитающих показывают разнообразные модели воспроизводства. Нередко они различаются в пределах даже одного и того же вида, обитающего в разных условиях среды. Поэтому особенности размножения животных в данном случае представляют собой комплекс адаптаций к конкретным условиям существования (Шварц, 1963). По этому поводу С.С. Шварц (1980) писал, что «интенсивность размножения вида соответствует условиям его существования» (с. 198).

В этом отношении воспроизводство равнинных и горных популяций широко распространенных видов должно иметь определенные различия в разных типах ландшафтов, особенно на уровне физико-географических стран. Вместе с тем, по данным В.Н. Большакова (1972), размножение мелких млекопитающих на Урале и на сопредельных равнинах мало различается. Имеющиеся различия касаются в основном сроков начала воспроизводства, которое в горах начинается позже. А К.И. Бердюгин (1997) пишет о снижении репродуктивных процессов в уральских популяциях грызунов по сравнению с равниной. Однако речь в этом случае идет о популяциях мелких млекопитающих, населяющих восточный макросклон Урала.

На западном макросклоне Северного Урала ситуация совершенно иная — интенсивность размножения широко распространенных видов полевков и землероек здесь существенно выше, чем на прилегающих равнинах и на восточных склонах Уральского хребта. Эти особенности в размножении видов заключаются в следующем.

1. Зимнее размножение мелких млекопитающих в горном районе Печоро-Илычского заповедника — очень редкое явление. Здесь оно отмечено только у красной полевки на фоне мощного урожая семян кедровых шишек. На равнине наблюдается чаще и зарегистрировано у нескольких видов полевков. Во всех случаях оно приурочено к годам роста численности популяций. Зимняя репродукция отмечена только у грызунов и отсутствует у землероек. Особенностью ее являются незначительные размеры пометов.
2. Воспроизводство мелких млекопитающих на западном макросклоне Северного Урала начинается на 10–15 дней (с колебаниями от нескольких дней до месяца) позже, чем на равнине. В силу этого продолжительность репродуктивного периода в горах уменьшается. Мощным фактором, ограничивающим репродукцию в горных условиях, являются погодные условия в весенний период. Холодные, поздние и затяжные весны сильно замедляют воспроизводство у землероек, которые более зависимы от температуры среды, чем полевки. В такие годы они начинают размножение очень поздно и далеко не все самки принимают в нем участие.
3. Скорость созревания молодых животных широко распространенных видов полевков в горах не уступает по своим темпам животным равнинных популяций, о чем уже сообщал В.Н. Большаков (1972). Однако в размножении в разных типах ландшафтов участвует разное число сеголеток. Причем эти различия наблюдаются на уровне систематических групп полевков. Так, у лесных полевков участвует в воспроизводстве в среднем за все годы 12% молодых самок, тогда как на равнине их доля превышает 33%. У серых полевков, наоборот, в горах отмечено в 2,5 раза больше размножающихся са-

мок сеголеток. Участие молодых землероек в репродукции ограничено: на равнине до 1,8%, в горах — менее 0,4%.

4. У лесных полевок в горных районах основной вклад в размножение вносят перезимовавшие самки, тогда как на равнине значительную роль играют и молодые животные. При этом доля сеголеток первых пометов на равнине превышает 90%, а в горах варьирует от 50 до 90%. Удельный вес сеголеток поздних пометов в первом районе у разных видов колеблется от 10,3 до 20,8%, а во втором районе составлял только 5% и ниже.
5. В горах хорошо выражена сезонная изменчивость размеров пометов у мелких млекопитающих. Весной и осенью она меньше, чем летом. Максимальная плодовитость приходится на июнь, и она совпадает с более устойчивыми температурными условиями и появлением зеленой растительности.
6. Размеры пометов у многих видов мелких млекопитающих на западном макросклоне Северного Урала значительно выше, чем у животных на прилегающих равнинах. Однако это не является отражением общей закономерности — увеличением средней плодовитости полевок и землероек на севере и в горах, а следствием ландшафтных особенностей территорий. В пользу этого положения свидетельствует отсутствие различий в размерах выводка у мелких млекопитающих с восточного макросклона Урала и соседних равнин (Большаков, 1972).

Большой вклад перезимовавших самок в воспроизводство горных популяций мелких млекопитающих, по крайней мере, у лесных полевок связан с рядом обстоятельств. Известно, что выживаемость взрослых животных в горных местообитаниях лучше, чем на равнине (Большаков, 1972; Zammuto, Millar, 1985; Millar, McAdam, 2001). Молодые животные горных популяций, хотя и имеют сходные темпы полового созревания с равнинными особями, вступают в размножение несколько в более поздние сроки. Видимо, по этой причине число размножающихся сеголеток здесь сокращается. По данным С.С. Шварца (1980) задержка размножения в южной тундре на 5–6 дней может привести к выпадению одной из генераций грызунов. Кроме того, известно, что стратегия размножения полевок в оптимальных участках состоит в увеличении численности, главным образом, за счет перезимовавших самок (Окулова, 1975).

Более крупные размеры пометов у горных животных можно объяснить размерами тела. Масса и длина тела у многих видов полевок и землероек в горах существенно выше, чем на равнине. Например, в Печоро-Илычском заповеднике масса тела перезимовавших самок красной полевки в равнинном районе составляет в среднем $30,7 \pm 0,3$, в горном районе — $34,9 \pm 0,3$ г, рыжей полевки, соответственно, $31,6 \pm 0,4$ и $33,9 \pm 0,5$ г. Аналогичные различия найдены у темной полевки и фоновых видов землероек. Возможно, значительную роль в укрупнении размеров тела мелких млекопитающих на западных склонах Северного Урала играет и «качество» среды обитания, которое здесь гораздо выше, чем в равнинных районах. Американские исследователи также пришли к выводу, что среда оказывает большее влияние на репродуктивную функцию, чем высота (Gillis et al., 2005).

Глава 6.

ВОЗРАСТНАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЗНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ РАЙОНАХ

Возрастной и половой состав отражают разные стороны существования популяции как единого целого, что, однако, не препятствует возможности рассматривать их порознь (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987). Эти важнейшие демографические параметры очень лабильны в пространстве и во времени. С одной стороны они отражают происходящие в популяциях процессы репродукции и смертности, с другой — сами по себе могут служить факторами, влияющими на динамику численности животных. При этом разные возрастные и половые группы по-разному влияют на общую популяционную траекторию изменения численности (Ивантер, 1975; Лидикер, 1999; Жигальский, 2002). Таким образом, в популяционной системе половозрастной состав является важной структурой (Кряжимский, 2005).

Различия в демографических показателях популяций разных районов могут привести к географическим (ландшафтным) различиям в динамике численности (Sutherland et al., 2002; Kreuzer, Huntly, 2003). В этом отношении отмечены значительные различия в половозрастной структуре популяций разных видов мелких млекопитающих между равнинными и горными ландшафтами (Большаков, 1972; Zammuto, Millar, 1985; Dobson, Murie, 1987; Бердюгин, 1997; Badyaev, Ghalambor, 2001; Gillis et al., 2005). В связи с этим разнокачественность половозрастной структуры популяций рассматривается как одна их форм экологической адаптации их к определенным условиям среды обитания (Шварц, 1965, 1969; Большаков, 1972; Ивантер, 1975; Яблоков, 1987). С.С. Шварц (1980) отмечал, что типичная экологическая структура популяции не случайна, а детерминирована комплексом приспособительных особенностей.

6.1. Возрастная структура популяций

Возрастная структура популяции отражает такие важные процессы, как интенсивность воспроизводства, уровень смертности, скорость смены поколений. Понимание вклада разных возрастных групп в успех размножения и выживания имеет решающее значение в исследованиях по популяционной и эволюционной экологии (Clutton-Brock, Sheldon, 2010; Yngvild et al., 2012). Возрастная структура популяции определяется несколькими причинами, среди которых время достижения половой зрелости, общая продолжительность жизни, длительность периода размножения, продолжительность поколений, частота приплода, смертность и тип динамики численности (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). У мелких млекопитающих они тесно связаны с плотностью популяции, погодными условиями и другими внешними факторами (Ивантер, 1975;

Жигальский, 1994; Krebs, Myers, 1974; Stenseth, 1978; Aars, Ims, 2002 и др.), поэтому возрастной состав у этой группы животных очень изменчив.

По мнению С.С. Шварца (Шварц и др., 1964) возрастная структура не исчерпывается численным соотношением возрастных групп. Она определяется и биологической спецификой животных разного возраста и генераций, своеобразием их реакций на изменения во внешней среде. Животные, родившиеся в разные сезоны года, развиваются в различных условиях и обладают определенными биологическими свойствами (Шварц, 1969, 1980). В связи с этим было предложено выделять в демографической структуре популяции три группы — перезимовавших, половозрелых сеголеток и неполовозрелых сеголеток (Оленев, 1989, 2009). Каждую такую группировку составляют особи из нескольких смежных когорт, связанных функциональным единством в воспроизводстве популяции. Так, среди половозрелых сеголеток основную массу животных составляют особи первых весенне-летних пометов, которые быстро растут и приступают к размножению. В группу неполовозрелых сеголеток попадают зверьки, родившиеся во второй половине лета.

Мелкие млекопитающие (землеройки, полевки) характеризуются коротким жизненным циклом. Соотношение возрастных групп в течение сезона у них меняется по схожей модели. Весной и в начале лета популяции полевок состоят только из перезимовавших животных. Они дают за лето в условиях Севера 2–3 выводка и постепенно отмирают. Сеголетки ранних выводков у полевок созревают и приносят 1–2 помета, затем большая их часть также гибнет. В августе популяции грызунов состоят, таким образом, из разных возрастных групп — перезимовавших, их потомства, состоящего из сеголеток первого, второго и третьего пометов, а также прибылых, родившихся от ранних сеголеток. К октябрю в популяции остаются лишь молодые неполовозрелые животные, которые родились во второй половине лета (Zejda, 1961; Gliwicz et al., 1968; Ивантер, 1978а; Куприянова, 1978; Европейская рыжая полевка, 1981; Gliwicz, 1983; Чернявский, Лазуткин, 1985; Ревин, 1989; Вольперт, Шадрина, 2002; Бердюгин и др., 2007 и др.).

Возрастная структура у землероек более простая, чем у полевок. Перезимовавшие животные за лето приносят 2–3 помета. Сеголетки в первый год практически не созревают. Поэтому в популяции присутствуют всего две группы — перезимовавшие и неполовозрелые сеголетки, что характерно за некоторым исключением для землероек Старого и Нового Света (Bogowski, Dehnel, 1952; Crowcroft, 1956; Ивантер, 1975; Долгов, 1985; Куприянова, Наумов, 1986; Большаков и др., 1996; Whitaker, 2004, и др.).

Возрастная структура популяций мелких млекопитающих очень лабильна во времени. Такая изменчивость придает популяции определенную устойчивость в меняющихся условиях среды (Шварц, 1965). Она ориентирована на определенный уровень численности и емкость угодий, что определяет значение возрастной структуры в авторегуляторных процессах (Ивантер, 1975). В годы низкой численности животные раньше приступают к размножению, значительная часть сеголеток весенних пометов, а частично и летних созревает и приносит потомство. Такие годы характеризуются усложненной возрастной структурой. В годы высокой численности размножение начинается позже. В нем участвует незначительная часть молодых животных весенних выводков. Возрастная структура во второй половине лета становится проще (Kalela, 1957; Кошкина, 1965; Krebs, Myers, 1974; Ивантер, 1975; Gliwicz, 1975; Оленев, 1981; Morris, 1984; Vujalska, 1985; Курышев, Курышева, 1988; Bernshtein et al., 1989; Boonstra, 1994; Saitoh et al., 1999; Inchausti et al., 2009; Жигальский, 2011, и др.).

Среда обитания также оказывает влияние на возрастную структуру популяций мелких млекопитающих. В благоприятных условиях она перестраивается на реализацию максимального потенциала размножения, а при неблагоприятных условиях — на минимальное воспроизводство (Ивантер, 1975). Поэтому в разных ландшафтных условиях у одного и того же вида возрастной состав популяций может существенно отличаться. Известно, что у млекопитающих, обитающих на равнине по сравнению с горами, дольше сезон размножения, больше число генераций и животные раньше приступают к размножению (Zammuto, Millar, 1985; Vadyaev, Ghalambor, 2001; Gillis et al., 2005). В горах Северного Урала сеголетки красной полевки приносят за лето всего один, редко два помета (Большаков, 1972), тогда как на равнине их число составляет у лесных полевков 2–3, а в некоторых случаях и четыре выводка (Куприянова, Наумов, 1986; Якимова, 2008). Соответственно, в зависимости от числа пометов и участия молодых в размножении меняется и возрастная структура популяции. Компромиссом между размножением и сосуществованием видов на больших высотах является более высокая выживаемость животных, чем на равнине (Большаков, 1969; Zammuto, Millar, 1985; Yoccoz, Mesnager, 1999). Например, у арктического суслика (*Spermophilus parryii*) в летний период выживаемость взрослых самок в горах на 38% выше по сравнению с равнинными популяциями (Gillis et al., 2005). Это приводит к тому, что в возрастной структуре горных популяций наблюдается довольно высокая доля взрослых животных.

В целом данный литературный обзор подтверждает известное положение С.С. Шварца (1965, 1967) о том, что поддержание оптимальной возрастной структуры популяций является одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям их обитания.

Анализ возрастной структуры популяций фоновых видов полевков выявил у них большие различия в соотношении разных возрастных групп в ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. У красной полевки выражен отчетливый тренд в сокращении числа неполовозрелых сеголеток и увеличении доли перезимовавших животных от равнины к предгорьям (рис. 59). Если первые за июль–август занимают в уловах на равнине 72,3%, в предгорьях — 67,8%, то в горных лесах — 57,0%. У вторых удельный вес в равнинной части достигает 13,5%, в остальных, соответственно, 20,2% и 35,6%. Разница между перезимовавшими животными равнинного и горного районов составляет 2,6 раза ($F = 66,01$; $p < 0,001$). Удельный вес половозрелых сеголеток на равнине и в предгорьях примерно одинаков (14–14,6%), а горах он уменьшается до 7,7%. Аналогичная картина в распределении разных возрастных групп по ландшафтам наблюдается и у рыжей полевки. У нее также увеличивается число перезимовавших животных от равнинного района (18,2%) к горам (47,7%), а доля неполовозрелых сеголеток уменьшается, соответственно, от 68,5 до 44,2%. И в этом случае различия статистически значимы — критерий Фишера от 63,3 ($p < 0,001$) до 62,6 ($p < 0,001$). Удельный вес половозрелых сеголеток также имеет тенденцию к уменьшению, но различия незначимы.

Возрастная структура популяций у серых полевков имеет черты сходства с лесными полевками, но и обладает определенной спецификой. Сходство наблюдается в том, что число перезимовавших животных у этих видов также увеличивается в направлении гор. Однако у темных полевков их доля мало отличается между равнинным и предгорным районами (3,0–4,7%). Но в горах удельный вес перезимовавших полевков возрастает в 6–9 раз и достигает 27%. В какой-то мере такие существенные различия связаны с

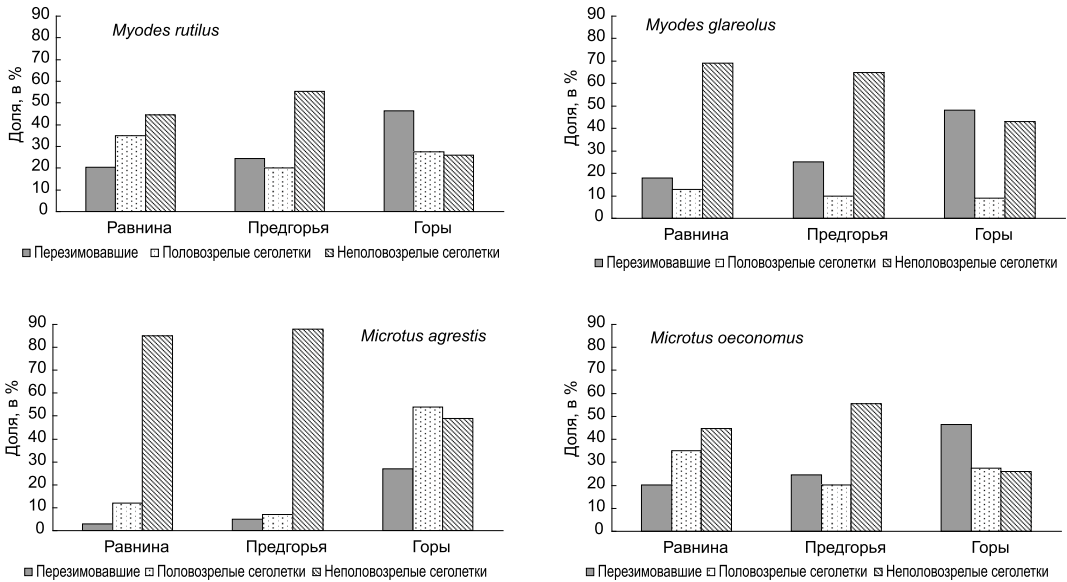


Рис. 59. Соотношение возрастных групп в популяциях фоновых видов грызунов в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (июнь–август).

особенностями экологии данного вида и его выживаемостью. Тем не менее, ландшафтная специфика в возрастном составе и здесь проявляется четко. Число неполовозрелых сеголеток, как и у лесных полевок, уменьшается в горном районе. На равнине и в предгорьях они очень многочисленны в уловах (85,5–89,3%). В горах удельный вес этой группы уменьшается до 49,2%. Доля половозрелых сеголеток максимальна в горном районе (23,8%), тогда как в других районах она уменьшается и составляет на равнине 11,5%, а в предгорьях — 6,0%.

Соотношение возрастных групп у полевки-экономки в отличие от других видов более выравнено по районам. Для этого вида характерно большое число половозрелых сеголеток во всех типах ландшафтов (от 20,1 до 35,1%). Каждая ландшафтная популяция имеет свою специфику. Так, в равнинном районе отмечено меньшее число перезимовавших животных (20,3%), большее число половозрелых сеголеток (35,1%). В предгорьях довольно высока доля неполовозрелых сеголеток (55,4%). В горах же в уловах преобладают перезимовавшие животные (46,5%) и примерно равное соотношение сеголеток обеих групп.

У землероек возрастная структура популяций рассматриваемых видов значительно отличается от полевок (рис. 60), что обусловлено их экологическими особенностями. Группа половозрелых сеголеток представлена у них лишь единичными животными в равнинном и предгорном районах. В горах они отсутствовали. Во второй половине лета в уловах обычно преобладают неполовозрелые молодые особи. Ландшафтные особенности выявлены лишь среди перезимовавших животных.

У обыкновенной бурозубки удельный вес этой возрастной группы составляет на равнине 20,5%, в горных районах — 25,5–25,7%. Различия между ними хотя и незначительны,

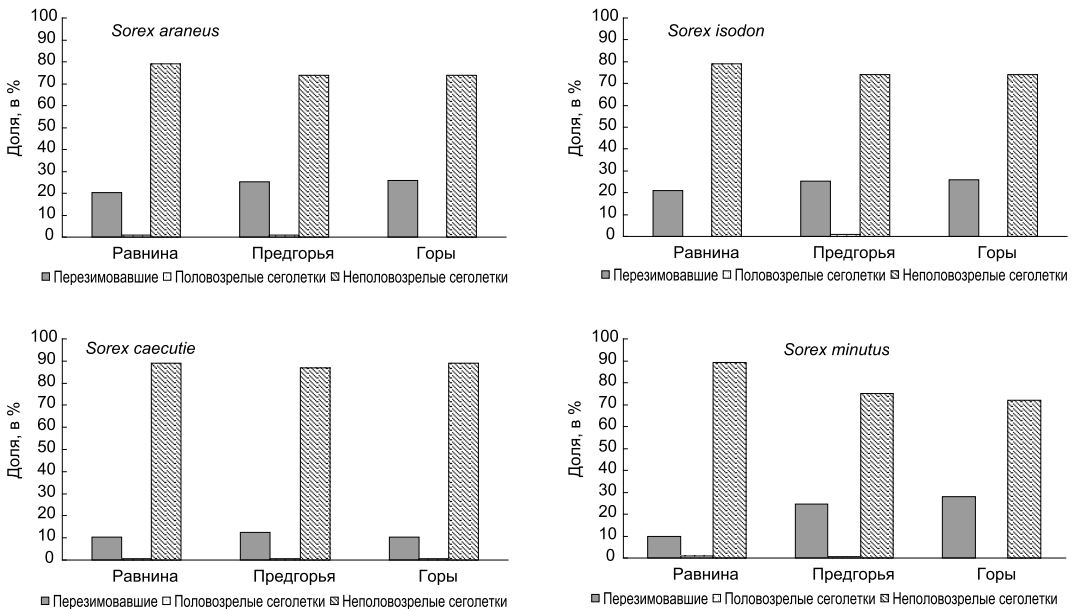


Рис. 60. Соотношение возрастных групп в популяциях фоновых видов землероек в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (июнь—август).

но статистически значимы ($F = 5,31$; $p < 0,05$). Большая доля перезимовавших животных (свыше 25%) отмечена также в горных лесах Косьювинского Камня на восточном макросклоне Северного Урала (Большаков и др., 1996). В средней равнинной тайге Республики Коми (бассейн Вычегды) взрослых зверьков значительно меньше — 11,2% (Бобрецов и др., 2007). У равнотубой бурозубки доля перезимовавших выше в равнинном районе (16,2%), чем в предгорьях и горах, в которых она одинакова (10,3%). Однако различия в данном случае незначимы из-за малочисленности выборки из равнинного района. У средней бурозубки число представителей старшей возрастной группы во всех районах отличается между собою слабо: их удельный вес меняется от 10,2 до 12,6%. Наиболее существенные различия выявлены у малой бурозубки. У нее доля перезимовавших животных в равнинной части составляет 10,8%, в предгорьях — 25,2%, в горах — 28,5%.

Таким образом, общей спецификой демографии популяций мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника является возрастание удельного веса перезимовавших животных в горных ландшафтах. Наши данные подтверждают и материалы Б.В. Тестова (1993) по этой же территории. У красной полевки на севере горного района доля перезимовавших животных в уловах достигает в среднем 21,3%. Но эти данные приведены для второй половины лета. С учетом июня это число, безусловно, будет выше. В горной тайге Полярного Урала в конце июля — начале августа по данным В.С. Балахонова (Мелкие млекопитающие ..., 1986) число этой возрастной группы составило 47,3%, половозрелых сеголеток — 26,3%, неполовозрелых сеголеток — 26,4%.

Наиболее существенные различия в возрастном составе популяций животных между ландшафтными районами наблюдаются по годам. Рассмотрим динамику возраст-

ной структуры популяций на примере красной полевки и обыкновенной бурозубки. Для флуктуирующих популяций мелких млекопитающих хорошо известна связь демографических параметров с изменениями уровня численности. У красной полевки такая статистически значимая связь выявлена для сеголеток всех ландшафтных районов заповедника, но отсутствовала у перезимовавших животных. При этом для половозрелых сеголеток она была отрицательной, а для неполовозрелых сеголеток положительной. Доля половозрелых сеголеток увеличивалась в годы низкой численности и уменьшалась в годы высокой плотности. Значения коэффициента корреляции Спирмена колебались по районам от $-0,70$ до $-0,84$ ($p < 0,001$).

Учитывая синхронный характер изменений обилия красной полевки в разных типах ландшафтов, можно было бы ожидать и большого сходства в динамике соотношения возрастных групп. Однако оказалось, что довольно часто наблюдаются большие различия в возрастном составе данного вида в разных районах (рис. 61). Так, в 1989 г. удельный вес половозрелых сеголеток в уловах на равнине составлял 17,5%, в то же время в горных районах их было очень мало — от 2,0% (предгорья) до 0,5% (горы). Но при этом число перезимовавших животных в последних районах было значительно выше, чем на равнине. В 1998 г. в равнинной части доля перезимовавших в уловах составляла 9,6%, в других районах — от 32,4 до 35,4%. При этом число половозрелых сеголеток было в два раза выше на равнине. В 2001 г. примерно при одинаковом участии половозрелых сеголеток значительные различия наблюдались в популяциях красной полевки среди перезимовавших и неполовозрелых сеголеток. Первых на равнине было всего 5,4%, в предгорьях — 16,7%, а в горах — 41,7%. Удельный вес неполовозрелых сеголеток при этом уменьшался от 84,9% (на равнине) до 53,2% (в горах). В 2008 г. доля перезимовавших животных в равнинной и в предгорной тайге была одинаковой, но во втором районе в два раза больше половозрелых сеголеток. В горах перезимовавшие полевки почти не уступали по численности сеголеткам, при этом доля половозрелых сеголеток была такой же, как и на равнине.

Таким образом, основные различия затрагивают чаще всего группу перезимовавших животных и половозрелых сеголеток. Несогласованность в динамике возрастной структуры популяций ландшафтных группировок красной полевки на фоне их сопряженных динамик объясняется разным уровнем численности и некоторыми биологическими особенностями (продолжительность жизни), обусловленных ландшафтной спецификой.

У обыкновенной бурозубки сопряженность в динамике численности отмечена только между равнинным и предгорным районами. Хотя пики обилия животных совпадают во всех типах ландшафтов. Уровень численности и здесь имеет большое значение в динамике возрастного состава популяций землероек. В равнинной популяции значимые связи между обилием и демографическими параметрами отсутствовали. В предгорном районе, где уровень численности вида выше, доля перезимовавших животных достоверно коррелировала с показателями обилия ($-0,74$; $t = 5,29$; $p < 0,001$). Значение показателя корреляции Спирмена у горных животных (численность наиболее высокая) еще выше ($-0,86$; $t = 5,32$; $p < 0,001$).

Возрастной состав популяций обыкновенной бурозубки варьирует по годам сильнее, чем у красной полевки (рис. 62). Ландшафтные различия в динамике демографической структуры этого вида выражены очень четко. Они заключаются в том, что от равнины в направлении гор увеличивается число лет с преобладанием в популяции перезимо-

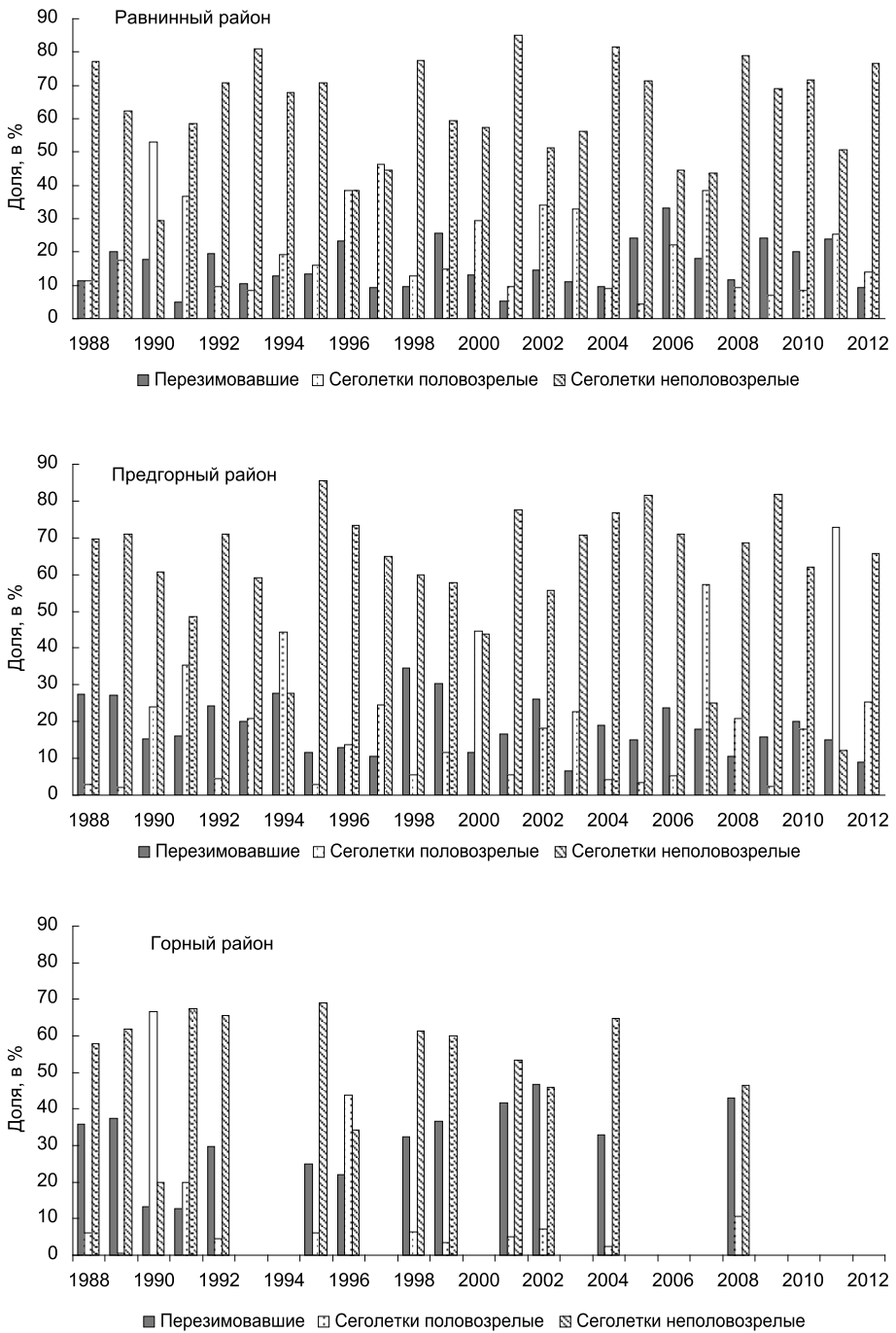


Рис. 61. Динамика возрастного состава красной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

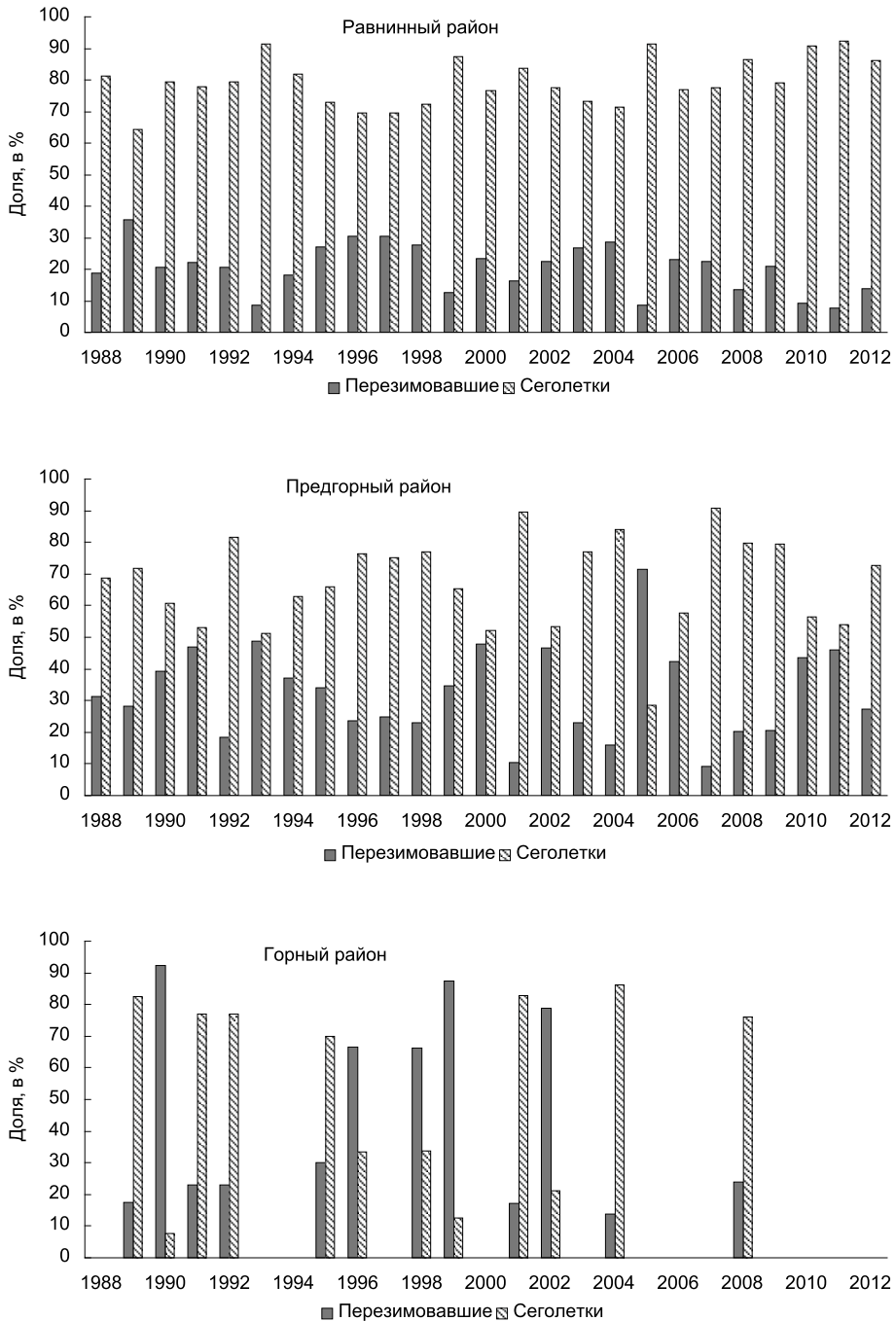


Рис. 62. Динамика возрастного состава обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

вавших животных. В равнинной части заповедника такие годы отсутствовали: доля старшей возрастной группы изменялась от 7,7 до 35,6%. В предгорьях она варьировала от 9,3 до 71,4%. В этом районе отмечен один год, когда в уловах доминировали перезимовавшие (2005 г.). В трех случаях соотношение разных возрастных групп было примерно одинаковым. А вот в горах уже зарегистрировано пять таких случаев. При этом удельный вес представителей старшей возрастной группы в 1990 г. составил 92,3%, а в 1999 г. — 87,5%.

Такие существенные различия в динамике соотношения возрастного состава животных между районами обусловлены погодными условиями. Особенно губительны для землероек продолжительные похолодания в конце мая (Бобрецов и др., 2003), которые в горах бывают довольно регулярно. В холодные годы животные очень слабо размножаются, поэтому в уловах преобладают практически одни взрослые животные. Возвраты холодов в предгорьях и на равнине выражены гораздо слабее.

6.2. Половая структура популяций

Половая структура популяций животных определяется первичным (при оплодотворении), вторичным (у новорожденных) и третичным (у взрослых) соотношением полов. Первичное соотношение полов у многих таксонов животных, в том числе и у млекопитающих, близко 1:1. Но в дальнейшем под влиянием различных факторов (Hardy, 1997) соотношение полов зачастую сдвигается в сторону превалирования одного из них. В большинстве случаев такое смещение имеет адаптивное значение (Шварц, 1980; West, Sheldon, 2002). Многочисленные примеры различий в численном соотношении самцов и самок приведены в ряде отечественных и зарубежных обзорных работ (Большаков, Кубанцев, 1984; Clutton-Brock, Iason, 1986).

Для объяснения механизмов, объясняющих распределение полов у птиц и млекопитающих, было предложено одиннадцать гипотез (Cockburn et al., 2002). Наибольшую популярность получила гипотеза Триверса-Уилларда и ее различные модификации (Trivers, Willard, 1973; Grant, 2003; Cameron, 2004). Суть ее заключается в том, что матери должны производить больше детенышей того пола, который получает максимальную выгоду от её состояния в данных условиях. Поэтому самки в благоприятных условиях производят больше самцов и наоборот. Энергетическая стоимость рождения и воспитания мужских особей выше, чем женских (Clutton-Brock et al., 1981). Однако эта гипотеза хорошо работает в случаях, когда виды приносят по одному помету (Frank, 1990), и в меньшей степени применима для многоплодных видов млекопитающих (Koskela et al., 2009; Yin et al., 2011).

Эта гипотеза привлекает внимание к тому, что физиологическое состояние самок является существенным фактором, определяющим соотношение полов. В настоящее время существует много доказательств этому (Назарова, Евсиков, 2000; Wedekind, 2002; Koskela et al., 2009; Ryan et al., 2011). Так, низкая упитанность самок водяной полевки во время беременности сопряжена с повышением перинатальной смертности и сдвигом соотношения полов в потомстве в пользу самцов. В благоприятных условиях, при высокой ресурсной обеспеченности, соотношение полов при рождении не отличается от 1:1 (Евсиков и др., 1997; Назарова, 2008).

Другим внутренним фактором, который оказывает влияние на половой состав популяций млекопитающих, является возраст. У мелких млекопитающих в силу их непро-

должительности жизни возрастные изменения перекрываются реакцией организмов на условия существования (Покровский, Большаков, 1979). В какой-то мере влияние возраста проявляется в сезонных сдвигах в соотношении полов в пометах. Сезонная динамика полового состава проходит, по словам Э.В. Ивантера (1975), по единой для всех видов схеме и сводится к постепенному снижению преобладания самцов среди перезимовавших животных от весны к осени. Это подтверждается многими исследователями на разных видах мелких млекопитающих (Долгов и др., 1968; Наумов и др., 1969; Куприянова, 1978; Hansson, 1978; Churchfield, 1980; McShea, Madison, 1986; Докучаев, 1990; Рогов и др., 1999; Вольперт, Шадрина, 2002; Bruja et al., 2005; Janova et al., 2008, и др.). Однако в одних случаях устойчивое преобладание самцов остается на протяжении всего лета (Чернявский, Лазуткин, 2004; Слугу, 2009), в других уже с середины лета или в его конце в уловах превалируют самки (Жигальский, 2012). Возможны и другие варианты сезонной динамики полового состава. Так, у темной полевки в Фенноскандии в начале сезона размножения соотношение полов близко 1:1, но уже в июле сильно смещено в сторону самок (Myllymäki, 1977). Считается, что доминирование самцов в весенне-летних уловах обусловлено их наибольшей активностью в этот период (Юдин, 1962; Ивантер, 1975). В северной тайге Западной Сибири весной у красной полевки в уловах преобладают самки (52,6–70%), их доля к осени снижается до 34,6–52,4% (Елистратова, Крутиков, 2003).

По некоторым данным самки у мелких млекопитающих могут регулировать соотношение полов (Lambin, 1994). Ряд видов полевок производят весной больше самок, а осенью самцов (Boonstra, 1989; Saitoh, 1990; Bond et al., 2003). Для полевки-экономки в Норвегии была показана способность к изменению полового состава в выводках в соответствии с доступностью ресурсов, конкурентоспособностью особей и наличием в локальном местообитании других размножающихся самок (Aars et al., 1995).

Во многих популяциях разных видов мелких млекопитающих в целом преобладают самцы. Такое соотношение отмечено для перезимовавших рыжих полевок в Карелии (Ивантер, 1975; Грищенко, 2002), на Среднем Урале (Кшнясев, Давыдова, 2011), на севере и в центральной части Русской равнины (Наумов и др., 1969; Куприянова, 1978), в Чехии (Suchomel, 2007), в Великобритании (Bush et al., 2002), в Финляндии (Norrdahl, Korpinmäki, 2002). Однако на Среднерусской возвышенности и в Западных Карпатах за весь период наблюдений не обнаружено значимых отклонений от пропорции 1:1 (Hlůška, Saniga, 2005; Дуванова, 2009). В островной популяции в Польше преобладают самки (Bujalska, 1986). У красной полевки на крайнем Северо-Востоке Сибири и на юге Якутии наблюдается устойчивое превалирование самцов (Чернявский, Короленко, 1979; Ревин, 1989; Цветкова, 1990; Вольперт, Шадрина, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004). Подобная ситуация отмечена для этого вида в Южном Забайкалье (Телешова, 2013) и на севере Западной Сибири (Буйдалина, 1988; Слугу, 2009). Такое устойчивое доминирование самцов часто объясняется тем, что самки в экстремальных условиях отмирают интенсивнее, чем самцы. На Урале соотношение полов у красной полевки близко 1:1, хотя здесь в одних районах численно преобладают самцы, в других — самки (Большаков, Кубанцев, 1984). На Алтае среди перезимовавших животных и неполовозрелых сеголеток отмечено больше самок (Марин, 1984). Половой состав популяций хомячка Эверсманна в разных районах различается (Картбаева и др., 2002). В популяциях обыкновенной бурозубки в разных частях ареала среди взрослых особей повсеместно превалируют самцы (Дунаева, 1955; Шварц,

1962; Ивантер, 1975; Куприянова, 1978; Тюрина, 1992; Большаков и др., 1996). Хотя в отношении и этого вида отмечены региональные различия в половом составе популяций (Hansson, 1978). У полевки-экономки Якутии половая структура различается в разных ландшафтных районах. У перезимовавших соотношение полов в пойменном и озерно-таежном ландшафтах близко 1:1, а в горном районе самки практически отсутствуют (Шадрина, Вольперт, 1990).

При изменении среды обитания соотношение полов часто уклоняется в сторону самцов или самок (Lambin, 1994; Hardy, 1997; West et al., 2002). Большое значение при этом имеет качество местообитаний (Wild, West, 2007). Еще Н.П. Наумов (1948) отмечал, что половой состав взрослых рыжих полевок и ряда других видов в значительной мере определяется кормностью и защищенностью местообитаний. В благоприятных по этим условиям биотопах преобладают самцы, в неблагоприятных условиях — самки. При ухудшении условий соотношение полов резко сдвигается в сторону самок (Шварц, 1980). Такими условиями могут стать доступность кормов, изменения в рационе животных (Navara, 2010) и температура воздуха. Так, Ш. Розенфельд и Р. Робертс (Rosenfeld, Roberts, 2004) обнаружили, что самки мышей при кормлении пищей с очень высоким содержанием жиров производят 67% самцов, в то время как при их недостатке — только 39% особей мужского пола. При пониженных температурах больше рождается самок (Lerchl, 1999).

Хорошей иллюстрацией к тому, как условия среды влияют на половой состав популяций мелких млекопитающих, являются материалы Л.Е. Лукьяновой (2013) по Висимскому заповеднику (Средний Урал). Здесь за довольно короткий отрезок времени среда менялась кардинально несколько раз. Изменение условий обитания вызывало сдвиги и в соотношении полового состава у рыжей полевки. До нарушения лесов соотношение полов у этого вида было близко 1:1, после пожара оно значительно сместилось в сторону самок.

Половая структура популяций мелких млекопитающих очень изменчива по годам, поэтому по характеру динамики она у большинства видов грызунов и насекомоядных относится к типу с неустойчивым соотношением полов (Большаков, Кубанцев, 1984). Многие исследователи связывают эти изменения с динамикой численности популяций (Наумов и др., 1969; Kalela, 1971; Krebs, Myers, 1974; Ивантер, 1975; Кошкина, Коротков, 1975; Hansson, 1978; Тестов, 1983; Курышев, 1985; Vuajlska, 1986; Куприянова, Калини, 1986; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Дупал, 1995; Чернявский, Лазуткин, 2004, и др.). Они сводятся к тому, что в годы низкой численности и во время ее подъема в популяции преобладают самцы, в годы высокой численности соотношение полов близко 1:1 (или в некоторых районах уклоняется в сторону самок), а в годы спада нередко численно превалируют самки. При этом реакция на плотность у разных возрастных групп часто нетождественна (Ивантер, 1975). У зимовавших рыжих полевок доля самцов снижается в годы низкой весенней численности, а у сеголеток позднелетних выводов — наоборот, в годы высокой. Вместе с тем, у популяций некоторых видов связь полового состава с обилием отсутствует (Малышев, 1992; Wolff et al., 2002; Bond et al., 2003; Оленев, Григоркина, 2011). Так, например, у средней бурозубки Северо-Восточной Азии подобная связь отмечена в популяции на Омолоне, и в то же время она отсутствовала в популяциях на Челомдже (Докучаев, 1990).

В Печоро-Илычском заповеднике наблюдаются отчетливые ландшафтные различия в соотношении полов в популяциях разных видов. У красной полевки (рис. 63) в рав-

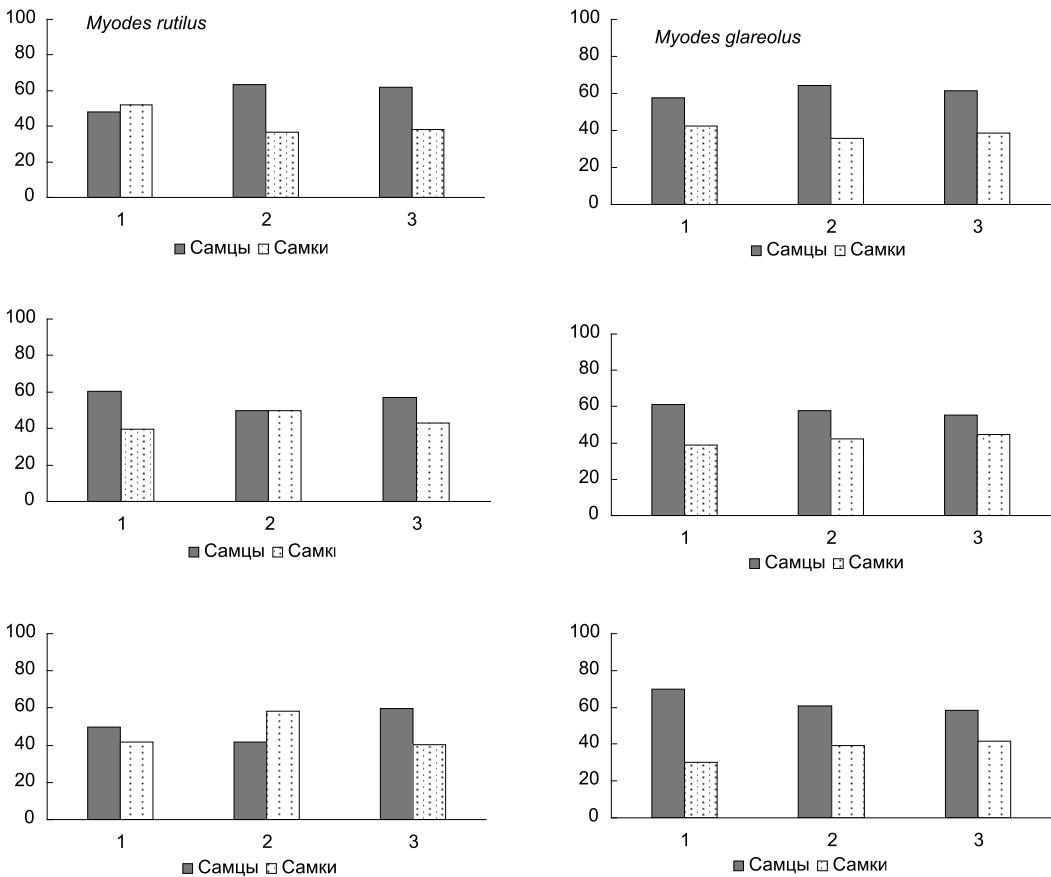


Рис. 63. Половая структура популяций лесных полевок во второй половине лета в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника. Верхние рисунки — равнинный район, средние рисунки — предгорный район, нижние рисунки — горный район. 1 — перезимовавшие, 2 — половозрелые сеголетки, 3 — неполовозрелые сеголетки.

нинном (47,8%) и горном (49,7%) районах доля самцов равна числу самок. В предгорьях самцы преобладают в уловах во второй половине лета ($\chi^2 = 24,9$; $p < 0,001$). Среди половозрелых молодых животных на равнине в уловах доминируют самцы (63,4%; $\chi^2 = 21,6$; $p < 0,001$). В предгорном районе их соотношение близко 1:1 (50,1%), а в горах уже преобладают самки (58,2%; $\chi^2 = 3,94$; $p < 0,05$). Среди неполовозрелых сеголеток повсеместно соотношение полов уклоняется в сторону самцов. Ландшафтные различия в половом составе выражены среди взрослых животных между предгорным районом с одной стороны и равнинным и горным районами с другой стороны ($F = 4,58-4,25$; $p < 0,05$). Статистически значимые различия отмечены также между районами в группе половозрелых сеголеток. Наши данные согласуются с материалами В.П. Теплова (1954) по Печоро-Илычскому заповеднику в отношении молодых животных красной полевки. Однако противоречат его выводу о преобладании среди взрослых особей самок. По его

оценке для территории заповедника самцы составляли всего лишь 22%, тогда как по нашим данным соотношение полов или равно 1:1 или в уловах преобладают самцы. Судя по материалам Б.В. Тестова (1983), в горном районе на севере заповедника в среднем за все годы соотношение полов уклонялось в сторону самцов.

Считалось, что у рыжей полевки соотношение самцов и самок в популяциях близко 1:1. Сдвиги, которые имеют место, вызваны зачастую случайностью материала (Европейская рыжая полевка, 1981). Однако, как уже было показано в литературном обзоре, это далеко не так. Отклонения от пропорции 1:1 носят закономерный характер. В Печоро-Ильчском заповеднике среди всех возрастных групп значимо преобладают самцы. При этом прослеживается тенденция к увеличению доли самцов среди взрослых животных от равнины (57,4%) к горам (65,2%). Среди неполовозрелых сеголеток самцов больше на равнине. Различия между выборками равнинного и предгорного районов оказались значимыми ($F = 6,11$; $p < 0,05$). По данным В.П. Теплова (1954), в популяции рыжей полевки Печоро-Ильчского заповедника среди взрослых преобладали самки (29%), правда, этот вывод был сделан на небольшой выборке ($n = 35$). Наши выводы подтверждают и материалы сыктывкарских зоологов о преобладании в целом в уловах самцов в средней тайге Республики Коми (Млекопитающие ..., 1994).

Среди серых полевок отмечено отчетливое повышение удельного веса самцов среди старшей возрастной группы в направлении гор (рис. 64). Так, у темной полевки в равнинном (47,6%) и предгорном (54,7%) районах заповедника соотношение полов достоверно не отличается от 1:1. В горах оно сильно уклоняется в сторону самцов (69,6%; $\chi^2 = 29,4$; $p < 0,001$). Поэтому по числу самцов этот район значимо отличается от других типов ландшафтов. Такие же закономерности в этой возрастной группе наблюдаются и у полевок-экономки.

Среди половозрелых сеголеток темной полевки во всех районах достоверно преобладают самки. Доля самцов колеблется от 34,7 до 36,9%. При этом различий в половом составе между районами не выявлено. Среди неполовозрелых сеголеток повсеместно больше самцов. У полевок-экономки наблюдается преобладание самцов у половозрелых молодых животных в равнинном и горном районах (соответственно, 61,5 и 65,3%) и самок в предгорьях заповедника (38,9%). Различия в этом случае между районами достоверны: значения критерия Фишера составляют между равниной и предгорьями 3,96 ($p < 0,05$), между горами и предгорьями — 24,43 ($p < 0,001$). Среди неполовозрелых особей этого вида соотношение полов в равнинном районе близко 1:1, в других районах доминируют самцы (более 64%).

Половая структура у лесного лемминга отличается от других видов мелких грызунов тем, что в популяциях этого вида устойчиво преобладают самки (Новиков, 1941; Kalela, Oksala, 1966; Smith, Stenseth, 1978; Большаков, Кубанцев, 1984; Eskelinen, 2004, и др.). В Финляндии средняя доля самцов в популяции составляет только 25% (Eskelinen, 2004). В Печоро-Ильчском заповеднике она колеблется среди взрослых животных разных ландшафтных районов от 30% (равнина) до 44,9% (предгорья). На Южном Урале этот показатель достигает 32,5% (Мелкие млекопитающие ..., 1986). В этой связи интересны данные по Северо-Востоку Сибири, где соотношение полов в данной возрастной группе близко 1:1 (Вольперт, Шадрин, 2002). Среди неполовозрелых сеголеток лесного лемминга в Печоро-Ильчском заповеднике преобладают также самки. При этом достоверных различий между районами не обнаружено. Вместе с тем, соотношение полов сильно различается в группе половозрелых зверьков. В равнинном и

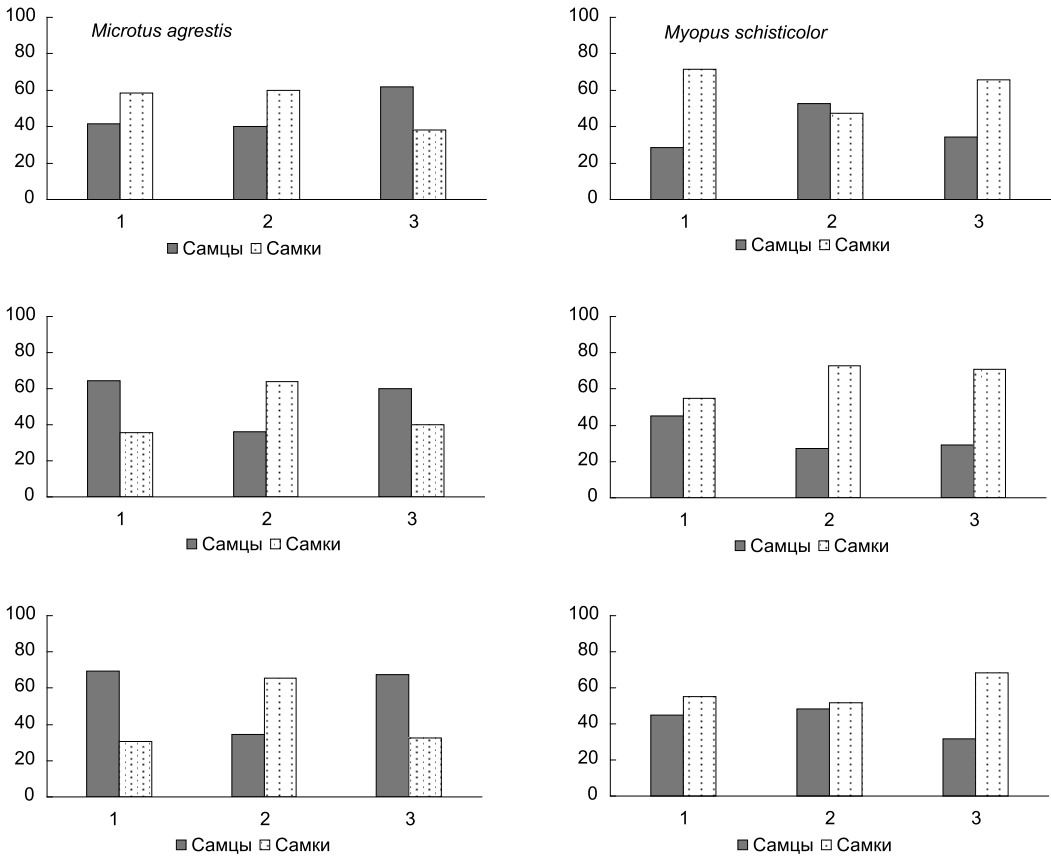


Рис. 64. Половая структура популяций темной полевки и лесного лемминга во второй половине лета в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. Верхние рисунки — равнинный район, средние рисунки — предгорный район, нижние рисунки — горный район. 1 — перезимовавшие, 2 — половозрелые сеголетки, 3 — неполовозрелые сеголетки.

горном районах соотношение самок и самцов было одинаковым (соответственно, 52,4 и 48,4%), в предгорьях явно доминируют самки (73%; $\chi^2 = 26,7$; $p < 0,001$). Различия между предгорьями и другими районами значимы. Они, вероятно, обусловлены тем, что именно в предгорном районе для лесного лемминга складываются наиболее оптимальные условия. В этих условиях среди сеголеток созревает большее число самок, что является необходимым для резкого нарастания численности.

У обыкновенной бурозубки (рис. 65) среди перезимовавших особей на равнине и особенно в горах преобладают самцы (соответственно, 64,5%; $\chi^2 = 41,2$; $p < 0,001$ и 75,8%; $\chi^2 = 123,4$; $p < 0,001$). Различия между районами статистически значимы ($F = 10,13$; $p < 0,01$). В предгорной тайге соотношение полов близко 1:1 (49% самцов в уловах) и значимо отличается от других районов. Среди сеголеток этого вида число самцов и самок в выборках всех районов равно. Ранее В.П. Тепловым (1954) в этом

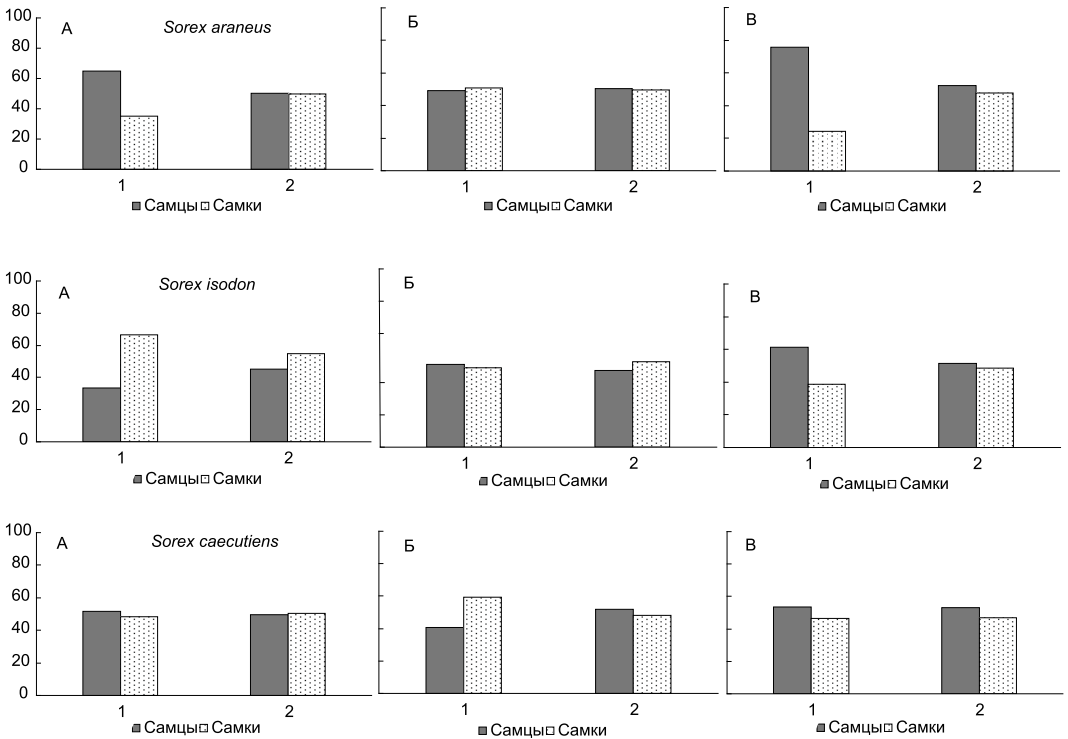


Рис. 65. Половая структура популяций землероек-бурозубок во второй половине лета в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. Районы: А — равнинный, Б — предгорный, В — горный. 1 — перезимовавшие, 2 — сеголетки.

регионе на относительно небольшом материале было отмечено преобладание самцов среди молодых животных (61%). Что же касается их доминирования в уловах старшей возрастной группы, то это обычное явление для обыкновенной бурозубки. Интерес вызывает тот факт, что такое стойкое превалирование этой половой группы сохраняется в заповеднике и во второй половине лета.

У средней бурозубки соотношение полов на равнине (51,8%) и в горах (54,8%) заповедника близко 1:1 и не различается между этими районами, тогда как в предгорном районе достоверно преобладают самки (59,3%; $\chi^2 = 14,3$; $p < 0,001$). Различия в половом составе между предгорным районом с одной стороны и равниной и горами с другой значимы ($F = 4,02-5,86$; $p < 0,05$). Среди сеголеток всех районов число самцов и самок примерно одинаково: доля самцов изменялась от 49,6% на равнине до 53,2% в горах. Достоверных различий между районами не обнаружено. Наши данные за исключением предгорного района в целом согласуются с материалами И.Ф. Куприяновой (Млекопитающие ..., 1994) по средней тайге бассейна среднего течения реки Вычегды, где в обеих возрастных группах соотношение полов было близко к 1:1.

Судя по литературным данным, половой состав равнозубой бурозубки отличается от других видов землероек отсутствием доминирования самцов, особенно среди молодых животных (Вольперт, Шадрин, 2002). Соотношение полов у этого вида в средней тай-

ге Республики Коми примерно равно (Млекопитающие ..., 1994). В Печоро-Илычском заповеднике в равнинном районе наблюдается некоторое преобладание самок. Однако из-за малого объема материала доказать статистическую значимость различий не представляется возможным. В целом же для всех ландшафтных районов характерно равное число самцов и самок в уловах в обеих возрастных группах.

Среди перезимовавших особей малой бурозубки значительно доминируют самцы. Причем их доля увеличивается в горах до 77,1% против 68,4% на равнине. Соотношение полов в равнинном и горном районах близко 1:1, в предгорьях в уловах преобладают самцы — 57,5% ($\chi^2 = 8,0$; $p < 0,01$). При этом достоверно значимых различий по доле самцов между районами выявить не удалось.

Половой состав у разных видов мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах сильно варьирует по годам. Однако устойчивое преобладание самцов среди перезимовавших животных в уловах не отмечено. Так, у красной полевки Печоро-Илычского заповедника доля этой половой группы в равнинном районе колеблется от 20,0 до 66,7%, в предгорьях — от 20,0 до 85,7%, в горах — от 33,3 до 75,0% (рис. 66). Таким образом, во всех районах отмечены годы, когда в популяции преобладают самки. Из 25 лет наблюдений на равнине наблюдалось пять таких случаев, в предгорьях — три случая. В горах при меньшем временном отрезке отмечено три подобных года. При этом годы доминирования самок в популяциях красной полевки в разных районах не совпадали, что свидетельствует об отсутствии синхронности в изменениях полового состава. Среди неполовозрелых сеголеток практически во все годы в уловах доминировали самцы, реже соотношение самцов и самок было близко 1:1. Доля самцов среди этой возрастной группы колебалась в равнинной части заповедника от 47,8 до 100%, в предгорьях — от 42,9 до 100%, в горах — от 51,6 до 78,6%. И только однажды (2000 г.) в предгорной тайге было отмечено значимое преобладание самок в популяции данного вида.

Изменение соотношения полов в разные годы обусловлено, как уже отмечалось выше, разной реакцией самцов и самок на вариабельность условий существования. При ухудшении условий гибнут в первую очередь самцы, поэтому половая структура животных уклоняется обычно в сторону самок. Изменения среды обитания во многом определяют и динамику численности разных видов мелких млекопитающих. В этом контексте падение численности является результатом ухудшения условий, в результате чего размножение затормаживается, а смертность особенно самцов достигает максимальных величин. Поэтому довольно часто постулируется связь между половой структурой популяции и уровнем обилия.

В Печоро-Илычском заповеднике такая связь найдена у красной полевки в горном районе на севере резервата (Тестов, 1983, 1993). В период максимумов численности соотношение полов у перезимовавших и неполовозрелых сеголеток приближалось 1:1, а в период минимумов сдвигалось в сторону избытка самцов. Нами по данному виду на большем временном отрезке отмечена достоверно значимая связь между долей самцов и уровнем обилия только в группе сеголеток (рис. 67). В равнинном районе она характерна для половозрелых самцов ($r = -0,68$; $t = 4,54$; $p < 0,001$), в предгорных лесах — для половозрелых ($r = -0,65$; $t = 4,24$; $p < 0,001$), и неполовозрелых ($r = -0,47$; $t = 2,58$; $p < 0,01$) молодых животных, в горах — для неполовозрелых сеголеток ($r = -0,64$; $t = 2,78$; $p < 0,05$). Такая связь везде была отрицательной, то есть в годы высокой численности доля самцов понижалась, и, наоборот, в годы низкой численности повышалась.

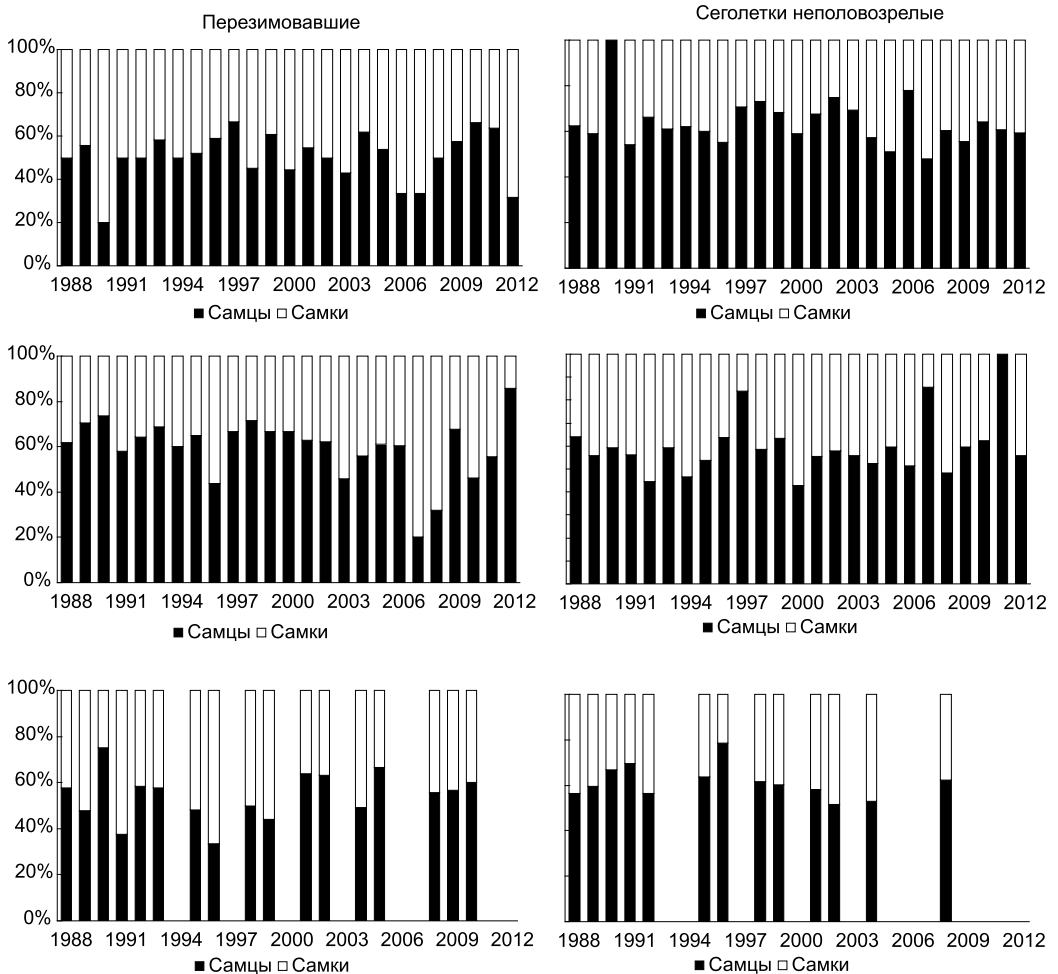


Рис. 66. Динамика полового состава у красной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. Верхние рисунки — равнинный район, средние рисунки — предгорный район, нижние рисунки — горный район.

Таким образом, наши данные подтверждают выводы В.Б. Тестова, но только для молодых животных. В этой связи следует отметить, что в Карелии для близкого вида — рыжей полевки наиболее отчетливая корреляция проявляется также в группе ранних прибылых особей (Ивантер, 1975). Ю.П. Губарь (1970) отмечал увеличение доли самцов в популяции красной полевки на севере Архангельской области, как в годы высокой плотности, так и в годы неблагоприятные по погодным условиям.

У обыкновенной бурозубки соотношение полов по сравнению с красной полевкой еще менее устойчиво по годам (рис. 68). В равнинном районе доля самцов среди перезимовавших животных колеблется от 12,5 до 100%, в предгорном районе — от 16,5 до 93,8%, в горах — от 47,4 до 100%. В некоторые годы в первых двух районах зафиксировано преобладание в уловах самок, иногда очень существенное. Так, в 1992 г. в

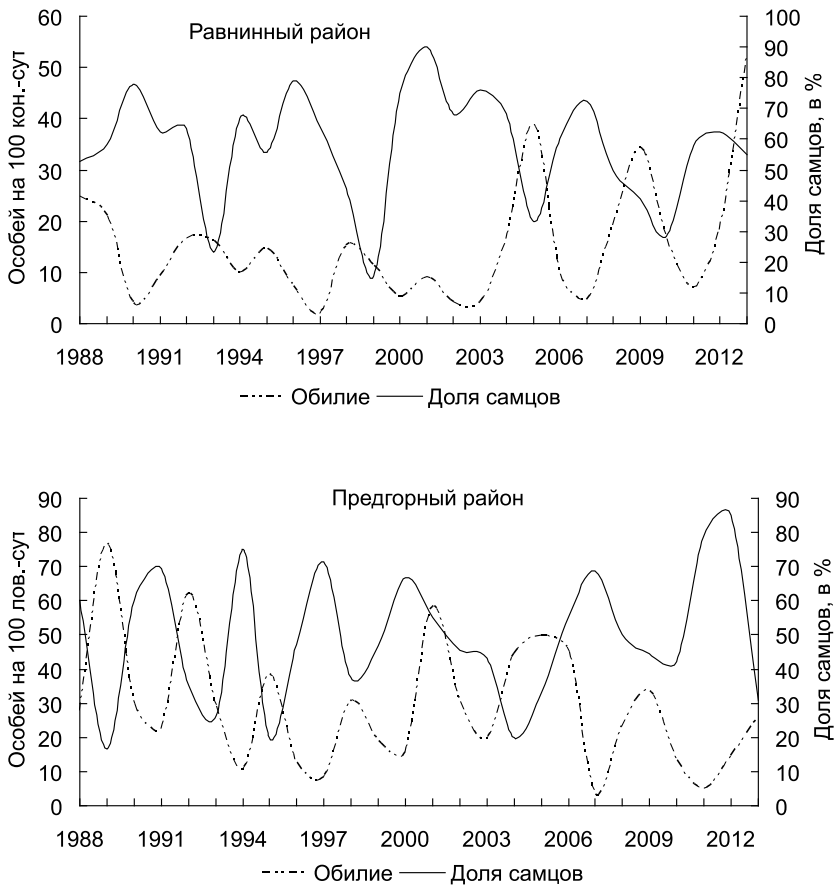


Рис. 67. Изменение доли самцов половозрелых сеголеток красной полевки от уровня численности популяции в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

предгорьях среди 97 отловленных перезимовавших зверьков была 81 самка (83,5%). Отмечена синхронность в изменении соотношения полов у этого вида между равнинным и предгорными районами ($r = +0,44$; $p = 0,03$). В горном районе практически во все годы в популяции преобладали самцы и лишь в 1989 г. соотношение полов оказалось близко 1:1. Здесь отсутствовали годы с доминированием в уловах самок.

Среди сеголеток соотношение полов также сильно менялось по годам. Доля самцов в этой возрастной группе на равнине изменялась от 30,0 до 86,7%, в предгорьях — от 25,0 до 67,4%, в горах — от 37,5 до 100%. В некоторые годы во всех районах в уловах преобладали самки.

Ранее преобладание самок у обыкновенной бурозубки в отдельные годы отмечено в средней тайге ряда равнинных районов Русской равнины. Например, на юге Архангельской области доля перезимовавших самцов менялась от 44,1 до 78%, но при этом соотношение полов у сеголеток во все годы было близко 1:1 (Куприянова, Калинин,

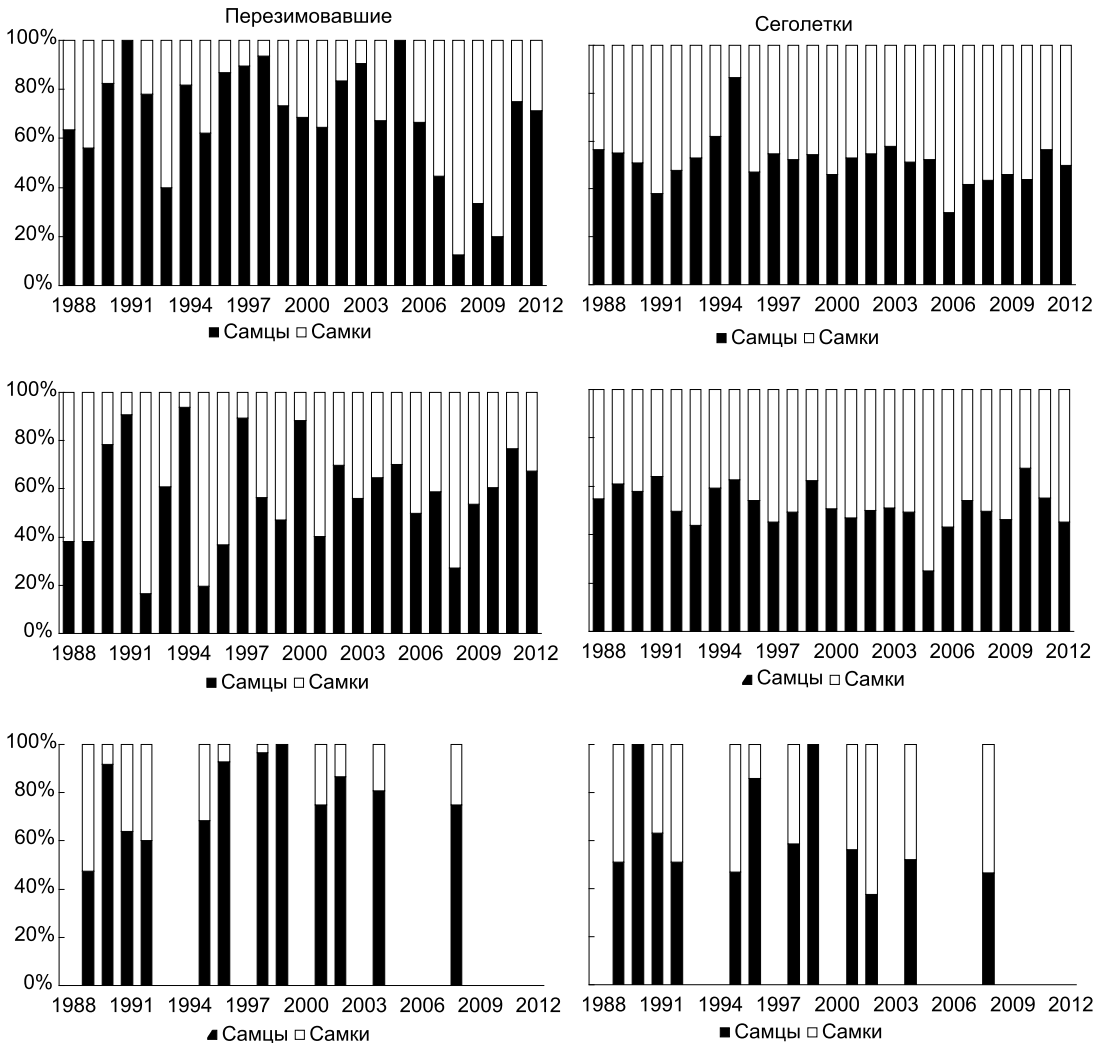


Рис. 68. Динамика полового состава у обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. Верхние рисунки — равнинный район, средние рисунки — предгорный район, нижние рисунки — горный район.

1986). В бассейне среднего течения Вычегды удельный вес взрослых самцов варьировал от 29,4 до 69,2% (Бобрецов и др., 2007). В то же время среди молодых животных соотношение самцов и самок было более устойчивым и равным за исключением только одного года, когда в уловах доминировали самки.

Как и в случае с красной полевкой, у обыкновенной бурозубки обнаружена связь изменчивости полового состава с уровнем численности (рис. 69). Наиболее отчетливо эта закономерность проявляется у перезимовавших животных, что подтверждает выводы других исследователей для данного вида (Ивантер, 1975; Куприянова, Калинин,

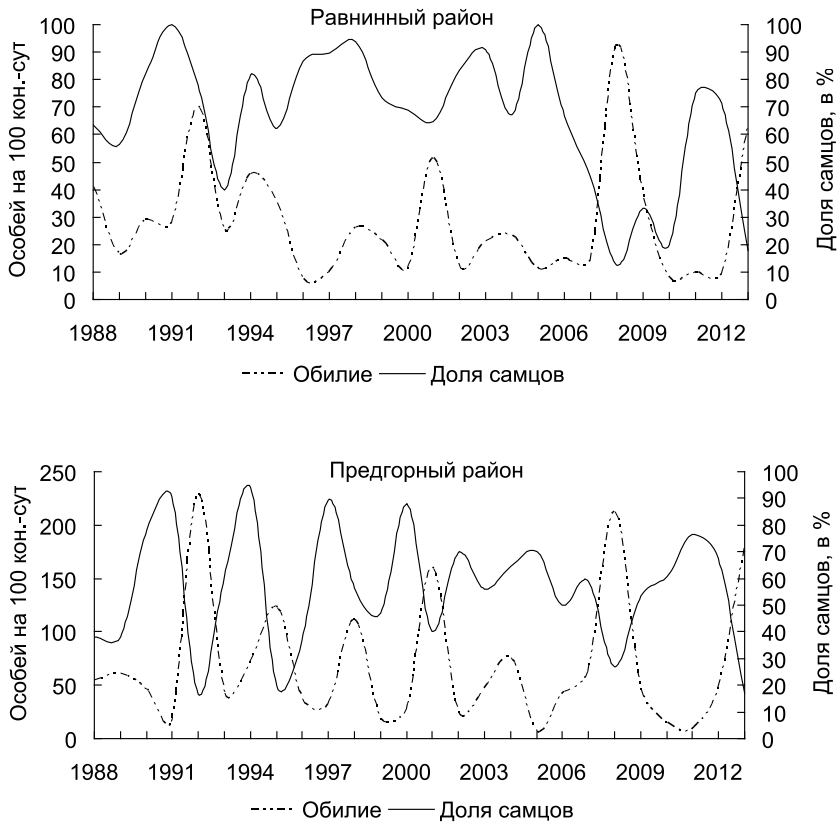


Рис. 69. Изменение доли самцов перезимовавших животных обыкновенной бурозубки от уровня численности популяции в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника.

1986; Млекопитающие ..., 1994). Однако эта связь отмечена в данной группе животных только в предгорном и горном районах, где уровень численности значительно выше, чем на равнине. Так, значения рангового коэффициента Спирмена для равнинной популяции составили $-0,29$ ($p = 0,14$), для предгорных животных — $-0,58$ ($p = 0,002$), для гор — $-0,62$ ($p = 0,03$). Доля самцов уменьшалась в годы высокого обилия и увеличивалась в годы низкой численности. При этом наблюдалась синхронность в изменении доли перезимовавших самцов между равнинным и предгорным районами ($r = 0,44$; $t = 2,36$; $p = 0,03$). Особенно четко зависимость между уровнем численности вида и числом самцов выражена в горном районе. Здесь в годы затяжной и холодной весны, как правило, показатели обилия землероек резко уменьшались (от 5,2 до 13,6 экз. на 100 кон.-сут. при среднем индексе в 72,7 экз.). В такие годы удельный вес перезимовавших самцов колебался в пределах 86,7–100%.

Таким образом, соотношение полов у разных видов мелких млекопитающих и его динамика имеют определенные особенности в разных ландшафтных условиях. Это достигается как в результате неравномерного отмирания самцов и самок, так и интенсивности размножения животных в разных типах ландшафтов. Половая структура

представляет собой один из элементов гомеостатических популяционных процессов, обеспечивающих относительную динамическую стабильность популяции в изменяющихся условиях среды (Наумов и др., 1969; Шварц, 1980, Большаков, Кубанцев, 1984).

Заключение

Приведенные в главе многочисленные примеры показывают, что возрастная и половая структура популяций у разных видов мелких млекопитающих очень изменчива в пространстве и во времени. Такая изменчивость обусловлена тем, что соотношение возрастных групп и соотношение полов формируются в результате сложного взаимодействия внутривидовых механизмов и среды обитания. Это находит отражение в том, что разные исследователи порою приводят противоречивые данные по одному и тому же аспекту данной проблемы. Ведущими факторами лабильности половозрастной структуры являются изменчивость среды обитания и уровня численности животных (Krebs, Myers, 1974; Ивантер, 1975; Докучаев, 1990; Kreuzer, Huntly, 2003; Reed, 2007; Wild, West, 2007; Clutton-Brock, Sheldon, 2010; Жигальский, 2011б; Ergon et al., 2011). Из средовых факторов особенно значимы ландшафтные условия. В разных типах ландшафтов демографические показатели у одного и того же вида сильно различаются.

По мнению С.С. Шварца (1980) и В.Н. Большакова (1984), оптимальные показатели возрастной и половой структуры популяций являются одними из основных экологических механизмов приспособления животных к конкретным условиям их обитания. Это обусловлено тем, что изменение соотношения возрастных и половых групп существенным образом сказывается на темпах репродукции, а соответственно и на общей численности популяции и ее динамике.

Среди них возрастная структура — один из важнейших показателей популяции. Она формируется под действием процессов размножения и смертности, подвержена сильным колебаниям, но и сама в значительной степени определяет направление и интенсивность этих процессов (Gliwicz, 1983; Жигальский, 2011б). Это дало повод некоторым исследователям считать изменения в возрастной структуре причиной циклических колебаний численности у мелких млекопитающих (Boonstra, 1994; Tkadlec, Zejda, 1998; Oli, Dobson, 2001). Более того, С.С. Шварцем (1965, 1990) была показана роль возрастной структуры как одного из ведущих экологических механизмов микроэволюционных процессов.

Наши материалы во многом подтверждают основные закономерности, описанные для возрастной и половой структуры популяций мелких млекопитающих, и дополняют их. Это, прежде всего, относится к ландшафтным различиям в соотношении возрастных и половых групп разных видов полевок и землероек и к их динамике. Было показано, что половозрастная структура популяций животных очень лабильна и ландшафтные условия являются существенным фактором в ее изменчивости.

1. Различия в возрастной структуре мелких млекопитающих разных ландшафтных районов Печоро-Илычского заповедника заключаются в увеличении доли перезимовавших животных от равнины к горам и уменьшении доли неполовозрелых сеголеток. Они наиболее значительны среди лесных и серых полевок. Число взрослых особей у этих видов в горах в 2,6–9 раз больше, чем на равнине. В меньшей степени это относится к землеройкам. Статистически значимое число перезимовавших больше в

горах только у малой бурозубки, тогда как у других видов их число примерно одинаково во всех районах. Данные различия обусловлены тем, что у мелких млекопитающих в горах по сравнению с равниной укорочен репродуктивный период, меньше число пометов. В этих условиях компромиссом между размножением и сосуществованием видов в горных районах является более высокая выживаемость животных, чем на равнине (Большаков, 1969; Zammuto, Millar, 1985; Yoccoz, Mesnager, 1999), в результате чего здесь и увеличивается удельный вес взрослых особей. Высокая доля перезимовавших животных, сопоставимая с показателями, полученными нами для красной полевки, отмечена для этого вида на западном макросклоне Северного Урала и другими исследователями (Тестов, 1993). Отсутствие значимых различий у многих видов землероек связаны со значительной смертностью этой возрастной группы животных в горах во время затяжных и холодных весен, которые здесь отмечаются довольно регулярно.

2. Несмотря на синхронность колебаний численности многих видов мелких млекопитающих между ландшафтными районами, соотношение возрастных групп этих видов в них по годам не всегда совпадает. Наиболее существенные различия наблюдаются среди перезимовавших животных и половозрелых сеголеток у разных видов полевок. В некоторые годы в горах число перезимовавших животных у полевок составляет половину всей выборки, чего ни разу не отмечено в других районах. У землероек ландшафтные различия в динамике демографической структуры выражены более четко. Они заключаются в том, что от равнины в направлении гор увеличивается число лет с преобладанием в популяции перезимовавших животных, чего ни разу не наблюдалось у полевок. Если в равнинной части заповедника такие годы отсутствуют, то в предгорьях они составляют 4%, а в горах их число достигает 45%. Сдвиги в соотношении возрастных групп в популяциях мелких млекопитающих разных районов вызваны особенностями в размножении животных, продолжительностью жизни, уровнем численности и погодными условиями.
3. Ландшафтные различия в соотношении полов у мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника выражены сильнее, чем в возрастной структуре. Они носят более видоспецифический характер, поэтому выделить какие-то общие закономерности в изменчивости половой структуры довольно сложно. Даже у близких видов соотношение полов в разных возрастных группах значительно различается по районам. Так у красной полевки соотношение самцов и самок среди перезимовавших животных на равнине и в горах близко 1:1, тогда как в предгорьях в уловах преобладают самцы. У рыжей полевки число самцов уже повсеместно превышает число самок. При этом их доля достоверно увеличивается от равнины к горам. Среди половозрелых сеголеток красной полевки в равнинном районе доминируют самцы, а в горах — самки. У рыжей полевки среди этой возрастной группы повсеместно больше самцов. У перезимовавших обыкновенных бурозубок соотношение полов в разных ландшафтных условиях очень сходно с красной полевкой.
4. Специфика в соотношении полов у лесного лемминга и равнозубой бурозубки — превалирование в популяции самок — выявлена для этих видов и на территории заповедника. Однако и в этом случае ландшафтные условия вносят свои коррективы в изменчивость половой структуры этих видов. Если среди перезимовавших животных и неполовозрелых сеголеток самок достоверно больше, чем самцов повсеместно, то среди половозрелых сеголеток обнаружены ландшафтные различия. В

равнинном и горном районах, где численность вида относительно невысока, соотношение полов близко 1:1, а в предгорьях, где уровень обилия высок, в уловах существенно преобладают самки.

5. Выявлена статистически значимая связь параметров возрастной структуры с уровнем численности животных. У красной полевки во всех ландшафтных районах заповедника она отмечена для сеголеток обеих возрастных групп и отсутствует у перезимовавших животных. Для половозрелых сеголеток такая связь отрицательна, а для неполовозрелых сеголеток положительна. У обыкновенной бурозубки, наоборот, она выражена только среди перезимовавших особей и была отрицательной. Причем такая связь отмечена только у землероек предгорного и горного районов, где уровень численности значительно выше, чем на равнине.
6. В многолетней динамике полового состава полевки и землероек Печоро-Илычского заповедника отмечены годы с преобладанием в популяциях среди перезимовавших животных самок. У красной полевки их больше в равнинном и предгорном районах, в горах меньше. У обыкновенной бурозубки такие годы наблюдались лишь в первых двух районах. В горах устойчиво преобладают самцы, за исключением одного года, когда соотношение полов было равным. Среди молодых животных красной полевки самки практически никогда в течение наблюдаемого периода не доминировали, а вот среди сеголеток обыкновенной бурозубки их число в некоторые годы превышало число самцов во всех районах. При этом отсутствует какая-либо синхронность по годам в доминировании самок между районами.
7. Отмечена значимая отрицательная связь между обилием животных и долей самцов: в годы высокой численности число самцов в популяции снижается, а в годы низкой численности повышается. У красной полевки такая связь выявлена в обеих возрастных группах сеголеток, у обыкновенной бурозубки — у перезимовавших животных. Однако у обыкновенной бурозубки она наблюдается лишь в предгорном и горном районах, где уровень численности вида достаточно высок.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о значительной лабильности половозрастной структуры популяций мелких млекопитающих, которая меняется в зависимости от условий обитания. Ориентированность этих демографических параметров на определенный уровень обилия животных и емкость угодий определяют их значение в авторегуляторных процессах, контролирующей плотность популяций (Ивантер, 1975; Ивантер, Жигальский, 2000, 2011б). При этом реакция разных видов носит зачастую видоспецифический характер.

Глава 7.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЕЕ ОСОБЕННОСТИ В РАЗНЫХ ТИПАХ ЛАНДШАФТОВ

Численность популяций мелких млекопитающих не остается стабильной, она постоянно меняется. Экологические механизмы таких колебаний довольно просты и заключаются в изменении соотношения рождаемости и смертности, а также расселения (Северцов, 1942; Krebs, Myers, 1974; Коли, 1979; Бигон и др., 1989; Шилов, 1991; Batzli, 1996; Getz et al., 2006). Следует отметить, что некоторые исследователи считают первые два демографических параметра наиболее важными, в то время как процессам иммиграции и эмиграции придают второстепенное значение (Verner, Getz, 1985; Lin, Batzli, 2001; Getz et al., 2005). Вся сложность заключается в том, что причины, вызывающие изменения в соотношении рождаемости и выживаемости, очень разнообразны, часто взаимосвязаны между собой и неоднозначно воздействуют на популяции в разные годы на одной и той же территории, а также различаются на ландшафтном и региональном уровне. Такая многозначительность и является источником непрекращающейся дискуссии о механизмах динамики численности мелких млекопитающих, так как исследователи по-разному оценивают роль разных факторов и нередко пытаются делать акцент на каком-то одном из них. Стремление к однофакторным теориям объясняется тем, что подобные гипотезы легче поддаются проверке и хорошо биологически интерпретируемы (Hansson, 1984a). Однако, более или менее объективно объясняющие многолетние изменения численности полевков и землероек на одной территории, они совершенно не «работают» в других условиях. К тому же часто их роль очевидна только в определенные отрезки времени. На основании этого можно заключить, что динамика численности мелких грызунов находится под контролем многих факторов (Ивантер, 1975; Lidicker, 1988; Шилов, 1991; Евсиков, Мошкин, 1994; Krebs, 1996; Жигальский, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004, и др.), а проблема эта является многоуровневой (Межжерин, 1979; Межжерин и др., 1991; Лидикер, 1999). При этом вклад определенных факторов в динамику численности популяций мелких млекопитающих в разных регионах даже у одних и тех же видов будет существенно отличаться, что приводит к различиям в характере изменчивости обилия животных (Yoccoz, Ims, 2004; Ивантер, 2008).

Первая классификация типов динамики для млекопитающих была предложена С.А. Северцовым (1942), который выделил семь типов. В наиболее общем виде эта схема может быть сведена к трем вариантам — стабильный, лабильный и эфемерный (Шилов, 1998). Эфемерному типу динамики, отличающемуся резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, характерному для короткоживущих видов, имеющих высокую плодовитость, в наибольшей степени соответствуют мел-

кие млекопитающие (Шилов, 1998). Некоторые авторы разделяют популяции только на «циклические» и «нециклические» (Hansson, Henttonen, 1985). Однако в разряд нециклических популяций особенно у мелких млекопитающих явно попадают животные с разным типом динамики. Поэтому для этой группы животных была предложена другая классификация (Korpinaki et al., 2004). Было выделено три типа популяционной динамики: 1) периодические (циклические) колебания численности, 2) нерегулярные изменения обилия и 3) относительно стабильные популяции с очень незначительной амплитудой колебаний.

Циклические популяции у мелких млекопитающих широко распространены в природе. Они известны у полевков на севере Евразии (Kalela, 1962; Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Krebs, Myers, 1974; Ивантер, 1975; Максимов, 1984; Henttonen et al., 1985; Stenseth, 1999; Чернявский, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004; Lambin et al., 2006; Krebs, 2011, и др.). В последние годы отмечены у лесных полевков в бореальных лесах Северной Америки (Chevean et al., 2004; Elias et al., 2006; Boonstra, Krebs, 2012). Однако, судя по всему, здесь это явление распространено не так широко, как в Евразии. Из семи исследованных популяций лесных полевков динамика численности только в двух из них изменялась периодически (Boonstra, Krebs, 2012). Такие колебания встречаются и в более умеренных широтах Европы (Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1996; Жигальский, Кшнясев, 2000; Lambin et al., 2000; Tkadlec, Stenseth, 2001; Inchausti et al., 2009; Zub et al., 2012).

Для одних и тех же видов грызунов в зависимости от географического региона отмечены разные типы динамики популяций. Более того, выявлены географические градиенты в их смене. В Фенноскандии в северных популяциях рыжей и темной полевков изменения численности носят циклический характер, тогда как южные популяции являются стабильными (Hansson, Henttonen, 1985a; Vjørnstad et al., 1995). На острове Хоккайдо в Японии циклическость популяций у красно-серой полевки также возрастает с юга на север (Saitoh et al., 1998). В то же время у обыкновенной полевки на севере Центральной Европы существуют стабильные популяции, а на юге — циклические (Tkadlec, Stenseth, 2001; Lambin et al., 2006). Популяционные циклы наиболее ярко выражены у леммингов тундры. Численность их популяций в большинстве районов Арктики изменяется периодически (Oksanen et al., 2008; Krebs, 2011). Но и в этом случае у леммингов также отмечены нециклические популяции (Reid et al., 1997; Krebs, 2011).

Менее известно о типах популяционной динамики у землероек. По мнению А.Е. Балакирева с соавторами (2004), большинство популяций обыкновенной бурозубки являются ациклическими или лишь с тенденцией к правильным 3–4-летним циклам. Это подтверждают ряд исследований, например, в Фенноскандии (Ивантер, 1975; Henttonen et al., 1989). В то же время в разных частях ареала этого вида отмечены и циклические популяции. В Центральной лесостепи Русской равнины четко выражены 3–5-летние периоды колебания вида (Ходашева, Елисеева, 1992). Периодические изменения численности с максимумом в 3–4 года отмечены на Среднем Урале (Стадухин, 1979), в Центральной Сибири (Sheftel, 1989), на Восточном Алтае (Виноградов, 2011) и в черновой тайге гор Южной Сибири (Сергеев и др., 2001). Трехлетние циклы у этого вида обнаружены в восточной части Польши (Zub et al., 2012).

Большой интерес представляет и тот факт, что на одной и той же территории у разных видов фиксируется разный тип динамики популяций. Так, в Беловежской

Пуще в Польше среди фоновых видов мелких млекопитающих периодические колебания численности отмечены у полевки-экономки, тогда как в изменении обилия желтогорлой мыши таковые отсутствовали (Zub et al., 2012). Аналогичная ситуация отмечена в центрально-западной части Франции, где популяции обыкновенной полевки являются циклическими, а лесной мыши — нециклическими (Lambin et al., 2006). На острове Хоккайдо на фоне периодических изменений численности красно-серой полевки наблюдается стабильная и низкая численность лесных мышей (Saitoh et al., 1999). Как полагают некоторые исследователи, такие особенности в динамике численности полевков и мышей связаны с различиями в питании этих видов (Flowerdew, 1985).

7.1. Типы популяционной динамики у мелких млекопитающих в разных ландшафтах Печоро–Ильчского заповедника

Важным требованием для использования статистических методов анализа временных рядов является их длительность. По этой причине не рекомендуется использование рядов, включающих менее 25–30 последовательных значений (Пузаченко, Пузаченко, 2001; Boonstra, Krebs, 2012). Однако более длительные исследования популяционной динамики животных относительно редки. Поэтому для разделения популяций на циклические и нециклические часто используют индексы, полученные в результате анализа вариации численности небольших временных серий.

Один из них — так называемый S-индекс или индекс цикличности (стандартное отклонение логарифма относительной численности), который был предложен Р. Левонтином (Lewontin, 1966). Широкую известность он получил после работ скандинавских исследователей (Hansson, Henttonen, 1985a; Henttonen et al., 1985). По их мнению, для расчетов этого индекса можно использовать временные ряды от 5 лет и больше. Пороговым значением при расчетах данного показателя является величина 0,5. Если он превышает это значение, то популяция считается циклической. Однако этот индекс в большей степени отражает амплитуду колебаний численности, чем их регулярность или длину периода (Жигальский, 1989; Bujalska, 1996; Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996). Это хорошо иллюстрируют и наши данные. Для шести временных рядов по 13–15 лет были рассчитаны показатели амплитуды колебаний обилия и индекса цикличности. Связь между этими показателями оказалась очень высокой ($r = 0,94$, $p \leq 0,005$). Для временного ряда с максимальной амплитудой колебаний (более 66 раз) величина индекса цикличности составила 0,62. Во всех остальных случаях, когда популяция изменялась по годам менее чем в 30 раз, он колебался в пределах от 0,32 до 0,46. Наиболее высокие значения этого индекса будут в том случае, когда показатели обилия в период депрессии не превышают 1 экз. на 100 лов.-сут. (Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996), что было подтверждено и нашими исследованиями по динамике численности лесных полевков на Европейском Севере (Бобрецов, Куприянова, 2002; Бобрецов, 2009). Поэтому деление при помощи S-индекса на циклические и нециклические популяции является искусственным (Sandell et al., 1991). Кроме того, введение условных пороговых величин делает выделение циклических популяций весьма субъективным (Ердаков и др., 1990).

Для примера воспользуемся данными отлова давилками по фоновым видам предгорного района Печоро-Илычского заповедника за 29 лет. И проанализируем их на наличие периодических составляющих разными методами (табл. 75). У полевок индексы цикличности оказались ниже порогового уровня (0,5), поэтому их популяции нельзя отнести к циклическим. В то же время статистические методы выявили в их динамике значимые периодические составляющие. Поэтому мы отказались от использования S-индекса для выявления типов популяционной динамики, а применяли более адекватные методы анализа — автокорреляционный анализ и спектральный анализ. При этом расчеты осуществляли по данным, собранным при помощи ловчих канавок.

Таблица 75

Периодические составляющие в численности фоновых видов мелких млекопитающих предгорного района Печоро-Илычского заповедника (отловы давилками, август)

	Обилие (max–min)	S-индекс	Автокоррел. анализ	Спектральный анализ
Обыкновенная бурозубка	0–9,6	0,61	3,0	2,8; 3,1; 4,0
Красная полевка	0,3–24,0	0,45	4,0	3,5; 4,0
Рыжая полевка	0,6–37,0	0,42	4,0	3,5; 4,0

У мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника были выделено все три типа популяций (рис. 70), предложенные финскими исследователями (Korpiimäki et al., 2004):

1. Циклические популяции (популяции с высокой и средней численностью и ее регулярными колебаниями).
2. Нестабильные популяции (популяции с невысокой численностью, на фоне которой регистрируются редкие подъемы обилия).
3. Стабильные популяции (популяции с низкой численностью и незначительной амплитудой колебаний).

Обозначения второго и третьего типов условные, так как и они в той или иной мере демонстрируют слабую периодичность. Однако циклические популяции в большинстве случаев имеют достоверные значения периодических составляющих, тогда как другие типы популяций не имеют.

Циклические популяции широко представлены у мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника. Впервые они были описаны В.П. Тепловым (1960) для лесных полевок. Позже Б.В. Тестов (1987) описал подобные циклы для красной полевки севера горного района заповедника. В настоящее время циклические популяции отмечены во всех ландшафтных районах у 55,6% всех видовых популяций. Они характерны для фоновых видов землероек и полевок, средний уровень обилия которых превышает 8 экз. на 100 кон.-сут. (табл. 76, 77). Эта группа включает в себя виды с относительно небольшой амплитудой колебаний обилия (значения коэффициента вариации не превышают 100%) и виды, у которых численность изменяется в больших масштабах (значения коэффициента вариации превышают 120%). У последних часто показатели обилия в период депрессий падают до нуля.

Таблица 76

Типы популяционной динамики у фоновых видов мелких млекопитающих в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника (канавки, август)

Вид	Обилие (max–min)	Автокорреляц. анализ	Спектральный анализ	Тип динамики
Обыкновенная бурозубка	7,6–92,4	отсутствует	5,0	циклический
Равнозубая бурозубка	0–2,2	отсутствует	отсутствует	стабильный
Тундрная бурозубка	0–2,6	отсутствует	отсутствует	стабильный
Средняя бурозубка	3,2–60,5	отсутствует	2,3; 4,3; 5,2	циклический
Малая бурозубка	0,5–17,7	отсутствует	отсутствует	нестабильный
Крошечная бурозубка	0–4,0	отсутствует	отсутствует	стабильный
Кутора	0–4,0	отсутствует	отсутствует	стабильный
Красная полевка	2,0–52,2	4,0	4,2; 5,2	циклический
Рыжая полевка	0–14,7	отсутствует	3,7; 4,2; 5,2	циклический
Темная полевка	0–41,5	отсутствует	4,3; 5,2	циклический
Полевка-экономка	0–2,9	отсутствует	отсутствует	стабильный
Лесной лемминг	0–38,6	отсутствует	отсутствует	нестабильный
Лесная мышовка	0–13,4	отсутствует	отсутствует	нестабильный

Таблица 77

Типы популяционной динамики фоновых видов мелких млекопитающих в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника (канавки, август)

Вид	Обилие (max–min)	Автокорреляц. анализ	Спектральный анализ	Тип динамики
Обыкновенная бурозубка	6,2–229,0	отсутствует	3,0; 5,0	циклический
Равнозубая бурозубка	0–61,1	3,0; 6,0	3,0	циклический
Тундрная бурозубка	0–10,1	отсутствует	3,2; 3,7	циклический
Средняя бурозубка	4,2–150,9	6,0	3,0	циклический
Малая бурозубка	0–21,3	отсутствует	5,0	циклический
Крошечная бурозубка	0–1,2	отсутствует	отсутствует	стабильный
Кутора	0–2,0	отсутствует	отсутствует	стабильный
Красная полевка	3,3–76,8	3,0	3,2	циклический
Рыжая полевка	0–110,3	4,0	3,7; 4,3	циклический
Красно-серая полевка	0–19,8	отсутствует	отсутствует	нестабильный
Темная полевка	0–103,0	отсутствует	3,2; 3,7; 4,3	циклический
Полевка-экономка	0–75,0	отсутствует	4,3; 5,2	циклический
Лесной лемминг	0–133,0	отсутствует	4,3; 5,2	циклический
Лесная мышовка	0–16,5	отсутствует	2,1; 2,7	циклический

К первым относятся обыкновенная и средняя бурозубки, красная и рыжая полевки. Популяции с такой динамикой отмечены, как в равнинном районе, так и в предгорьях. При этом амплитуда колебаний численности в предгорных популяциях выше, чем на равнине. Вторые представлены в равнинном районе только одним видом — темной полевкой, в предгорьях четырьмя видами — равнозубой бурозубкой, темной полевкой,

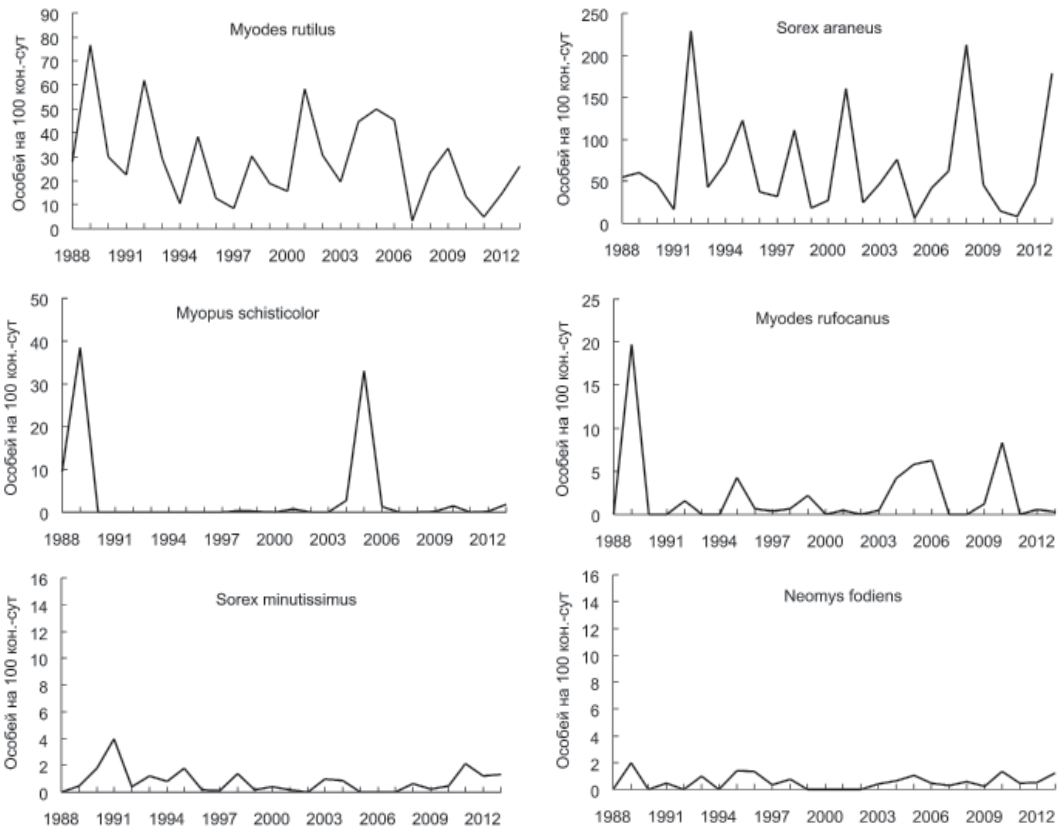


Рис. 70. Примеры разных типов популяционной динамики у мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника. Верхние рисунки — циклический тип, средние рисунки — нестабильный тип, нижние рисунки — стабильный тип.

полевкой-экономкой и лесным леммингом. Наиболее изменчивой оказалась численность у серых полевок.

Особенности многолетней динамики циклических популяций рассмотрим на примере красной полевки равнинного района и темной полевки предгорий Северного Урала. У красной полевки равнинного района численность за рассматриваемый период по отловам в канавки колебалась от 2,0 до 52,2 экз. на 100 кон.-сут. Различия между максимальным и минимальным показателями составили 26 раз. Коэффициент вариации 78%. При расчете автокорреляционной функции значимым оказался период в 4 года. Показатель коэффициента корреляции составил +0,44 ($p = 0,03$). Это указывает на то, что пики численности красной полевки регистрируются здесь каждые 4 года. Кроме того, коррелограмма демонстрирует отсутствие затухания, что также подтверждает циклический характер временного ряда. Сходные результаты дал и спектральный анализ. Периодограмма указывает на существование двух частотных пиков — 4,2 года и 5 лет. Периодические составляющие такой же длины были получены и на основании анализа данных отловов давилками на временном ряду большей длительности (Бобрецов, 2009).

У темной полевки предгорного района показатели обилия изменялись по годам от 0 до 103 экз. на 100 кон.-сут. Амплитуда колебаний обилия у этого вида была огромной и достигала 1000 крат, коэффициент вариации — 170%. Отмечено семь циклов с периодом от 3 до 4 лет: четыре 3-летних и три 4-летних. Самые мощные пики наблюдались в самом начале и в конце периода наблюдений. В 1989 г. в ельниках травяных в пойме реки Печоры на 100 кон.-сут. регистрировалось до 126 экз. В период депрессий животные зачастую не ловились в канавки. Статистический анализ временного ряда выявил наиболее мощные спектры, приходящиеся на 3,0, 4,2 и 5,1 года. Регулярные изменения обилия этого вида — явление частое на севере Европы. Циклы численности такой же длительностью отмечены в Фенноскандии (Hörnfeldt, 2004; Korpimäki et al., 2005).

Нестабильный тип популяционной динамики встречается у мелких млекопитающих заповедника относительно редко (18,5% всех встреч). Отмечено два варианта таких популяций. В первом случае на фоне очень низкой численности происходят единичные резкие подъемы обилия. В такие годы вид становится иногда содоминантом в населении мелких млекопитающих. Примером такого типа динамики является равнинная популяция лесного лемминга. Во втором случае наблюдаются ежегодные незначительные и нерегулярные колебания численности, но в некоторые годы регистрируются подъемы обилия животных. Такой вариант динамики свойственен, например, красно-серой полевке предгорного района.

Численность лесного лемминга в обычные годы в равнинном районе заповедника изменялась от 0 до 2,7 экз. на 100 кон.-сут., но чаще всего он отсутствовал в уловах. За период наблюдений было зарегистрировано два больших подъема численности: в 1989 г. до 38,6 экз. и в 2005 г. — до 33,0 экз. на 100 кон.-сут. Особенно много леммингов было в 2005 г. в ельниках травяных вдоль реки Печоры. Показатели обилия достигали здесь 58,2 экз. на 100 кон.-сут. Спектральный анализ показал некоторую тенденцию к регулярным колебаниям численности с периодом 4 и 8 лет. Однако автокорреляционный анализ не выявил значимых периодических составляющих во временном ряду.

Красно-серая полевка сравнительно обычна в предгорьях заповедника. Здесь у нее на фоне относительно невысокой численности в некоторые годы наблюдаются подъемы. Показатели обилия обычно изменялись по годам от 0 до 8,4 экз. на 100 кон.-сут. И лишь однажды в 1989 г. они сразу вдвое превысили максимальный уровень численности. В среднем по стационару показатель обилия составил в этот год 19,8 экз. на 100 кон.-сут. Красно-серая полевка присутствовала во всех местообитаниях — от ельника травяного (22,0 экз.) до луга (6,0 экз.). На коррелограмме численности этого вида отсутствуют значимые периодические составляющие. Спектральная плотность также не имела значимых пиков.

К стабильным популяциям с низким уровнем обилия относили те популяции, у которых средняя численность, как правило, не превышала 1,0 экз., а показатели обилия изменялись от 0 до 4 экз. на 100 кон.-сут. Такой тип популяционной динамики выявлен у 25,9% видовых популяций. Он характерен, например, для тундряной бурозубки равнинного района. Ее численность изменялась здесь от 0 до 2,6 экз. на 100 кон.-сут., а средний многолетний показатель обилия составил 0,6 экз. За годы наблюдений тундряная бурозубка не ловилась в 50% случаях. Статистические методы не выявили значимых периодических составляющих.

Ландшафтные особенности территории заповедника, безусловно, влияют на формирование динамики разных видов мелких млекопитающих (рис. 71). В равнинном

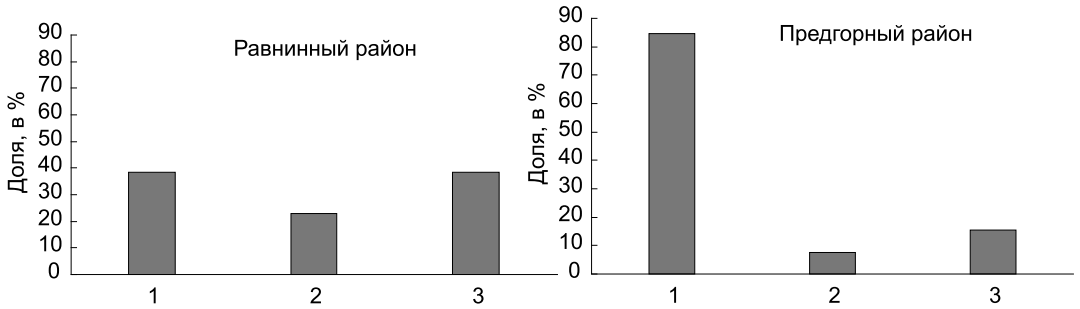


Рис. 71. Типы популяционной динамики у мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника. Типы: 1 — циклический, 2 — нестабильный, 3 — стабильный.

районе Печоро-Илычского заповедника циклические видовые популяции составляют 38,5%, с нестабильной динамикой — 30,8% и со стабильной динамикой — 30,8%. В предгорьях заповедника существенно увеличивается число циклических видов до 71,4%, соответственно, уменьшается удельный вес видов с другими типами популяционной динамики. Здесь только один вид имеет нестабильную динамику — красносерая полевка.

О влиянии ландшафтной неоднородности на динамику численности мелких млекопитающих неоднократно указывали и другие исследователи (Delattre et al., 1999; Duhamel et al., 2000; Fichet-Calvet et al., 2000; Ecke, 2003). Д. Ломан (Loman, 2008) утверждал, что любые различия в динамике популяций мелких млекопитающих прямо или косвенно должны быть связаны с ландшафтной структурой. Ландшафтный эффект выражен не только в сокращении амплитуды колебаний обилия, но и в смене типа динамики. Так, в северной Норвегии в арктической равнине популяции полевков циклически, а в высокогорных ландшафтах в изменениях численности леммингов подобная периодичность отсутствует (Ekerholm et al., 2001). По мнению авторов, такие ландшафтные особенности в динамике популяций вызваны различиями в производительности экосистем и трофическими взаимодействиями данных видов с ресурсами и хищниками. Во многом влияние ландшафта объясняется изменениями в соотношении пропорции оптимальных и маргинальных местообитаний в том или ином ландшафте (Lidicker, 1991, 1995; Delattre et al., 1992). На их соотношение большое значение оказывает фрагментация ландшафта. Она приводит к снижению размеров местообитаний и повышению изоляции участков (Andren, 1996; Fahrig, 2003; Хански, 2010). А это в свою очередь сказывается на уменьшении численности мелких млекопитающих (Hornfeldt, 2004; Hornfeldt et al., 2006) и на сокращении амплитуды колебаний (Martinsson et al., 1993; Hansson, 1999, 2002). Нарушение циклическости полевков в Финноскандии в последние десятилетия (Henttonen, 2000; Hornfeldt, 2004) связывают именно с фрагментацией ландшафтов (Christensen, 2006; Christensen et al., 2008).

В этом контексте можно объяснить различия в типах динамики мелких млекопитающих разных ландшафтных районов Печоро-Илычского заповедника. Равнинный район для многих видов можно рассматривать как сильно фрагментированный ландшафт. Местообитания высокого качества (ельники зеленомошные и травяные) здесь

немногочисленны, имеют небольшие размеры и изолированы друг от друга. Они как бы вкраплены в огромные площади бедных по качеству сосновых лесов и болот. Это и приводит к тому, что численность части видов полевок и землероек здесь низкая, а амплитуда колебаний незначительна. Известно, что реакция разных видов мелких млекопитающих на фрагментацию местообитаний может отличаться (Gaines et al., 1992). В то же время в предгорном районе оптимальные биотопы занимают значительные территории. В этих условиях численность многих видов землероек и полевок увеличивается и у большей части их формируется циклический тип динамики популяций.

7.2. Циклы численности мелких млекопитающих

Периодические колебания численности животных широко распространены в популяциях млекопитающих (Кендалл и др., 1998). Классическими примерами являются циклы полевок и леммингов, которые известны уже давно (Lindstrom et al., 2001). Общие направления исследований популяционных циклов на многие годы определила работа Ч. Элтона (Elton, 1924) «Периодические колебания численности животных: их причины и последствия».

Между тем само понятие «популяционных циклов» не так однозначно. В широком смысле под ними обычно понимают периодические изменения численности животных с определенным интервалом времени (Акçакава, 1992; Krebs, 1996; Berryman, 2002). При этом такие изменения должны быть статистически значимыми (Turchin, Berryman, 2000). Продолжительность цикла, по мнению ряда авторов, должна быть равна трем и более лет (Berryman, 2002; Zub et al., 2012). Хотя часто к циклам относят и регулярные колебания с периодом и в два года (Elton, 1924; Krebs, Mayers, 1974; Жигальский, Кшнясев, 2000; Кшнясев, 2000; Окулова, 2009). Кроме того, существуют два подхода к определению популяционного цикла — математический и биологический (Chitty, 1960; Krebs, 1996). В первом случае циклы выделяются статистическим путем, во втором — в основе выделения лежат демографические и физиологические признаки, характерные только для определенных фаз цикла. Нередко, особенно при коротком временном ряде, низкие значения индекса цикличности указывают на отсутствие циклов в данной популяции, тогда как биологические показатели при этом закономерно меняются по годам. В данном случае колебания численности считаются все-таки циклическими (Krebs, 1996; Чернявский, Лазуткин, 2004).

Северные циклические популяции, по мнению ряда авторов, являются хаотическими, о чем свидетельствуют беспорядочные скачки их численности (Turchin, 1993, 1995; Hanski et al., 1993). Однако этот вывод был сделан на основе статистического анализа довольно коротких временных рядов, поэтому он не считается корректным (Falck et al., 1995).

Популяционный цикл состоит из отдельных фаз, которые последовательно сменяют друг друга. Д. и Х. Читти (Chitty, Chitty, 1962) предложили различать в цикле четыре фазы: 1 — фазу увеличения численности, 2 — фазу пика, 3 — фазу снижения численности, 4 — фазу низкой численности (депрессии или катастрофы). Впоследствии такая схема деления была использована в известном обзоре Ч. Кребса и Ю. Майерса (Krebs., Myers, 1974). В качестве отсчета начала цикла они приняли фазу роста численности. В настоящее время данная схема признается наиболее универсальной, однако за начало цикла нередко принимают разные фазы (табл. 78). Чаще всего в цикле выделяется че-

тыре фазы. В ряде случаев число фаз может сокращаться до трех. Обычно это происходит за счет фазы снижения численности, которая не всегда четко выражена и может отсутствовать. В этом случае сразу после фазы пика наблюдается «крах» популяции. Отсутствие фазы снижения численности зафиксировано в популяциях рыжей полевки в центральной России (Жигальский, Кшнясев, 2000; Жигальский, 2011б).

Таблица 78

Число фаз и их последовательность в цикле численности мелких млекопитающих

Автор	Число фаз	Последовательность фаз
Krebs., Myers, 1974	4	увеличение, пик, снижение, депрессия
Ekerholm et al., 2001	4	восстановление, пик, сокращение, катастрофа
Massey et al., 2008	4	падение, депрессия, увеличение, пик
Duhamel et al., 2000	4	низкая численность, увеличение, высокая численность, снижение
Glorvigen, 2012	4	пик, падение, низкая численность, увеличение
Oli, Dobson, 2001	4	пик, снижение, депрессия, повышение
Поляков, 1967	5	депрессия, подъем, массовое размножение, пик, спад
Семенов-Тянь-Шанский, 1970	5	крах, нарастание, подъем, пик, спад
Башенина, 1977	3	нарастание, пик, падение
Кошкина, 1980	4	депрессия, нарастание, подъем, спад
Жигальский, Кшнясев, 2000	3	депрессия, рост, пик
Жигальский, 2011	4	депрессия, низкая численность, рост, пик
Чернявский, Лазуткин, 2004	4	нарастание, пик, спад, депрессия

Длительность разных фаз может варьировать от одного года до нескольких лет (Chitty, Chitty, 1962; Krebs, Myers, 1974), влияя, таким образом, на продолжительность цикла. У лесных полевок это чаще происходит за счет удлинения фазы роста численности или фазы депрессии. Так, у красно-серой полевки на Северо-Востоке Сибири первая фаза, как правило, занимает 2–3 года (Чернявский, Лазуткин, 2004). Фаза депрессии в некоторых популяциях грызунов может длиться от 1 до 3 лет (Boonstra et al., 1998; Gruyer et al., 2008). Гораздо реже это происходит за счет увеличения фазы пика. У рыжей полевки Карелии, например, максимальная продолжительность пика может иногда составлять 3 года (Ивантер, Якимова, 2010). Вследствие этого формируются симметричные или асимметричные популяционные циклы.

Продолжительность периода циклов и амплитуды колебаний численности у мелких млекопитающих подвержены географической изменчивости. В Фенноскандии на севере у разных видов полевок отмечены циклы длиной в 5 лет, тогда как в более южных районах они сокращаются до 3–4 лет (Hansson, Henttonen, 1985a; Hanski et al., 1991; Vjørnstad et al., 1995; Sundell et al., 2004). У полевок на севере Норвегии цикл длится 3 года (Strann et al., 2002), а на той же широте в Финляндии уже 5 лет (Hanski et al., 2001). В Западной и Центральной Европе преобладают 3-летние циклы (Tkadles, Stenseth, 2001; Lambin et al., 2006). В средней полосе европейской части России у рыжей полевки выявлены 2–3-летние циклы (Заблоцкая, 1957; Кудряшова, Кудряшов, 1988; Жигальский, Кшнясев, 2000; Ивантер, 2008), на восточной периферии ареала — 3–4-лет-

ние (Максимов, Ердаков, 1985; Москвитина и др., 2000). В Центральной Европе длительность цикла у этого вида возрастает до 4–5 лет (Zejda, 1970), а на северо-западной периферии ареала — до 5 лет (Achby, 1967). В европейской части России у рыжей полевки отмечен широтный (зональный) градиент в изменчивости периода циклов: с юга на север (от зоны широколиственных лесов к северной тайге) увеличивается средняя продолжительность популяционного цикла (Кшнясев, 2004; Ивантер, 2008). Вместе с тем следует отметить, что кроме упомянутых широтных трендов Б. Кендалл с соавторами (Кендалл и др., 1998) не смогли выявить каких либо других закономерностей в географической изменчивости длины периода.

В отношении изменчивости амплитуды колебаний численности (отношение максимума к минимуму) существуют уже давно две точки зрения. По одной из них в экологическом центре (оптимуме) ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в большом диапазоне (Наумов, 1945; Ходашова, 1966; Майр, 1968; Ивантер, 2008). Другая точка зрения заключается в уменьшении высоты и частоты подъемов в пессимальных условиях и в увеличении амплитуды колебаний численности в оптимуме (Башенина, 1962, 1977; Голикова, Ларина, 1966). Амплитуда колебаний численности в циклических популяциях увеличивается с юга на север. Максимальных значений она достигает у леммингов и полевок в тундрах. Здесь показатели обилия у мелких млекопитающих от пика до депрессии могут изменяться в 200–600 и даже в 1000 раз на самом севере. В более южных регионах амплитуда колебаний численности составляет уже 50–200 крат (Hansson, Henttonen, 1985a; Hanski et al., 1991; Akçakaya, 1992; Angerbjörn et al., 2001; Чернявский, 2002; Krebs et al., 2002; Korpmaki et al., 2004). Это во многом обусловлено тем, что при высоком уровне обилия на фазе пика здесь часто наблюдаются глубокие депрессии животных, когда показатели численности близки к нулю. По данным Э.В. Ивантера (2008) численность рыжей полевки в Фенноскандии изменяется в 80–100 раз, на Европейском Севере России — в 50–100 раз, а в центральной части России — в 10–20 раз. Приведенные данные в какой-то мере подтверждают вывод П. Турчина (Turchin, 2003) о связи амплитуды колебаний численности с длиной периода в циклических популяциях.

Таким образом, циклические популяции животных часто характеризуются относительно большой амплитудой колебания численности. Однако в некоторых популяциях полевок она очень незначительна. Например, у красной полевки Салаира численность изменяется только в 3–10 раз. Поэтому здесь отсутствуют ярко выраженные депрессии и пики обилия (Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, 1986). Тем не менее, колебания численности у этой популяции данного вида можно считать циклическими, так как в ней наблюдается закономерная смена демографических параметров в зависимости от уровня численности.

Характерной особенностью циклических популяций считается резкое снижение численности на фазе депрессии от весны к концу лета (Hansson, Henttonen, 1985b; Korpmaki, Krebs, 1996). Хенттонен с соавторами (Henttonen et al., 1985) видят в нем «хороший качественный атрибут истинной цикличности». Летнее снижение численности отмечено у полевок в Фенноскандии и леммингов в тундрах обеих частей света. Однако оно не характерно для популяций полевок, в том числе и тех же видов, других регионов. Поэтому принятие летнего краха в качестве одного из критериев циклической популяции резко сужает применение понятия «цикл», и в этом случае многие популяции с регулярным изменением численности не подпадают под него (Zub et al., 2012).

Для объяснения изменчивости длины периода в циклических популяциях позвоночных животных было предложено несколько гипотез. В качестве причин привлекали массу тела животных (Calder, 1983; Peterson et al., 1984), продолжительность жизни основного кормового растения (Hogstedt et al., 2005). В последнем случае этим фактором, по мнению авторов, можно объяснить 92% всех изменений в частоте циклов у травоядных видов. Длительность периодов может определяться и демографическими параметрами — выживаемостью животных и репродуктивным потенциалом (Row et al., 2014), а также продолжительностью сезона размножения (Taylor et al., 2013). Последнее совпадает с широтным градиентом цикличности полевки в Фенноскандии. При коротком периоде размножения на севере региона (3–4 месяца) частота колебаний численности становится более продолжительной (5 лет), в то время как на юге, где сезон размножения длится 7 месяцев, циклы сокращаются до 3 лет или вообще отсутствуют. Поэтому есть основания полагать, что длина периода в целом определяется климатом. Изменение климата в Фенноскандии (уменьшение продолжительности зим) вызвало нарушение цикличности и сокращение циклов (Ims et al., 2008).

Циклические популяции широко представлены у мелких млекопитающих в Печоро-Ильчском заповеднике. Основные особенности многолетней динамики циклических популяций рассмотрим на примере красной полевки двух ландшафтных районов (рис. 72). В равнинном районе в ельнике зеленомошном за период наблюдений отмечено 15 циклов от 2 до 5 лет протяженностью. Наиболее обычны 4-летние (60,0%) и 3-летние циклы (20,0%). Средняя протяженность цикла составила 3,8 года. В предгорном районе в ельнике долгомошном отмечено 9 циклов длиной от 3 до 5 лет. Преобладали 3-летние (55,6%) и 4-летние (33,3%) циклы. Средняя протяженность цикла составила 3,7 года.

В 4-летнем цикле красной полевки в обоих районах представлены все четыре фазы (рис. 73). Такие полные циклы преобладают на равнине. Увеличение периода цикла

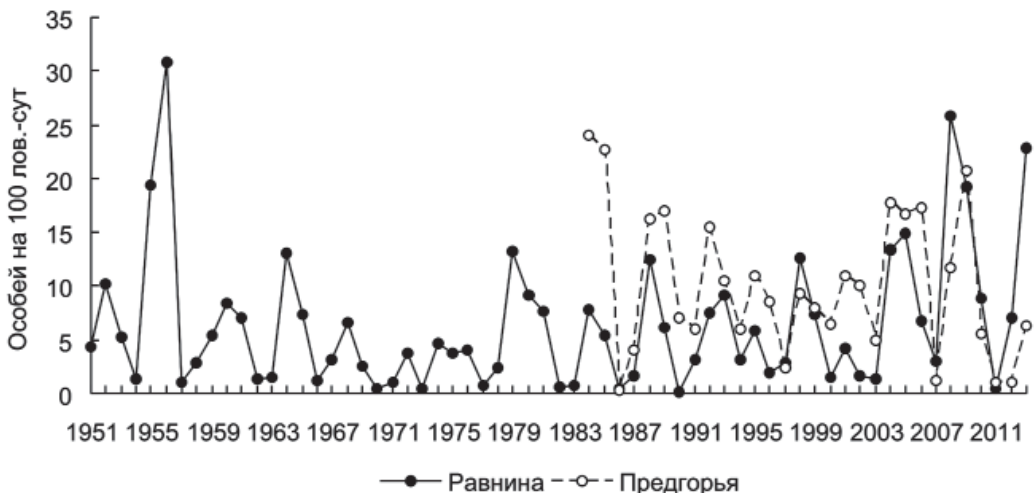


Рис. 72. Динамика численности красной полевки в ельнике зеленомошном равнинного района и ельнике долгомошном предгорного района Печоро-Ильчского заповедника.

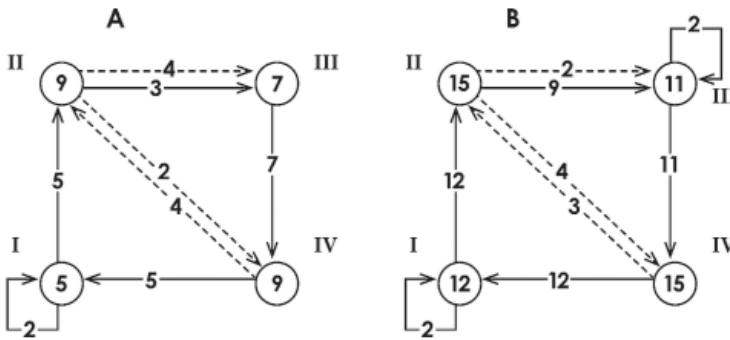


Рис. 73. Структура популяционных циклов красной полевки в предгорном (А) и равнинном (В) районах Печоро-Илычского заповедника. Фазы цикла: I — рост, II — пик, III — снижение, IV — депрессия. Стрелки показывают переходы одной фазы в другую. Цифры в кружках — число отмеченных фаз, цифры на линиях — число переходов.

до пяти лет происходит за счет удлинения фазы роста и фазы снижения численности. Оба таких сценария представлены только на равнине. Выпадение одной из фаз цикла приводит к сокращению его длительности. В 3-летних циклах отсутствует или фаза роста, или фаза снижения. В первом случае после депрессии популяция за счет интенсивного размножения сразу переходит в фазу пика. Доля переходов в два раза выше у красной полевки предгорной тайги (44,4%). Во втором случае, минуя фазу снижения, популяция из пика сразу входит в депрессию. Доля таких переходов в обоих районах примерно одинакова. Существенные различия между ландшафтными группировками красной полевки наблюдаются в числе переходов от фазы пика к фазе снижения. Их больше в 3,3 раза в предгорном районе.

У циклических популяций темной полевки, для которых характерна высокая изменчивость показателей обилия по годам, в обоих районах за период исследований отмечено по 8 циклов длительностью от 3 до 4 лет. По времени они совпадали (рис. 74). Везде преобладали 3-летние циклы (62,5%). В результате средняя протяженность цикла составила 3,4 года. Большое сходство между ландшафтными группировками темной полевки наблюдается и в структуре циклов (рис. 75). В предгорьях отмечены четыре полных цикла, на равнине — три. Циклы в первом районе начинались с фазы роста в пяти случаях, на равнине — в четырех случаях. Примерно одинаково и число переходов от фазы депрессии к фазе пика. В отличие от красной полевки в циклах численности темной полевки практически отсутствуют случаи увеличения продолжительности одной и той же фазы от одного до двух лет. У первого вида число таких случаев достигает 23,1%.

Летнее снижение численности в годы депрессий — явление для циклических популяций мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника очень редкое. У красной полевки равнинного района, где за весь период учетов зарегистрировано 14 депрессий, только в одном случае достоверно отмечено понижение с весны к осени. В 1957 г. показатель обилия в конце мая составлял 3,0 экз., а в начале сентября уменьшился до 1,0 экз. на 100 лов.-сут. У других видов такое снижение отсутствовало. Видимо, данное явление характерно только для популяций мелких млекопитающих Фенноскандии.

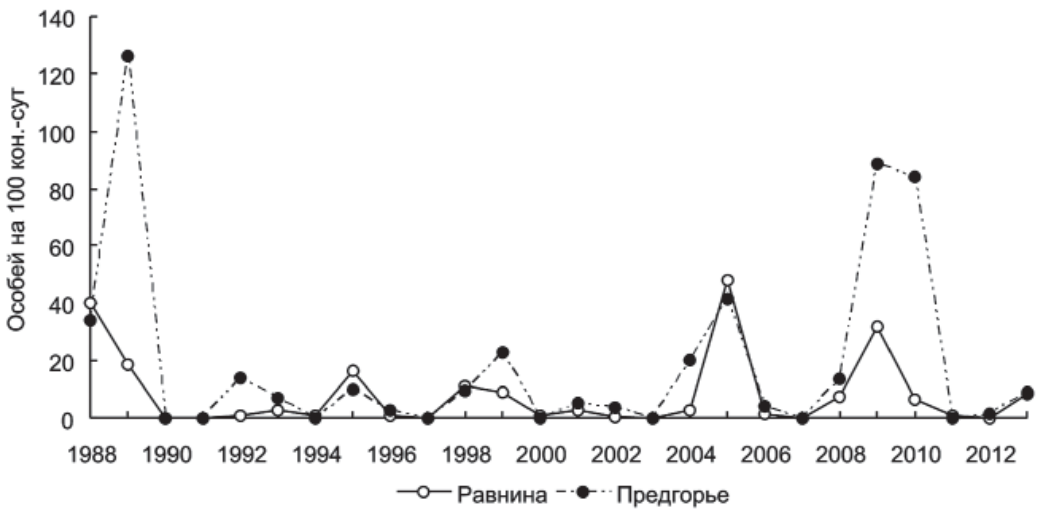


Рис. 74. Динамика численности темной полевки в ельнике зеленомошном равнинного района и ельнике высокотравном предгорного районах Печоро-Илычского заповедника.

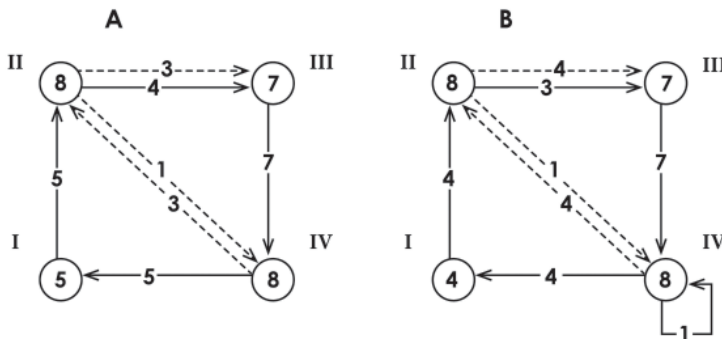


Рис. 75. Структура популяционных циклов темной полевки в предгорном (А) и равнинном (В) районах Печоро-Илычского заповедника. Обозначение те же, что и на рис. 73.

7.3. Синхронность в динамике численности циклических популяций

По мнению ряда исследователей (Korpimäki et al., 2004), неотъемлемым атрибутом циклических популяций мелких млекопитающих является четко выраженная синхронность в динамике их численности. В ней следует различать два аспекта — пространственную (между различными локальными популяциями одного вида) и временную (между разными видами одного локалитета) сопряженность (Krebs et al., 2002).

Пространственная синхронизация динамики численности среди широко распространенных видов полевков наблюдается на расстоянии десятков и даже сотен кило-

метров. Например, в Финляндии она охватывала площади на расстоянии до 500 км (Henttonen et al., 1977; Sundell et al., 2004). Значительная сопряженность (в несколько сотен километров) в динамике численности обнаружена у леммингов и полевков в Северной Америке (Krebs et al., 2002) и у сибирского лемминга Палеарктики (Erlinge et al., 1999). Она была обычной у обыкновенной полевки из разных мест Польши (Mackin-Rogalska, Nabaglo, 1990).

Однако чаще всего пространственная синхронность уменьшается с увеличением расстояния (Vjørnstad et al., 1999; Liebhold et al., 2004). Ф.Б. Чернявский и А.Н. Лазуткин (2004) сделали заключение об отсутствии единого ритма колебаний численности лесных полевков на всей территории Северо-Востока Сибири. Более или менее сходной оказалась динамика прихотских популяций, удаленных друг от друга на расстояние 200–250 км. Некоторые исследователи полагают, что сопряженность в изменениях численности видов наблюдается лишь на более близких дистанциях — всего до 50 км (Lambin et al., 1998; MacKinnon et al., 2001). Специальные исследования по рыжей полевке в бореальных лесах Норвегии вдоль 256-километрового профиля, на котором через одинаковое расстояние была расположена 31 станция, показали полное отсутствие синхронности между самыми отдаленными популяциями (Steen et al., 1996). Статистически значимые корреляции были обнаружены лишь при масштабе 30–40 км. У рыжей полевки в Финляндии сильная корреляция между колебаниями численности животных наблюдалась на расстоянии до 90 км (Huitu et al., 2003). В канадских бореальных лесах синхронизация в динамике численности у мышей отмечена на небольшом расстоянии (менее 50 км), у полевков — на более значительном расстоянии, но не превышает 200 км (Bowman et al., 2008). В Карелии у фоновых видов землероек и полевков между двумя стационарами, расположенным 150 км друг от друга, отсутствовала согласованность в динамике их численности (Кутенков, 2006).

Судя по всему, пространственная синхронность в динамике численности мелких млекопитающих зависит также и от особенностей того или иного региона. Так, популяции бурого (*Lemmus trimicronatus*) и гренландского (*Dicrostonyx groenlandicus*) леммингов и красной полевки и полевки-экономки в арктической центральной и восточной части Канады были синхронизированы, тогда как к западу от реки Маккензи сопряженность между популяциями была слабой (Krebs et al., 2002). У темной полевки в западной части Финляндии степень синхронизации колебаний численности между отдельными участками значительнее, чем в восточной части (Huitu et al., 2003). На Полярном Урале подъемы и спады численности мелких млекопитающих совпадали во всех исследованных районах (Данилов и др., 2011). По данным Э.В. Ивантера (1980), численность рыжей полевки на Северо-Западе и на севере европейской части России изменяется в различных регионах более согласованно, чем в районах средней полосы России. Отчетливые подъемы численности в разных районах Европейского Севера наблюдались в одни и те же годы (Ивантер, 2008). Однако, в один из этих указанных периодов (1986 г.) на всей территории Республики Коми, напротив, отмечалась глубокая депрессия численности данного вида (Млекопитающие ..., 1994). На большей части Карелии пики численности темной полевки повторяются синхронно (Ивантер, Ивантер, 1986) за исключением заповедника «Кивач» (Кутенков, 2006).

В некоторых случаях пространственная синхронность в динамике численности разных популяций вида может отсутствовать. У гренландского лемминга на 18 участках арктической тундры, расположенных от 2 до 1647 км друг от друга, колебания числен-

ности были асинхронными (Predavec et al., 2001). При этом это наблюдалось и между соседними, но изолированными популяциями.

Межвидовая синхронность более характерна для циклических популяций мелких млекопитающих. При этом она отмечена не только для симпатрических видов, но и для видов разных таксономических групп. Наиболее хорошо она документирована для землероек и полевков севера Фенноскандии (Kalela, 1962; Korpimäki, 1986; Angerbjörn et al., 2001; Huitu et al., 2004). Здесь депрессии численности охватывают одновременно и землероек и полевков (Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Hansson, 1984b; Henttonen et al., 1989). На Кольском полуострове численность разных видов мелких млекопитающих изменяется в общих чертах синхронно. В глубокие депрессии вовлекаются одновременно все виды полевков, леммингов и в большинстве случаев землероек (Кошкина, 1980). Такая же закономерность отмечена для доминирующих видов лесных полевков и землероек на юге Архангельской области (Куприянова, 1978б) и в бассейне верхнего течения р. Колымы (Ямборко, Киселев, 2009). В последнем районе наблюдается также синхронная динамика популяций разных по своей экологии видов землероек — средней и равнозубой бурозубок (Киселев, Ямборко, 2014), но это, видимо, характерно для землероек всего Северо-Востока Азии (Вольперт, Шадрина, 2002). В западной Финляндии согласованные колебания численности отмечены у темной и обыкновенной полевков, рыжей полевки и обыкновенной бурозубки (Korpimäki et al., 2005a), в Англии — у лесной мыши и рыжей полевки (Flowerdew et al., 2004), в Швеции — у рыжей и темной полевков (Hansson, 2002a). В Чехии значения корреляции между изменениями численности обыкновенной и рыжей полевков были очень высокими и превышали 0,8 (Tkadles et al., 2011). В западной части Франции синхронно изменялось обилие обыкновенной полевки и двух нециклических видов — обыкновенной белозубки (*Crocidura russila*) и лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) (Carslake et al., 2011). В пойме Средней Оби отмечены сопряженные колебания численности между тремя видами лесных полевков (Кравченко, 1999). В южной европейской тайге наблюдались согласованные изменения обилия у красной и рыжей полевков, а также у обыкновенной и средней бурозубок (Попов, 2000).

Нередко в сообществах мелких млекопитающих наблюдается синхронизация только между отдельными группами видов, динамика которых разобщена во времени. Так в прителецкой тайге Алтая одну такую группу составляют полевка-экономка и темная полевка, другую — лесная мышовка, красная полевка и два вида мышей (Литвинов и др., 2007). В темнохвойной тайге Восточных Саян один кластер с синхронной динамикой формируют типично таежные виды — красная полевка, лесной лемминг и красно-серая полевка, другой — серые полевки (полевка-экономка и обыкновенная полевка) (Виноградов, Кельбешев, 2009).

Вместе с тем, широко распространена и асинхронность в динамике численности разных видов мелких млекопитающих (Krebs et al., 1969; Ивантер, 1975; Getz et al., 2001; Блоцкая, Гайдук, 2012). Чаще она встречается среди симпатрических видов. В этом случае при понижении численности вида-доминанта обилие второстепенного вида увеличивается. Например, асинхронные изменения численности между рыжей и красной полевками отмечены в Карелии (Ивантер, 1975), на Кольском полуострове (Кошкина, 1971), Пермском крае (Башенина, 1968) и на юге Архангельской области (Куприянова, 1980). Противоположные тенденции в динамике популяций описаны для темной полевки и полевки-экономки в Фенноскандии (Hoset, Steen, 2007). Однако сле-

дует отметить, что межвидовые взаимоотношения достаточно редко негативно влияют на демографию видов (Getz et al., 2007).

Обычно выделяют три основных механизма, отвечающих за пространственную синхронизацию динамики численности животных — влияние климата и его эффектов, трофические взаимодействия и миграции (Björnstad et al., 1999; Koenig, 1999; Liebhold et al., 2004). Они действуют в разных пространственных масштабах. Климат может вызывать согласованные изменения численности у животных на расстоянии более 100 км (Krebs et al., 2002), влияние мелких куньих сказывается на расстоянии 10 км, а миграций — на 1–5 км (Lambin et al., 1998). При этом выделить четко влияние какого-то одного из этих факторов бывает трудно.

Климатические факторы, влияющие на динамику популяций прямо или косвенно, чаще всего называются в качестве основных причин крупномасштабной региональной синхронности (Ranta et al., 1997; Hudson, Cattadori, 1999; Royama, 2005; Engen, Saether, 2005). Известно множество случаев, когда неблагоприятные погодные условия вызывали депрессию численности у многих видов грызунов на большой территории. Такой механизм воздействия на динамику популяций животных был впервые описан П. Мораном (Moran, 1953) для объяснения крупномасштабной синхронной динамики численности канадской рыси. Затем климатические условия стали рассматриваться в качестве ключевого фактора, а его воздействие на динамику популяций было названо эффектом Морана (Royama, 1992). Несмотря на широкую поддержку эффекта Морана, само воздействие климатических условий на демографию, при котором изменения обилия популяций синхронизируются в пространстве, остается во многом непонятным (Hallett et al., 2004). В сезонных условиях климата его влияние на динамику популяций может быть опосредованным, например, через сезонные колебания пищевых ресурсов (Huitu et al., 2005). И все же климатические условия могут быть гораздо более важным фактором в пространственной и межвидовой синхронизации колебаний численности животных, чем считается в настоящее время (Vasseur, 2007). Особенно это становится актуальным в условиях глобального изменения климата. Например, пространственную синхронность в населении некоторых видов позвоночных животных, разделенных расстоянием в 1000 км, связывают с влиянием Северо-Атлантического колебания (NAO), контролирующего зимнюю погоду в Северном полушарии (Post, Forchhammer, 2002).

Влияние хищников на мелких млекопитающих также может быть причиной согласованных изменений численности их популяций. При этом кочевые пернатые хищники вызывают пространственную синхронность, а специализированные мелкие куньи межвидовую синхронность (Ydenberg, 1987; Steen et al., 1996; Erlinge et al., 1999; Ims, Andreassen, 2000; Korpimäki et al., 2005; Carslake et al., 2011). Ее удалось показать в ряде экспериментальных исследованиях по воздействию хищников на полевков (Norrdahl, Korpiäki, 1996, 2000; Korpiäki et al., 2002). Вместе с тем, другие исследователи отрицают роль хищных птиц и мелких куньих в синхронизации популяционной динамики (Petty et al., 2000; Krebs et al., 2002; Brandt, Lambin, 2007; Bowman et al., 2008). В этом отношении интересны данные по динамике островных популяций грызунов и землероек в финской Лапландии (Heikkilä et al., 1994). На 17 островах и на материковой части численность животных изменялась синхронно. А так как хищных птиц в этом регионе мало (а именно они могли в какой-то степени повлиять на пространственную динамику), то авторы почему-то посчитали, что причиной этому являются мелкие куньи.

Согласованные колебания численности мелких млекопитающих в пространстве могут возникнуть и в результате миграций животных и обмена ими между популяциями. Теоретические работы показали, что даже небольшие расселения животных могут вызвать крупномасштабную пространственную синхронизацию в циклических популяциях (Blasius et al., 1999; Sherratt et al., 2000). Тем не менее, роль этого фактора считалась более чем скромной, поэтому некоторые исследователи призывают обратить на него большее внимание (Ims, Andreassen, 2005).

Однако, скорее всего, пространственная синхронность индуцируется различными механизмами, которые сложным образом взаимодействуют друг с другом в пространстве (Liebhold et al., 2004). Результаты анализа показывают, что ни один механизм не может объяснить наблюдаемые закономерности пространственной синхронности циклических популяций полевков (Huitu et al., 2005). К тому же многие исследования не учитывают кроме этих факторов и другие, например, ландшафтные условия. Они могут играть важную роль в пространственной синхронизации локальных популяций (Huitu et al., 2003; Loman, 2008).

Тем не менее, если оценивать сопряженность колебаний численности вида на большой территории, то расстояние становится главным фактором различий. Соседние популяции обычно характеризуются значительной синхронностью, но с удалением их друг от друга она нарушается. Наши исследования по динамике популяций лесных полевков на Европейском Севере подтверждают эту закономерность (Бобрецов, Куприянова, 2002). Хорошей иллюстрацией является сравнение согласованности изменений численности локальных популяций красной полевки, удаленных на расстояние от 86 до 980 км от основной точки (Якши). Для Якши имеется самый длинный временной ряд, что позволяет накладывать на него более короткие ряды из других регионов (рис. 76). Синхронность в динамике численности отмечена только для двух соседних локаль-

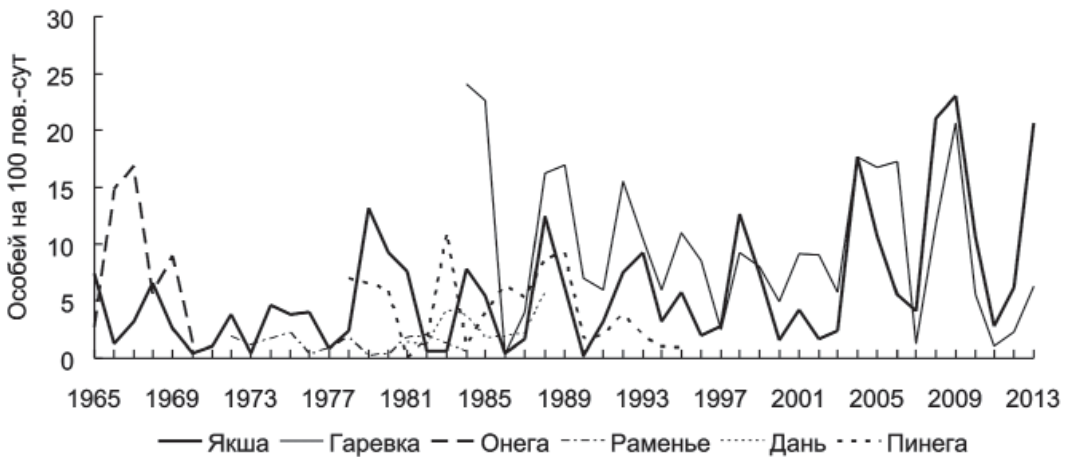


Рис. 76. Изменения численности красной полевки в разных районах Европейского Севера. Районы: Онега (Губарь, 1976), Вельск (Бобрецов, Куприянова, 2002), Дань (Бобрецов, Куприянова, 2002), Пинега (Окулова и др., 2003).

ных группировок (Якша – Гаревка), удаленных друг от друга на расстояние 86 км ($r = 0,74$; $p < 0,001$). С увеличением расстояния начинает проявляться несогласованность в изменениях численности животных. Значение коэффициента корреляции при этом значительно понижается. Если между Якшей и Данью, расстояние между которыми составляет 280 км, оно составило $+0,36$ (статистически незначимо), то между Якшей и Пинегой (760 км) — $+0,02$, между Якшей и Онегой — $+0,03$. Связь между расстоянием и частными значениями корреляции была довольно высокой — $+0,70$. Это подтверждает известное положение о том, что с расстоянием синхронность уменьшается (Ranta et al., 1998; Bjørnstad, 2000; Peltonen et al., 2002).

Можно полагать, что сильные положительные корреляции между динамикой численности популяций одного и того же вида чаще всего наблюдаются на расстоянии до 100 км (Steen et al., 1996; Huitu et al., 2003). Это согласуется и с материалами по мелким млекопитающим Карелии, где на расстоянии в 150 км между популяциями отмечена лишь слабая статистическая связь или таковая отсутствовала (Кутенков, 2006). Значения корреляции для обыкновенной и средней бурозубок составили соответственно $+0,39$ и $+0,13$, для рыжей полевки — $+0,06$, для темной полевки — $-0,11$. Однако в некоторых случаях эффект Морана проявляется на огромной территории. Так, в 1986 г. неблагоприятные погодные условия вызвали депрессию численности мелких млекопитающих на всей территории Республики Коми.

Если синхронность не коррелирует с расстоянием, то в этом случае она определяется местными экологическими факторами (Paradis et al., 1999), среди которых большое значение имеют как погодные, так и ландшафтные условия. Эффект Морана в динамике популяций мелких млекопитающих хорошо проявляется на относительно небольшой территории, однако если влияние климатического фактора значительно, то его воздействие ощущается и на расстоянии до 200 км и более.

На территории Печоро-Илычского заповедника, несмотря на его внушительные размеры и ландшафтную неоднородность, колебания численности фоновых видовых популяций оказались синхронными (рис. 77, 78). Значения коэффициента корреляции между четырьмя локалитетами, по которым проводился анализ, колебались от $+0,8$ до $+0,97$. Максимальное расстояние между ними составило 140 км (Якша–Кыбла–Кырта), минимальное — 34 км (Гаревка–Яньпупунер). Связь степени синхронности с расстоянием отсутствовала: в среднем для всех видов показатель коэффициента корреляции составил лишь $-0,19$. Слабая связь, но статистически недостоверная ($r = +0,34$; $t = 0,90$; $p = 0,38$), отмечена только для обыкновенной бурозубки. У трех видов из шести численность между самыми удаленными популяциями изменялась более согласованно, чем между самыми близкими популяциями. Пространственную синхронизацию в данном случае наиболее правдоподобно можно объяснить лишь климатическими факторами, а именно влиянием интенсивной циклонической деятельности, которая охватывает западные склоны Северного Урала и прилегающие к нему равнинные районы (Урал и Приуралье, 1968). Ландшафтная дифференциация территории, наоборот, вызывала бы асинхронность в динамике численности видов. Хищники также не могут быть ключевым фактором синхронизации по причине их разной численности и видового состава в ландшафтных районах.

Вместе с тем, в ряде случаев ландшафтная неоднородность территории влияет на степень синхронизации динамики популяций разных видов землероек и полевок. Так, у средней бурозубки наиболее согласованные изменения численности отмечены меж-

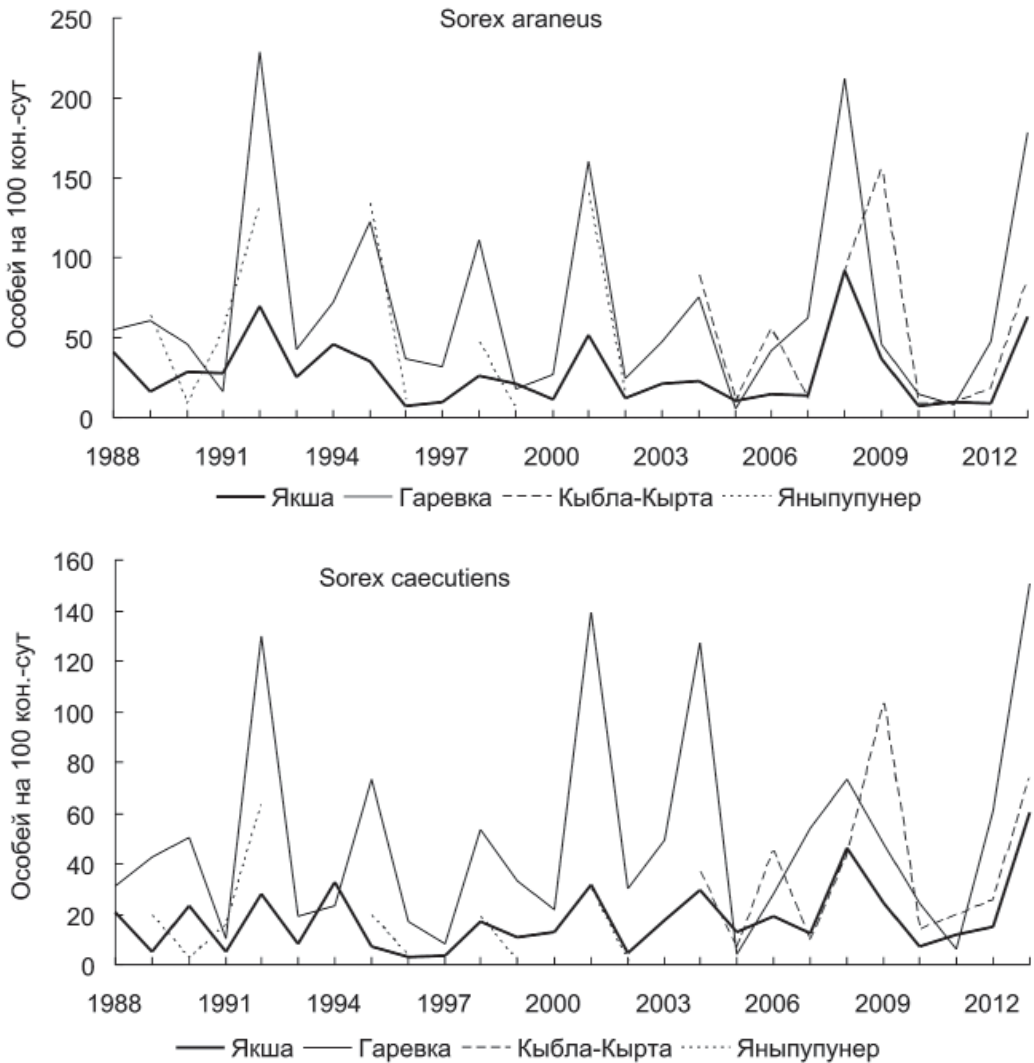


Рис. 77. Динамика численности фоновых видов землероек в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. Стационары: Якша — равнинный район, Гаревка — прилечорская часть предгорного района, Кыбла-Кырта — приильчская часть предгорного района (Калинин, Куприянова, 2010), Яныпупунер — горный район.

ду предгорным (Гаревка) и горным (Яныпупунер) районами ($r = 0,77$; $p = 0,003$), тогда как между равнинным (Якша) и предгорным районами такая связь была слабой и недостоверной ($r = 0,48$; $p = 0,11$). Такая же закономерность наблюдается у красной и рыжей полевков. В первом случае значения коэффициента корреляции между районами соответственно были равны $+0,61$ ($p = 0,03$) и $+0,39$ ($p < 0,04$), во втором — $0,82$ ($p < 0,001$) и $0,58$ ($p = 0,002$). В то же время у обыкновенной бурозубки и темной полевки такие различия между ландшафтными районами отсутствовали.

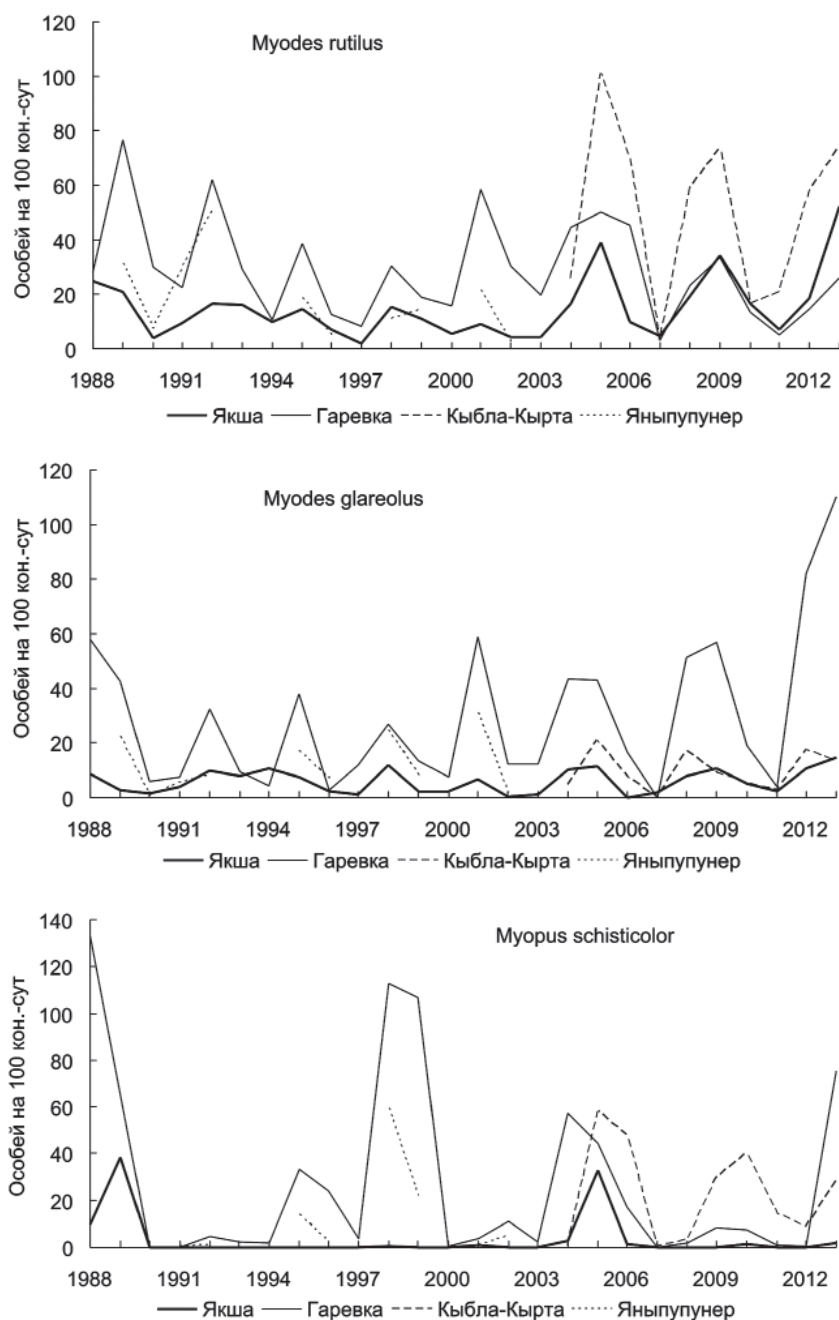


Рис. 78. Динамика численности фоновых видов полевков в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника. Стационары: Якша — равнинный район, Гаревка — припечорская часть предгорного района, Кыбла-Кырта — приилычская часть предгорного района (Калинин, Куприянова, 2010), Яныпупунер — горный район.

Ландшафтный эффект в динамике популяций хорошо выражен только у лесного лемминга в виде так называемой «периодической бегущей волны». О существовании такого типа пространственной динамики в циклических популяциях полевков стало известно не так давно (Ranta, Kaitala, 1997; Lambin et al., 1998). Суть его заключается в том, что пик численности формируется в одном из районов, а затем через некоторый интервал времени смещается на прилегающие территории, часто в определенном направлении, что напоминает как бы эффект бегущей волны. В Печоро-Илычском заповеднике высокая плотность лесного лемминга регистрируется сначала в предгорном районе и только на следующий год пик численности наблюдается на равнине, в то время как в предгорьях обилие животных уменьшается. Например, в 1988 г. на Гаревке показатель обилия этого вида составлял 133 экз., на следующий год он упал здесь в два раза — 65 экз. на 100 кон.-сут. В Якше в первый год численность животных достигала лишь 9,6 экз., а на второй год увеличилась до 38,6 экз. на 100 кон.-сут. Аналогичная ситуация наблюдалась в 2004–2005 гг. Это явление для заповедника впервые было описано Е.Н. Тепловой (1952). Однако оказалось, что «бегущая волна» движется не только в западном направлении в сторону равнины (Гаревка–Якша), но и в северном направлении в пределах непосредственно предгорного района (Гаревка–Кыбла–Кырта). А вот в направлении гор она отсутствовала. Пики численности лесного лемминга на Гаревке и на Яныпупунер совпадали во все годы наблюдений ($r = 0,97$; $p < 0,001$).

Причины возникновения периодических «бегущих волн» остаются до конца неясными, для их объяснения привлекаются разные гипотезы (Sherratt, 2013). Но судя по всему, для их инициирования требуются два условия — значительные ландшафтные различия между соседними районами и миграционная активность (Sherratt et al., 2003; Johnson, 2004). Это подтверждают и наши наблюдения. В наиболее благоприятных условиях для лесного лемминга в темнохвойной тайге припечорской части заповедника периодически формируются очаги высокой численности леммингов. Высокая численность сопровождается массовыми миграциями, которые для флуктуирующих популяций этого вида описаны и в других частях ареала и имеют к тому же определенную направленность (Новиков, 1941; Kalela, 1963; Вольперт, Шадрин, 1990; Eskelinen, 2004). Судя по данным Я.Л. Вольперта и Е.Г. Шадринной (2002), эффект «бегущей волны» характерен также для лесного лемминга бассейна Колымы, где пики численности этого вида в соседних ландшафтных районах расходились во времени на год, но депрессии при этом совпадали по годам.

Межвидовая синхронность в той или иной степени выражена в населении мелких млекопитающих многих регионов. Ее мерой может служить показатель связности (Бигон и др., 1989; Маргалев, 1992; Литвинов, 2001). Он включает все статистически значимые корреляционные связи между изменениями численности видов. Однако в этом случае надо исключить отрицательные связи, выражающие асинхронность, но они, как правило, редки. Анализ степени межвидовой синхронности землероек и полевков проводился (использованы результаты учетов канавками) по шести районам Европейского Севера, по которым имелись временные ряды по обилию животных, в том числе и опубликованные (Бобрецов, Куприянова, 2006). В расчет были включены 10 видов, составляющих основу населения мелких млекопитающих во всех рассматриваемых районах (рис. 79). Хотя для каждого района характерны свои особенности в синхронности колебаний численности видовых популяций, отмечены и их географические закономерности.

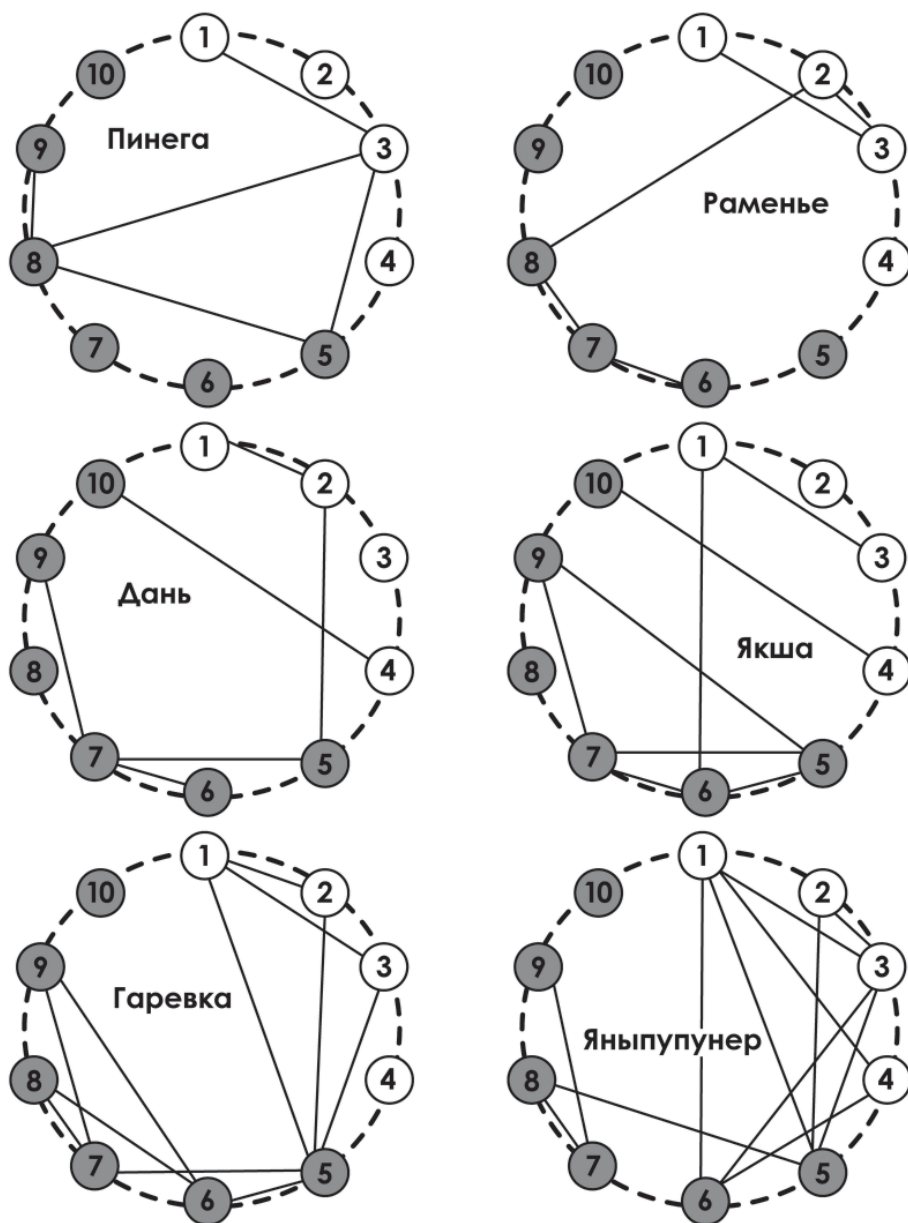


Рис. 79. Корреляционные связи ($p \leq 0,05$) между численностью видов мелких млекопитающих в разных районах Европейского Севера. Виды: 1 — обыкновенная бурозубка; 2 — равнозубая бурозубка; 3 — средняя бурозубка; 4 — малая бурозубка; 5 — красная полевка; 6 — рыжая полевка; 7 — темная полевка; 8 — полевка-экономка; 9 — лесной лемминг; 10 — лесная мышовка. Серым цветом выделены грызуны. Использованы данные: Пинега — Куприянова, Сивков, 2000; Раменье — Бобрецов, Куприянова, 2006; Дань — Бобрецов, Куприянова, 2006.

Они заключаются в увеличении показателя связности в направлении с запада на восток. В Карелии, судя по данным Э.В. Ивантера и А.Е. Якимовой (2010), он составляет всего лишь 4,4%, что свидетельствует о значительной асинхронности в ритмах годовых изменений численности разных видов животных. В западной части Русской равнины (Пинега, Раменье) показатель связности увеличивается до 13,3%, в восточной части (Дань, Якша) — до 17,8%. Наиболее сильная синхронность в динамике популяций разных видов наблюдается в районах Уральской горной страны: в предгорье (Гаревка) — 37,8%, в горах (Яныпупунер) — 35,6%.

В северной тайге Архангельской области (Пинега) синхронно изменялась численность пяти видов — обыкновенной и средней бурозубок, красной полевки, полевки-экономки и лесного лемминга, все они образовали один кластер. По-видимому, число достоверных связей может увеличиться за счет пары «обыкновенная бурозубка и красная полевка» ($r = 0,70$). Из-за короткого временного ряда сопряженность между обилием этих видов оказалась при большом значении показателя корреляции незначимой. Какая-либо связь между близкими видами лесных полевок отсутствовала: по данным отлова канавками значение показателя составило +0,26 ($p = 0,57$), давилками +0,24 ($p = 0,34$). В последнем случае расчеты были проведены на основании более длинных временных рядов, которые представлены в работе Н.М. Окуловой с соавторами (2004).

В средней тайге Архангельской области (Раменье) согласованно изменяется численность шести видов. Среди них три вида землероек-бурозубок (обыкновенная, средняя и равнозубая) и три вида полевок (полевка-экономка, темная и рыжая полевки). Все они образуют один кластер, большинство из них являются фоновыми видами в данной местности. Синхронность в изменениях обилия фоновых видов землероек и полевок отмечала здесь ранее И.Ф. Куприянова (1978). Асинхронность она наблюдала среди некоторых видов каждой таксономической группировки. Например, возрастание численности подчиненного вида — красной полевки — происходило при уменьшении обилия доминирующей здесь рыжей полевки.

К востоку в средней тайге Республики Коми (Дань) число корреляционных связей между видами мелких млекопитающих возрастает. Однако они распадаются на два кластера, внутри которых численность видов изменяется синхронно, а между самими группами нередко и асинхронно. Первую большую группу составляют шесть видов — два вида землероек (обыкновенная и равнозубая бурозубки) и четыре вида полевок (красная, рыжая, темная и лесной лемминг). Наибольшее число связей характерно для темной полевки, которая здесь является одним из самых массовых видов. Вторую группу составляют малая бурозубка и лесная мышовка.

Якша, расположенная на самом востоке Русской равнины, очень близка по структуре корреляционных связей к Дани. Здесь также выделяются две группы связанных между собой видов. Самую большую из них составляют практически те же самые виды, что и в Дани. Однако увеличение численности ряда видов приводит к изменению связей между ними. Так, в Якше обилие красной полевки синхронно изменяется с рыжей и темной полевками и лесным леммингом, тогда как в Дани численность красной полевки положительно связана только с темной полевкой. Вторую группу формируют малая бурозубка и лесная мышовка. Однако в этом случае наблюдаются асинхронные изменения обилия лесной мышовки с темной полевкой ($-0,44$; $t = 2,39$; $p = 0,02$) и лесным леммингом ($-0,50$; $t = 2,80$; $p = 0,009$).

Наибольшая синхронность в динамике популяций разных видов наблюдается в населении мелких млекопитающих предгорного и горного районов Северного Урала. Достоверные корреляционные связи здесь отмечены между большинством видов. Исключение составляет лишь лесная мышовка, численность которой увеличивается в период понижения обилия других видов. В предгорном районе наибольшее число связей характерно для грызунов, в горах — для землероек. Значительная синхронизация в динамике обилия землероек в горном районе обусловлена изменчивостью погодных условий. Здесь регулярно повторяются холодные и затяжные весны, в результате которых численность всех видов землероек сильно уменьшается (Бобрецов и др., 2003).

Степень межвидовой синхронности в колебаниях обилия мелких млекопитающих во многом зависит от того, насколько циклична динамика видов этой группы животных. В равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника, где виды с циклической динамикой составляют 38,5%, число достоверных корреляционных связей составляет 17,8%. В предгорном районе увеличивается число циклических видов до 64,3%, соответственно возрастает и число корреляционных связей (до 37,8 %).

7.4. Факторы динамики численности мелких млекопитающих: краткий литературный обзор современного состояния проблемы

Работа Ч. Элтона (Elton, 1924) о периодических колебаниях численности животных дала огромный стимул исследованиям причин цикличности. Во многих ранних работах объяснить циклы численности пытались при помощи какого-то одного фактора, влияющего на размножение или смертность животных. На их роль, прежде всего, подходили погодные и кормовые условия, которые и были положены в основу ряда гипотез. Роль климата и погодных условий в изменении численности мелких млекопитающих отмечали многие авторы. Им стали придавать и главную роль в формировании циклов (Свириденко, 1934; Поляков, 1954; Тауриный, 1964; Fuller, 1969). Другие исследователи объясняли колебания численности грызунов циклическими изменениями климата, обуславливающего периодические изменения урожаев кормов (Наумов, 1948; Динесман, 1955). С кормами связано несколько гипотез — подрыв кормовой базы мелкими грызунами (Lack, 1954; Pitelka, 1964; Свириденко, 1967), качество кормов и восстановление питательных веществ (Lauckhart, 1957; Schultz, 1964), отравление токсинами (Freeland, 1974), цикличность кормовых ресурсов (Kalela, 1962), доступность пищи (Batzli, Pitelka, 1975). Взаимоотношения грызунов с растительными кормами нередко приравнивали к отношениям «хищник – жертва», которые в условиях гетерогенной среды, могли вызвать регулярные колебания численности жертв (Rosenzweig, Abramsky, 1980). Сами хищники, по мнению ряда авторов, являются главным фактором наблюдаемых циклов (Shelford, 1943; Lack, 1954; Pearson, 1966). В качестве основной причины динамики популяций назывались и эпидемии и различного рода эпизоотии (Elton et al., 1931; Hamilton, 1937; Mihoc et al., 1985). При этом возбудители могли генерировать циклы, аналогичные влиянию хищников (Anderson, May, 1980). Предлагалась также и роль и солнечной активности (Elton, 1924; Виноградов, 1934).

Однако невозможность объяснить наблюдаемые колебания численности на основе только одних внешних (экзогенных) факторов привела к появлению гипотез, в которых главная роль отводилась внутренним факторам (эндогенным). Среди них наибольшую

популярность получили гипотезы стресс-регуляции (Christian, 1950; Christian, Davis, 1964), полиморфного поведения или разнокачественности особей (Chitty, 1960), гипотеза специфичности когорт (Шварц и др., 1964). Внимание многих исследователей привлекли демографические параметры, среди которых большое значение имели темпы созревания молодых животных. Их вклад в формирование численности во многом определяется плотностью популяции, поэтому этот плотностно-зависимый механизм считается одним из основных факторов динамики популяций (Kalela, 1957; Кошкина, 1957; Zejda, 1957; Krebs et al., 1969; Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Окулова, 1975; Vujalska, 1975; Batzli et al., 1977 и др.). Н.М. Окулова и А.Д. Бернштейн (1995) предложили назвать данную закономерность «эффектом Калелы-Кошкиной», подчеркивая важность данного эффекта в регуляции численности животных. Если ингибирования созревания сеголеток не происходит, то цикличность в популяциях будет отсутствовать (Boonstra, 1994; Tkadlec, Zejda, 1998). Миграционные процессы в популяциях также считаются одним из факторов динамики численности. Регуляция здесь происходит через расселение (Наумов, 1948; Lidicker, 1962; Tamarin, 1977). Э. Чарновым и Д. Файнерти (Charnov, Finerty, 1980) была предложена так называемая «социобиологическая гипотеза», основанная на территориальных контактах между родственными особями.

Вместе с тем, применение однофакторных концепций для объяснения механизмов динамики популяций зачастую терпело неудачу, что привело к формированию комплексных представлений о причинах изменения численности. Первые такие представления возникли еще в 30–40-е годы прошлого века (Калабухов, 1935, 1937; Северцов, 1941; Башенина, 1947; Формозов, 1948). Сейчас уже не вызывает сомнения, что динамика популяций определяется совместным действием как внешних, так и внутренних факторов (Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Lidicker, 1978; Bondrup-Nielsen, Ims, 1988; Шилов, 1991; Krebs, 1996; Bjørnstad, Grenfell, 2001; Жигальский, 2002; Aars, Ims, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004). Например, Лидикер (Lidicker, 1988) писал, что для объяснения возникновения многолетних циклов калифорнийской полевки требуется учитывать действие как минимум восьми ключевых факторов — четырех внешних и четырех внутренних. Поэтому «кажется странным, что экологи до сих пор заняты поисками одной причины многолетних периодических колебаний большого разнообразия видов, живущих в разной среде» (Lindstrom et al., 2001). Вместе с тем, многофакторные гипотезы в большинстве случаев нельзя проверить, за что они в свое время подверглись критике (Gaines et al., 1991).

В разные периоды времени неоднократно предпринимались попытки обобщить и осмыслить разные гипотезы, основанные как на отдельных факторах, так и на их взаимодействии между собой (Krebs, Myers, 1974; Чернявский, Ткачев, 1982; Taitt, Krebs, 1985; Садыков, Бененсон, 1992; Batzli, 1992; Krebs, 1996, 2013; Stenseth, 1999; Жигальский, 2002; Berryman, 2002; Turchin, 2003; Чернявский, Лазуткин, 2004; Korpimäki et al., 2004; Boonstra, Krebs, 2013). К началу 90-х годов прошлого века только по циклам численности мелких млекопитающих было опубликовано более 1000 работ, а для их объяснения было привлечено 22 гипотезы (Batzli, 1992). Медленный прогресс в разгадке популяционных циклов кроется не только в отсутствии длинных временных рядов (Berryman, 2002), но и в значительной изменчивости популяционной динамики мелких млекопитающих (Yoccoz, Ims, 2004; Ивантер, 2008; Henden et al., 2009). Судя по всему, есть много конкретных механизмов, которые могут индуцировать регулярные

колебания численности, и они могут меняться время от времени и от места к месту (Veugman, 2002).

Данная сложность — причина того, почему популяционные циклы до сих пор являются предметом больших дискуссий, несмотря на то, что полевки и землеройки в этом отношении — наиболее изученные таксономические группы (Krebs, 2011). За последние 20 лет появились новые гипотезы, а старые однофакторные модели получили дальнейшее развитие. Часто они учитывают в той или иной степени взаимодействия основного фактора с другими. Кребс (Krebs, 2013) акцентировал внимание прежде всего на тех факторах, которые влияют на темпы изменения численности.

Корма. Роль кормов в динамике популяций разных таксономических групп мелких млекопитающих неоднозначна. Отсюда и довольно противоречивые мнения о них как об одной из основных причин возникновения популяционных циклов. Корма не оказывают большого влияния на динамику численности американских серых полевок (Getz et al., 2006), но считаются наравне с хищниками наиболее вероятными кандидатами в основные факторы у лесных полевок и леммингов (Turchin, Hanski, 2001; Klemola et al., 2003). Польские исследователи (Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1996) полагают, что циклы численности грызунов возникают только в условиях постоянно высокой доступности растительной пищи. На большом материале ими было показано, что индекс цикличности у грызунов в разных географических регионах положительно коррелирует со средними значениями травянистой биомассы.

Особое значение имеют семена лиственных и хвойных деревьев, ягоды, урожаи которых подвержены периодическим колебаниям. Они могут изменять обилие полевок и инициировать циклические изменения их численности (Формозов, 1948; Свириденко, 1967; Попов, 1989; Jensen, 1982; Pucek et al., 1993 и др.). Так, высокой плотности полевок Гаппера предшествовали годы обильных урожаев семян белой сосны (Elias et al., 2006). Однако такая связь наблюдается далеко не во всех районах Северной Америки, что является одной из причин дискуссии по этому поводу (McCracken et al., 1999; Boonstra, Krebs, 2006). Таким образом, влияние урожаев семян хвойных деревьев на популяционную динамику полевок в северных лесах оказалось более сложным, чем воздействие урожаев лиственных деревьев. Существует немало свидетельств того, что годовые колебания грызунов в лиственных лесах Европы и восточной части Северной Америки напрямую связаны с урожаями семян дуба, бука и клена (McShea, 2000; Ostfeld, Keasing, 2000; Falls et al., 2007). При этом выяснилось, что реакции разных видов грызунов на одни и те же корма сильно отличаются. Так, обильные урожаи желудей красного дуба в Северной Америке приводят к увеличению численности белоногих хомячков *Peromyscus leucopus* и *P. maniculatus*, но не оказывают никакого влияния на обилие полевок Гаппера. Последний вид тесно связан с урожаями семян красного клена (Schnurr et al., 2002). В Южной Норвегии только лишь лесная мышь *Apodemus sylvaticus* реагирует на обильные урожаи желудей скального дуба, тогда как для рыжей полевок большое значение имеют ягоды черники и семена ели (Selås et al., 2002).

В последние годы в некоторых регионах выявлена значительная роль урожая ягод в динамике численности лесных полевок. В Норвегии и Финляндии обнаружена корреляция между плодоношением черники предыдущего года и пиками обилия животных. На этот фактор приходится 65% всей изменчивости (Selås, 2006). На Юконе урожаи ягод на 78–98% определяют динамику популяций красной полевки и белоногого хомячка *P. maniculatus* (Krebs et al., 2010). Причем первый вид зависит от ягод водяни-

ки обыкновенной (*Empetrum nigrum*), а второй вид — от ягод двух видов толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi*, *A. rubra*).

В отличие от роли обилия урожаев кормов значение эффектов их качества в динамике популяций грызунов оставалось малопонятным, хотя первые гипотезы были выдвинуты давно. Качество корма у травоядных животных определяется белками, содержащими азот, который часто является основным фактором, лимитирующим рост населения (гипотеза ограничения азотом) (White, 2005). Экспериментальные исследования на темной полевке показали, что летнее увеличение численности этого вида во многом зависит от содержания белков в кормах, на основании чего была выдвинута новая гипотеза (Forbes et al., 2014). Кроме того, ограничение качества диеты может быть весьма вероятным объяснением различий, наблюдаемых в амплитуде пиков цикла (Korpela et al., 2013). В этом отношении интересны работы, проведенные в Северной Англии, по взаимодействию темных полевков с луговиком дернистым (*Deschampsia caespitosa*), являющимся их основным кормовым растением, доступным в течение всего года (Massey et al., 2008; Reynolds et al., 2012). Уровни диоксида кремния в растениях тесно коррелировали с уровнем нагрузки на пастбища: их концентрация была низкой при незначительной плотности животных и наоборот. Было установлено, что при высоких уровнях диоксида кремния в пище (а они остаются повышенными в течение 6 месяцев), ограничивающих доступность белков для животных в связи со снижением усвояемости, масса тела полевков снижалась на 0,5% в день. А это уже оказывало негативное влияние на население животных. Таким образом, защита растений на основе диоксида кремния может играть ключевую роль в формировании циклов полевков. В то же время в ряде исследований было показано, что питательная ценность черники, которая играет важную роль в жизнедеятельности красно-серой полевки, не уменьшалась, а увеличивалась в ответ на интенсивное потребление животными (Dahlgren et al., 2007).

Болезни. О роли влияния различных болезней на динамику популяций мелких млекопитающих до сих пор известно мало (Begon, 2003). Главная причина заключается в том, что в популяциях этих животных обнаружено большое разнообразие патогенов, действие большинства которых неизвестно или их значение только начинает осмысливаться (Smith et al., 2008). Созданные ранее теоретические модели показывали, что различного рода вирусы и паразиты могут вызвать периодические колебания животных (Anderson, May, 1979). Распространенность паразитов и вирусов в популяциях обычно возрастает с увеличением плотности полевков (Niklasson et al., 2006; Pedersen, Greives, 2008). Патогены вызывают стабильное понижение плодовитости животных (Telfer et al., 2005), существенно задерживают начало размножения (Feore et al., 1997; Telfer et al., 2002) и уменьшают выживание особей (Soveri et al., 2000; Niklasson et al., 2006; Kallio et al., 2007). Их влияние на эти демографические параметры может привести к краху популяций мелких млекопитающих (Elton et al., 1931; Soveri et al., 2000). Кроме того, взаимодействие между вирусами, паразитами и их хозяевами при определенных условиях приводит к возникновению циклов численности последних (Cavanagh et al., 2004; Burthe et al., 2006, 2008). В последние годы М. Смитом с соавторами (Smith et al., 2008) на основе эмпирических данных построена модель взаимодействия темной полевки и вируса коровьей оспы. Этот вирус широко распространен в популяциях грызунов по всей Европе и Западной Азии (Vaxby, Bennett, 1999). Данная модель показывает, что отсроченное воспроизводство после заражения особей темной полевки вирусом и уменьшением в связи с этим плодовитости, с учетом сезонности может инициировать популяционные циклы у данного вида.

Хищники. В настоящее время роль хищников в циклических колебаниях численности мелких млекопитающих вновь широко обсуждается в литературе. Подробный критический анализ этой проблемы сделал Ч. Кребс (Krebs, 2013) в своей последней книге. Большую популярность эта гипотеза получила в скандинавских странах. Она основывается на том, что воздействие хищников на популяционную динамику животных зависит от уровня их специализации и подвижности. Среди хищников выделяют специалистов-резидентов, кочевых специалистов и универсалов (Andersson, Erlinge, 1977). Хищники-универсалы или генералисты (лисы, совы, дневные хищные птицы и т.д.) стабилизируют динамику населения, в то время как хищники-специалисты (горностаи, ласка) ее дестабилизируют (Andersson, Erlinge, 1977; Korpimäki, 1985). Эти различия в функциональной роли хищников были использованы для объяснения особенностей в популяционной динамике полевков в Фенноскандии (Hansson, Henttonen, 1985a,b; Henttonen et al., 1985, 1987). На севере этого региона для полевков характерны циклические изменения численности, большая амплитуда их колебаний и значительная синхронность в динамике популяций разных видов. На юге популяции нециклические, для них присущи только сезонные изменения обилия. При этом отмечен градиент в уменьшении амплитуды колебаний и сокращении периода цикла с севера на юг. Объясняется эта закономерность тем, что на севере в условиях глубокого снега и более длительного его залегания наибольшее преимущество получают хищники-специалисты, плотность которых также повышается с юга на север. Эти хищники и инициируют циклы численности полевков. На юге региона, где высота снежного покрова незначительна, наибольшее воздействие на популяции мелких грызунов имеют хищники-генералисты, которые стабилизируют динамику обилия грызунов.

Эти работы дали большой стимул для развития гипотезы хищничества, в которой хищников-специалистов стали рассматривать в качестве основной причины периодических колебаний численности грызунов. Ключевыми видами в формировании бореальных циклов полевков являются ласка и горностаи (Hanski et al., 1991, 2001), для которых мелкие млекопитающие являются основными кормами. Но их численный ответ на изменение обилия грызунов происходит не сразу, а с некоторой временной задержкой в результате особенностей в размножении этих хищников. Например, у ласки временной лаг составляет 6–9,5 месяцев. Наличие этого временного лага и является основным механизмом образования циклов численности мелких млекопитающих (Korpimäki et al., 1991; Hanski, Korpimäki, 1995; Sundell et al., 2013). Эта гипотеза получила теоретическую (Hanski et al., 1993; Hanski, Henttonen, 1996; Turchin, Hanski, 1997; Turchin, 2003; Wang et al., 2009) и экспериментальную (Klemola et al., 1997, 2000; Korpimäki, Norrdahl, 1998; Korpimäki et al., 2002; Sundell, 2003) поддержку. Она поддерживается и в ряде работ за последние годы (Ekerholm et al., 2004; Korpimäki et al., 2005b; Getz et al., 2006; Окулова, Катаев, 2007; Кшнясев, Давыдова, 2008; Sundell, Ylönen, 2008; Korpela, 2014; Therrien et al., 2014 и др.).

Однако в ряде исследований (в том числе и экспериментальных) роль хищников отрицается. Большой интерес в этом отношении представляют работы по серым полевкам, с которыми специализированные хищники наиболее тесно связаны. Так, в Северной Англии популяционные циклы темной полевки существуют в условиях незначительного снежного покрова, который является составной частью гипотезы хищничества (Lambin et al., 2000). Кроме того, по расчетам в этом районе ласка изымает из популяции не более 5% животных (Graham, Lambin, 2002). Поэтому роль хищников в форми-

ровании циклов темной полевки была поставлена под сомнение (Lambin et al., 2000; MacKinnon et al., 2001). Эти работы вызвали в свое время дискуссию о роли хищников-специалистов в периодических колебаниях обилия полевок (Korpimäki et al., 2003; Oli, 2003a,b). Незначительна их роль и в динамике численности полевки-экономки в Польше (Borowski, 2011), обыкновенной полевки в Западной Франции (Barraquand et al., 2014). Ю. Мароном с соавторами (Maron et al., 2010) было экспериментально показано, что воздействие хищников на разные виды американских грызунов может быть дифференцированным. Циклы численности у норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) на севере Фенноскандии и у бурого лемминга на Аляске формируются без участия хищников в результате взаимодействия животных с кормами (Turchin et al., 2000; Turchin, 2003). На острове Врангеля специализированные хищники отсутствуют, тем не менее, для численности сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) характерны периодические изменения численности (Чернявский, Ткачев, 1982; Menyushina et al., 2012). В то же время в некоторых районах Арктики хищникам отводят основную роль в создании циклов у этой группы животных (Gilg et al., 2006; Gauthier et al., 2009).

Нарушения цикличности колебаний численности грызунов в северных регионах Европы при устойчивом сохранении обилия хищников в последние десятилетия (Hörnfeldt et al., 2005; Elmhagen et al., 2011, и др.) показали, что, возможно, роль хищников в формировании циклов переоценивалась, или их воздействие было ограничено только определенными условиями среды — например, холодными зимами. Изменение условий зимой, по мнению ряда исследователей, ослабили взаимодействия между полевыми и специализированными хищниками, вследствие чего и «рухнули» циклы (Gilg др., 2009). Некоторые исследователи объясняли это явление стохастическими колебаниями, которые присущи системе «хищник — жертва» во времени (Hanski, Henttonen, 1996). И возвращение циклов в некоторых районах Финляндии (Brommer et al., 2010) как бы подтверждает такое объяснение.

Однако все же больше находит понимание другая точка зрения, в которой утверждается, что мелкие куньи в одиночку не могут инициировать циклические колебания численности мелких млекопитающих (Korpela et al., 2014). Возникли альтернативные модели, в которых хищничество рассматривалось как необходимое условие для циклов, но само по себе оно не являлось достаточным. Ч. Кребс (Krebs, 1996) назвал эти альтернативные гипотезы «слабыми» моделями по сравнению с «сильными», в которых роль отводится только одним хищникам. В «слабых» моделях хищники взаимодействуют с другими экологическими факторами. Одна из таких моделей опубликована в работе Х. Андреассен с соавторами (Andreassen et al., 2013) «Новые взгляды на взаимодействие внутренних и внешних процессов во время популяционных циклов», где в качестве факторов динамики численности грызунов выступают хищники, но их роль во многом зависит от социальных отношений среди репродуктивных самок.

Наиболее важным в гипотезе хищничества является вопрос о доле изъятия хищниками мелких млекопитающих. Хищники-специалисты могут стать регуляторами динамики популяций в случае значительного воздействия на жертв на определенных фазах цикла. Как уже было отмечено выше, ласка изымает из популяций темной полевки в Шотландии не более 5% животных (Graham, Lambin, 2002). По данным И.В. Дорогого (1980) на острове Врангеля в период пика численности леммингов хищники (при их чрезвычайно высокой концентрации) смогли уничтожить всего лишь 9,3% популяции копытного лемминга и 5% популяции сибирского лемминга. На Колыме соболь, кото-

рый здесь является основным потребителем мелких млекопитающих (при отсутствии ласки и малой численности горностая), уничтожает 4% лесных полевков, что по сравнению с общими потерями в 50–60% представляется несущественным (Чернявский, Лазуткин, 2004). Во всех случаях популяции были циклическими.

Приведенные выше факты заставляют отказаться от гипотезы хищников как основных регуляторов динамики численности мелких млекопитающих. Скорее всего, именно последние лимитируют изменения обилия хищников. Хищники же следуют за колебаниями обилия грызунов. Эта точка зрения наиболее популярна среди отечественных специалистов (Наумов, 1948; Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975; Жигальский, 2000; Чернявский, Лазуткин, 2004).

Климатические факторы. Климат, безусловно, является одним из важнейших, но трудно уловимых предикторов изменения численности животных (Deitloff et al., 2010; Захаров и др., 2011). Роль климатических факторов в динамике популяций мелких млекопитающих давно известна (Свириденко, 1935; Калабухов, 1947; Наумов, 1948; Поляков, 1954; Попов, 1960; Kalela, 1962; Klomp, 1962; Тауриньш, 1964; Башенина, 1968; Fuller, 1969; Ивантер, 1975; Окулова, 1986, и др.). Ч. Элтон придавал им большое значение, хотя и не считал их единственными причинами (Elton, 1924; Lindstrom et al., 2001). Климатические факторы оказывают как прямое, так и опосредованное воздействие на численность животных (в последнем случае через корма, изменение качества местообитаний), и оно может быть как отрицательным, так и положительным.

Вместе с тем анализ влияния климата на динамику популяций млекопитающих по разным причинам представляет собой определенные трудности. Корреляционный анализ, который чаще всего используется для этих целей, зачастую дает неверные представления о роли отдельных факторов, так как климатические параметры нередко скоррелированы друг с другом (Krebs, Berteaux, 2006; Esther et al., 2014). Кроме того, влияние климата и погоды на динамику численности населения чаще всего носит опосредованный характер, поэтому выделить их роль при помощи только одних статистических методов часто очень сложно (Knape, Valpine, 2011). Эффекты влияния погодных условий на демографию населения могут быть краткосрочными (от нескольких дней), и сезонные средние параметры (которые чаще всего используются) могут маскировать их воздействие (Kalcounis-Rueppell et al., 2002).

Одни и те же факторы могут дифференцировано влиять на животных в разные сезоны и годы (Жигальский, 1994; Ивантер, 2005; McMillan et al., 2005). Реакция разных видов (в том числе и близких) на них может также сильно различаться. Так, высокая температура в летний период положительно сказывается на обилии красной полевки и негативно — на красно-серой полевке в Восточных Саянах (Виноградов, 2009). Для красно-серой полевки выявлена отрицательная связь ее численности с осадками, тогда как для красной и рыжей полевки она отсутствовала (Андреева, Окулова, 2009). В условиях Европейского Севера (Пинежский заповедник) для красной полевки наиболее благоприятны годы с прохладным летом, для рыжей полевки — годы с теплым летом (Окулова и др., 2004).

Климатические факторы оказывают наибольшее воздействие на численность мелких млекопитающих в зимний период. В это время большое значение имеет высота снежного покрова, которая минимизирует воздействие температуры воздуха и регулирует глубину и время промерзания почвы (Формозов, 1946; Marchand, 1996). Незначительная высота снега при низких температурах вызывает большую смертность животных,

вследствие чего их численность уменьшается (Формозов, 1948; Ивантер, 1975; Merritt, 1984; Попов, 1989; Reid, Krebs, 1996; Бернштейн и др., 2003; Третьяков, 2003; Дидорчук, 2012). В такие зимы, например, в Приохотье наблюдалось существенное снижение выживаемости красно-серой полевки, тогда как для красной полевки такая связь отсутствовала (Чернявский, Лазуткин, 2004). Однако снежный покров, прилегающий к земле, не является однородным, образование корочек льда в нем делает одни участки доступными, а другие — недоступными. Такая неоднородность в плотности снежного покрова ограничивает доступ к кормовым ресурсам (Hanski et al., 1993; Korslund, Steen, 2006), которые, к тому же, к концу зимы сильно истощаются (Hansson, 1987; Hansen et al., 1999), что может стать также одной из причин значительной смертности животных в зимний период. Этим параметрам (высота и плотность снега, длительность его залегания) отводится большая роль в некоторых современных моделях, объясняющих изменения численности мелких млекопитающих (Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Ims et al., 2011). Следует отметить, что и теплые зимы могут иметь не только положительное, но и отрицательное влияние на динамику популяций мелких млекопитающих (Merritt et al., 2001). Это связано с тем, что при внезапных похолоданиях в такие годы на снегу образуются корки льда, которые вызывают гибель животных (Merritt, 1985; Solonen, 2004). Однако и сегодня роль снежного покрова в динамике популяций землероек и полевок, по-прежнему, мало известна (Bilodeau et al., 2013). В условиях мягкого климата температура и снежный покров не играют ведущей роли в регуляции обилия мелких млекопитающих (Межжерин, 1960; Churchfield et al., 1998; Пожидаева, 2013). Но и в более суровой среде обитания на севере Якутии и Центральной Сибири зимние условия не сказываются на численности землероек (Sheftel, 1989; Киселев, Ямборко, 2014). Вместе с тем Н.Е. Докучаев (1990) считает их одним из ведущих факторов в динамике этих животных.

Большая смертность животных наблюдается в некоторые годы в переходные периоды — от весны к лету и от осени к зиме, что может привести к резкому падению численности. Весной особенно негативно сказываются на обилии животных ранние оттепели (Boonstra, Rodd, 1983; Taitt, Krebs, 1983), затяжные и поздние весны с возвратными морозами (Формозов, 1948; Межжерин, 1960; Новиков и др., 1970; Окулова, 1975; Потапов, Потапова, 2011; Жигальский, 2013). В последнем случае происходит задержка размножения, увеличивается смертность животных и сокращается число выводков. В Карелии, например, в такие годы наблюдались депрессии численности темной полевки (Ивантер, Якимова, 2010). Поздней осенью наибольшее влияние на мелких млекопитающих, особенно на землероек, оказывают резкое падение температуры воздуха и промерзание почвы (Формозов, 1946; Кошкина, 1957; Merritt, Merritt, 1978).

Роль климатических факторов, по мнению ряда исследователей (Наумов, 1945; Ивантер, 1975), наиболее существенна в пессимальных условиях среды. Так, в более суровых условиях Карелии они на 83% определяют динамику численности рыжей полевки (Жигальский, 1994). В колебаниях численности грызунов Восточного Саяна их доля в общей дисперсии у разных видов составляет от 31 до 56% (Виноградов, 2009). Однако приведенные выше примеры показывают, что такая картина наблюдается не во всех регионах даже Крайнего Севера. В некоторых исследованиях отмечается лишь незначительное влияние климата на численность животных (Getz et al., 2007; Кнаре, Valpine, 2011). Возможно, это связано с тем, что связь между обилием видов и местными климатическими индексами (например, месячными значениями температуры

воздуха и осадков) в силу разных причин оказывается более слабой, чем с крупномасштабными индексами (Hallett et al., 2004; Stenseth, Mysterud, 2005). Помимо этого, как уже отмечалось, климатические эффекты часто носят опосредованный характер (Krebs, Bertheaux, 2006).

Демографические факторы. В основе изменений численности млекопитающих лежат демографические процессы, которые зависят от факторов внешней среды и плотности популяции. Известно, что сроки размножения и вовлечение в него сеголеток, продолжительность репродуктивного периода, возрастной состав и выживание животных на разных фазах цикла существенно различаются. Эти демографические параметры могут оказывать глубокое влияние на темпы роста населения и, тем самым, на динамику популяций (Krebs, 1996).

Поэтому в ряде гипотез они выступают в качестве основных причин изменения численности животных. Одна из них получила название гипотезы старения (Boonstra, 1994). Она фокусируется на изменении возрастной структуры популяции, которая происходит в течение цикла. Взрослые полевки, которые формируют весеннее население популяции к весне следующего года после пика, в силу ряда причин (в основном из-за стресса), становятся физиологически ослабленными, что приводит к снижению репродуктивных усилий самок и увеличению смертности. В результате численность популяции сокращается.

Другие гипотезы базируются на изменениях в возрастной структуре, выживаемости отдельных возрастных групп и продолжительности репродуктивного периода. Одна из них получила название «сезонности — старения» (Tkadlec, Zejda, 1998), другая — α -гипотезы (Oli, Dobson, 2001). В последней гипотезе основная роль отводится выживанию неполовозрелых животных и возрасту их полового созревания. Из-за отсроченной сексуальной зрелости и низкого выживания молодых животных продолжительность репродуктивного периода сокращается и кроме того уменьшается число самок, участвующих в размножении. В результате снижение численности становится неизбежным. Эти два демографических фактора были ключевыми в многолетней динамике прерийной полевки *Microtus ochrogaster* (Ozgul et al., 2004). Изменения в выживаемости зверьков является главной причиной, определяющей ход популяционных циклов и амплитуду колебаний численности и у пенсильванской полевки (Getz et al., 2007).

Сезонность среды ограничивает размножение животных, как в сроках, так и в продолжительности репродуктивного периода. М. Смит (Smith et al., 2006) и Т. Эргон (Ergon et al., 2011) с соавторами предположили, что задержки в сроках начала размножения в зависимости от плотности популяции достаточно для генерирования циклов темной полевки в Шотландии. В циклической популяции обыкновенной полевки в Западной Франции взаимодействие между демографическими параметрами, плотностью и сезонностью носит более сложный характер (Pinot et al., 2014). Размножение животных в некоторые годы охватывает кроме лета также осень и зиму. В летний период размножение определяется продуктивностью растений, а осенью и зимой — плотностью популяции.

Большую роль в регуляции численности полевок играют половозрелые молодые животные. Степень участия в размножении самок сеголеток определяется главным образом плотностью популяции (Ивантер, Жигальский, 2000; Ивантер, 2005). Так, по мнению Э.В. Ивантера (2014), интенсивность созревания и размножения молодых животных является главным регулятором численности у темной полевки. Зависимость

числа размножающихся прибылых особей от плотности популяции обычно имеет форму монотонно убывающей кривой, близкую к гиперболе (Окулова, Бернштейн, 1995; Tkadlec, Zejda, 1998). Однако имеются данные, указывающие на значительные отклонения от такой кривой, вызванные воздействием внешних факторов (Ozgul et al., 2004). Такая зависимость была недавно описана М.И. Чепраковым (2013) на примере рыжей полевки. Нарушения регистрируются при уровне плотности (от 0 до 30 ос./га). Плотностно-зависимые механизмы популяционной саморегуляции начинают работать при средней плотности (20–40 ос./га), а в полной же мере их действие проявляется, когда плотность популяции превышает 40 ос./га, в результате чего доля репродуктивно-активных сеголеток приближается к нулю.

Факторы внутренней регуляции. Концепция внутренней регуляции численности подразумевает отрицательную зависимость поведенческих, физиологических и генетических изменений от уровня плотности животных (Krebs, 2002). Она отождествляется с территориальностью, расселением животных, детоубийством, материнскими эффектами, физиологическим стрессом и другими социальными взаимодействиями (Krebs, 1996, 2009; Wolff, 1997).

Территориальность (наличие индивидуальных участков) хорошо выражена у самок многих видов грызунов (Ostfeld, 1985; Wolff, 1985). При высокой численности территориальные самки подавляют размножение у других особей, тем самым ограничивают дальнейший рост населения. При низкой плотности ингибирование в половом созревании животных отсутствует, что способствует увеличению численности популяции (Bujalska, 1988; Ostfeld, 1990). Поэтому территориальность часто рассматривают в качестве одного из механизмов регуляции численности, особенно у лесных полевок (Bujalska, 1996; Saitoh et al., 1999). Последние исследования (Eccard et al., 2011) в этом отношении выявили, что подавление размножения у территориальных особей наблюдается только до определенного уровня плотности, после чего это ограничение снимается (территориальные самки уже не в состоянии тратить много энергии на защиту своих участков), что приводит к внезапной вспышке численности полевок.

Расселение (эмиграция, иммиграция) считается одним из факторов регуляции численности животных (Lidicker, 1975; Stenseth, 1983; Gliwicz, 1990; Krebs, 1992; Andreassen et al., 2002 и др.), что вызывает и большой теоретический интерес (Travis, 1999; Bowler, Benton, 2005). Однако эмпирических данных о скорости расселения зверьков в зависимости от плотности популяции до сих пор мало (Matthysen, 2005), и к тому же они часто носят противоречивый характер (Lambin и др., 2001). В одних исследованиях показана положительная связь между долей мигрантов в популяции и уровнем обилия: расселение животных увеличивалось с повышением плотности популяции (Boonstra, Krebs, 1977; Waser, 1985; Sandell et al., 1991; Aars, Ims, 2000; Lambin и др., 2001; Amarasekare, 2004). В других работах указывается наличие отрицательной связи: с увеличением плотности населения уменьшалась доля мигрантов (Шилов, 1977; Бердюгин, 1983; Лукьянов, 1993; McGuire et al., 1993; Жигальский, Белан, 1995; Wolff, 1997; Andreassen et al., 2002; Smith, Batzli, 2006). Имеются также исследования, в которых показано отсутствие какой-либо связи между расселением и численностью (Myers, Krebs, 1971; Verner, Getz, 1985; Blackburn et al., 1998; Власов, Пузаченко, 2000). В последнем случае, по мнению О.А. Лукьянова (1997), такая информация, скорее всего, свидетельствует о наличии нелинейных связей между данными переменными, чем об их отсутствии. Зависимость между расселением и плотностью нередко носит

сложный нелинейный характер (Krebs et al., 1973; Lidicker, 1988; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Щипанов и др., 2008; Glorvigen, 2012). Расселение может повлиять на динамику численности не только через эмиграцию и иммиграцию, но и через изменение генетического состава населения (Krebs et al., 1973; Tamarin, 1977). Таким образом, воздействие этого фактора на популяционную динамику далеко не однозначно.

Детоубийство является обычным явлением у грызунов (Agrell et al., 1998; Ebensperger, Blumstein, 2007) и может иметь глубокие демографические последствия для популяции (Hoogland, 1995; Blumstein, 1997). Оно возрастает в период высокой численности животных (Andreassen et al., 2013) и может вызвать спад их обилия (Odden et al., 2014). По мнению Ч. Кребса (2009), сложности в изучении детоубийства являются одной из главных причин в том, что роли этого процесса в динамике популяций пока не придают большого значения.

Гипотеза материнских эффектов была предложена в 90-е годы прошлого века. Она предполагает, что циклы численности животных могут быть вызваны передачей индивидуальных качеств потомству по наследству (Ginzburg, Taneyhill, 1994; Ginzburg, 1998; Inchausti, Ginzburg, 1998). Потомство матерей, выросших в оптимальных условиях, будет иметь более высокую выживаемость и репродуктивные показатели, чем у матерей, выросших в пессимальных условиях. Материнские эффекты рассматривают как дополнение к генетическим эффектам, и они имеют широкое распространение среди животных разных таксономических групп (Räsänen, Kruuk, 2007). Слабым местом этой гипотезы является невозможность обнаружить изменения индивидуальных качеств в эксперименте (Banks, Powell, 2004). Тем не менее, материнские эффекты, хотя и незначительны по своей силе, но они могут внести существенный вклад в демографическую динамику (Beckerman et al., 2006; Inchausti, Ginzburg, 2009).

Среди внутренних механизмов регуляции численности животных важная роль отводится стрессу. Впервые теорию стресса для объяснения возникновения циклических колебаний использовал Д. Кристиан (Christian, 1950). Суть ее заключается в том, что в переуплотненной популяции возникают социальные напряжения между особями, приводящие к гиперстимуляции гипофизарно-адреналового комплекса. У животных увеличивается кора надпочечников и повышается концентрация кортикостероидов, что приводит к негативным последствиям для популяции: торможению репродукции и увеличению смертности животных, в результате чего происходит спад численности. Эта гипотеза вызвала серьезную критику, главным образом из-за недостатка фактических данных о стрессах в природных популяциях млекопитающих и некорректности применения методических приемов для определения уровня стрессированности (Krebs, Myers, 1974; Lee, McDonald, 1985). Дальнейшие исследования подтвердили положительную связь между плотностью популяции и концентрацией глюкокортикоидов (Boonstra, Voag, 1992; Novikov, Moshkin, 1998; Creel, 2001; Роговин, Мошкин, 2007; Bian et al., 2011; Новиков и др., 2012; Creel et al., 2013), а также влияние последних на репродукцию животных (Wingfield, Sapolsky, 2003; Boonstra et al., 2007). Однако причиной стресса помимо плотности могут быть и другие факторы, например, дефицит ресурсов и конкуренция за них (Завьялов и др., 2012), а также хищники (Krebs et al., 2014). Кроме того, реакция разных видов на стресс может иметь и определенные особенности. Таким образом, связь между плотностью и стрессом не является универсальной (Harper, Austad, 2004; Kuznetsov et al., 2004; Роговин, Мошкин, 2007; Charbonnel et al., 2008; Boonstra et al., 2014). Тем не менее, этот фактор играет значительную роль

в регуляции численности мелких млекопитающих (Башенина, 1977; Чернявский, Ткачев, 1982; Шилов, 1984; Мошкин и др., 1990; Евсиков и др., 1991; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин, 2006; Charbonnel et al., 2008).

В качестве фактора динамики популяций рассматривались и изменения в генетическом составе популяции. В этом плане наиболее известна гипотеза Д. Читти (Chitty, 1967), которая предполагает, что в популяциях постоянно идет отбор по генотипам в зависимости от их плотности. Так, при высокой плотности отбор идет на агрессивных животных, в результате чего замедляется размножение и увеличивается смертность. При низкой плотности отбор идет на генотипы с высокой плодовитостью. Ч. Кребсу (Krebs et al., 1973, 1976) с соавторами в какой-то мере удалось показать, что на разных фазах цикла в популяции серых полевков преобладают разные генотипы, которые отличаются по особенностям расселения и выживания. В. Ефимовым и Ю. Галактионовым (1983) была предложена математическая модель, в которой изменения генотипов быстро и медленно созревающих животных приводили к возникновению циклов численности. Современные исследования, базирующиеся на новых методах генетического анализа, в одних случаях показывают изменение генотипов в зависимости от фазы цикла численности (Lidicker et al., 2000; Rikalainen et al., 2013), в других случаях таких изменений не находят (Pilot et al., 2010). Однако и в первом случае трудно понять, являются ли эти изменения причиной или следствием популяционного цикла. Генетическая внутривидовая изменчивость — результат сложных процессов с участием мутаций, миграций, генетического дрейфа и селекционного отбора. Поэтому данная гипотеза, хотя и является перспективной (Шилов, 1991), но все еще требует дальнейшего подтверждения (Mappes et al., 2008; Norén, Angerbjörn, 2014).

Многофакторные концепции регуляции численности. В последние годы все больше исследователей для объяснения механизмов динамики популяций обращаются к многофакторным концепциям. В последнем большом обзоре по динамике численности грызунов Ч. Кребса (Krebs, 2013) им посвящена отдельная глава. Многофакторная концепция базируется на взаимодействии плотно-зависимых (эндогенных) и плотно-независимых (экзогенных) факторов (Huffaker et al., 1999; Turchin, 1999; Vjørnstad, Grenfell, 2001; Жигальский, 2002, 2013; Чернявский, Лазуткин, 2004; Stenseth et al., 2002; Ostfeld, 2008; Ивантер, Якимова, 2010; Herrando-Pérez et al., 2014 и др.). Такие взаимодействия отмечены в популяциях мелких млекопитающих практически повсеместно. Даже в экстремальных условиях, например, в засушливых регионах, где роль осадков очевидна, тем не менее, изменения численности грызунов находятся под контролем комбинаций нескольких факторов, одним из которых выступает плотность населения (Previdali et al., 2009). Считалось, что вклад плотно-зависимых факторов в динамику численности мелких млекопитающих наиболее значителен в оптимальных условиях среды, а в пессимальных условиях их роль снижается и повышается значение экзогенных факторов (Наумов, 1945; Окулова, Мышкин, 1973; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Laine, Henttonen, 1983; Vjørnstad et al., 1995). Однако оказалось, что и в пессимуме ареала внутривидовые процессы достаточно эффективны (Жигальский, 2002; Бобрецов, 2009). Плотно-зависимые факторы участвуют в регуляции численности многих видов. Так из 1198 видов разных таксономических групп животных они были отмечены у 75% видов (Brook, Bradshaw, 2006). Обычно и внутренние и внешние факторы всегда действуют в сложных сочетаниях, и конкретный характер

динамики численности формируется как интегрированный ответ популяции на весь комплекс воздействующих условий (Шилов, 1991).

Широкому применению этого подхода во многом способствовало использование многофакторных статистических методов, которые позволяют оценить силу и значимость тех или иных факторов и их комбинаций (Жигальский, 2002; Getz et al., 2006; Previtali et al., 2009; Литвинов и др., 2010; Daitloff et al., 2010; Krebs et al., 2010). Оказалось, например, что у рыжей полевки в разных ландшафтных регионах роль плотно-зависимых факторов достаточно велика: на их долю приходится до 70% объяснимой дисперсии за исключением зимнего периода и начала сезона размножения (Жигальский, 1994). В Карелии на периферии ареала этого вида изменения численности перезимовавших животных в июне находятся под контролем погодных условий: их вклад в общую дисперсию составляет 84% (Ивантер, Жигальский, 2000). В темной тайге Восточного Саяна колебания численности мышевидных грызунов на 31–56% определяют суммарная температура летнего периода и сумма осадков (Vinogradov, 2009). В Средиземноморье изменения обилия лесной мыши *Apodemus sylvaticus* контролируются на 38% сильными осадками и на 24% плотностью популяции (Díaz et al., 2010). На юго-западе Канады в нециклических популяциях красной полевки, полевки-экономки и оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* динамика численности на 78–98% обуславливается экзогенными факторами — урожаями ягодных кустарничков и грибов (Krebs et al., 2010).

Зачастую суммирующий эффект взаимодействия двух или более факторов существенно превосходит эффект каждого отдельного фактора в виде их простой суммы. Такое синергетическое воздействие на динамику популяций мелких млекопитающих отмечено в ряде исследований последних лет (Oli, Armitage, 2004; Pedersen, Greives, 2008; Ostfeld, 2008; Goswami et al., 2011). Более того, видимо, изменения численности животных во многих популяциях часто происходят под влиянием таких эффектов (Hostetler et al., 2012).

Финские исследователи (Kaitala et al., 1996) высказали предположение, что циклическая динамика численности мелких млекопитающих может поддерживаться и случайными факторами. На репродуктивный успех, который и определяет нарастание или снижение обилия животных, внешние факторы могут серьезно оказывать свое влияние далеко не каждый год, а лишь при определенной ситуации. При этом в качестве такого воздействия могут выступать каждый раз разные факторы. Взаимодействие случайных воздействий и запаздывание реакции популяции на изменение условий (отсроченной зависимости плотности) приводит к поддержке периодических колебаний численности животных.

По мнению Ю.Г. Пузаченко (1995), периодические колебания это естественное свойство любой системы. Причиной их является запаздывание в реакции разных частей системы. Поэтому для возникновения периодических колебаний нет необходимости привлечения каких-то внешних причин. Вполне достаточно подводить к системе неизменное во времени количество энергии, вещества и информации. Такие циклы, вытекающие из внутренних структурных свойств (архитектуры) системы, были названы эндогенными (Berryman, 2002).

7.5. Динамика численности красной полевки в равнинном районе Печоро—Ильчского заповедника за полувековой период

Длительные исследования популяционной динамики мелких млекопитающих относительно редки. Многолетние данные по численности животных чаще всего накапливаются в заповедниках усилиями нескольких поколений специалистов, использующих одни и те же методики, в силу специфики задач, ориентированных на долговременный мониторинг. Примером такого рода исследований являются мониторинговые работы по мелким млекопитающим в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника. Они были организованы О.И. Семеновым-Тян-Шанским в окрестностях Якши (1951–1957 гг.). В последующие годы учеты проводили В.С. Поярков (1958), Ф.Е. Боган (1959–1965), С.М. Сокольский (1966–1976), А.Б. Бешкарев (1976–1977), В.В. и В.П. Тепловы (1978–1983). С 1984 г. они осуществлялись автором данной работы. В результате был накоплен большой временной ряд (63 года), материалы которого послужили для анализа многолетней динамики численности доминирующего вида верхнепечорской тайги — красной полевки.

Характеристика временного ряда численности. Сезонная динамика популяции красной полевки типична для лесных полевков умеренной зоны. Весной, в начале сезона размножения, численность красной полевки обычно низкая, показатели обилия изменялись по годам от 0 до 11,8 экз. и составляли в среднем 1,3 экз. на 100 лов.-сут. Чаще всего весенняя численность вида колебалась в пределах 0–4,8 экз. на 100 лов.-сут. В течение лета обилие животных возрастает и по окончании репродуктивного периода в третьей декаде августа и сентябре популяция красной полевки достигает сезонного пика. Показатели осенней численности варьировали в этот период от 0,2 до 30,8 экз. и в среднем составили 4,4 экз. на 100 лов.-сут.

Многолетние колебания численности вида носят здесь явно периодический характер (рис. 80). Статистические методы обработки временных рядов подтвердили наличие закономерной периодичности в динамике популяции красной полевки. При расчете автокорреляционной функции значимыми оказались периоды в 4 и 2 года (рис. 81). В первом случае коэффициент корреляции составил +0,37, во втором — -0,45. Это означает, что подъемы численности полевков регистрируются каждые 4 года с последующим ее падением на 2-й год. Близкие результаты показал и спектральный анализ. Он выявил высокочастотные циклы в 3,2, 4 и 4,7 года. Сходные по значениям частоты были обнаружены и в результате анализа данных, собранных при помощи ловчих канавок (см. рис. 37). Впервые такие циклы были описаны для красной полевки верхнепечорской тайги В.П. Тепловым (1960).

Продолжительность циклов варьировала от 3 до 5 лет. За период наблюдений было отмечено 14 циклов. Из них более половины (57,1%) имели длительность в четыре года. В этом случае регистрировались все четыре фазы (нарастания, пика, спада и депрессии). Наиболее изменчивыми оказались фазы нарастания и спада численности, что было отмечено, например, и у красной полевки Северо-Восточной Сибири, где фаза роста продолжалась от 1 года до 3 лет, а фаза спада обилия — чаще всего 2–3 года (Чернявский, Лазуткин, 2004). В зависимости от их продолжительности изменялась длительность циклов. В равнинном районе заповедника у данного вида только дважды (14,3%) отмечено увеличение циклов до пяти лет. В первом случае вместо

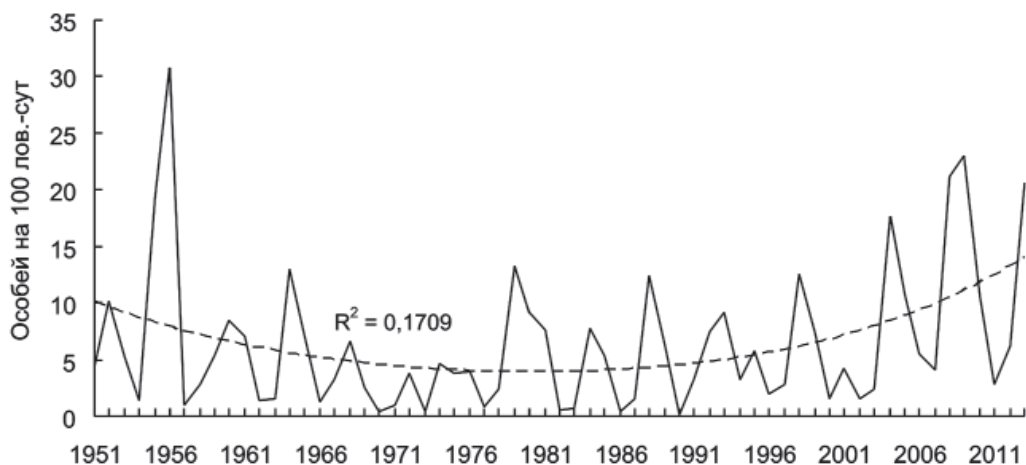


Рис. 80. Динамика численности красной полевки в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника с 1952 по 2013 г. (по отловам в давилки осенью).

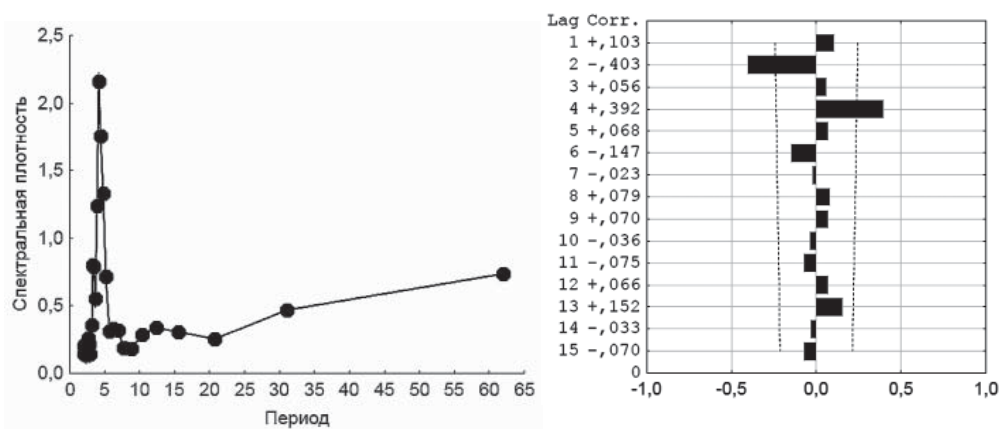


Рис. 81. Спектральная плотность варьирования численности (слева) и коррелограмма изменений обилия (справа) красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике (по данным отлова в давилки за период с 1951 по 2013 г.).

одного года рост численности продолжался два года (1958–1962 гг.), во втором — падение обилия животных растянулось на период более одного года (1978–1982 гг.). Асимметричные циклы (выпадение фазы роста или падения численности) наблюдались всего три раза (21,4%).

Продолжительность цикла, а, следовательно, и длительность его отдельных фаз, зависит от уровня численности, а также погодных и кормовых условий, то есть экологической обстановки года (Ивантер, 1975). В качестве иллюстрации данного положения

приведем описания нескольких различных циклов. Особенностью цикла 1955–1957 гг. является его высокий уровень численности и, как следствие этого, его асимметричность. Он характеризовался резким подъемом плотности населения красной полевки уже в первый год, когда численность животных увеличилась с 1,2 экз. весной до 19,4 экз. на 100 лов.-сут. осенью. Обычно при таком высоком уровне в условиях незначительной емкости местообитаний на следующий год должен последовать крах популяции. Однако этого не произошло. В 1955 г. для мелких грызунов сложилась уникальная кормовая ситуация — были отмечены высокие урожаи семян хвойных ели (5 баллов по Каперу), сосны (4 балла), ягод черники (4 балла) и брусники (3 балла). Необычно теплой осенью (в октябре средняя температура воздуха превысила среднеголетний показатель на $3,2^\circ$) семена ели в массе высыпались на землю еще до снега. Поэтому полевки благополучно пережили зиму. Их относительная численность в конце мая 1956 г. составила 11,8 экз. на 100 лов.-сут. — рекордный для весны показатель. Зверьки рано приступили к размножению, в результате их обилие в конце сезона достигло максимального для равнинного района заповедника показателя — 30,8 экз. на 100 лов.-сут. На третий год был отмечен резкий спад численности популяции, которая, минуя фазу спада, сразу вошла в депрессию (1,0 экз. на 100 лов.-сут.).

Следующий цикл (1958–1962 гг.) был наиболее продолжительным. Нарастание численности происходило в течение двух лет. В конце лета первого года показатель обилия составил 2,8 экз., на второй год только — 5,4 экз. на 100 лов.-сут. Этот период отличался холодными веснами, а также слабыми урожаями ягод и семян хвойных деревьев. Численность на фазе пика (8,4 экз. на 100 лов.-сут.) была ниже среднеголетнего показателя для данной стадии цикла. Видимо, поэтому на четвертый год спад обилия полевков был незначительным (7,0 экз. на 100 лов.-сут.).

Другой пятилетний цикл (1978–1982 гг.) характеризовался длительной фазой спада численности, затянувшейся на два года. При этом уровень обилия животных был относительно высоким. Показатели численности после фазы пика (13,2 экз.) понизились в первый год только до 9,2 экз., а на второй — до 7,6 экз. на 100 лов.-сут. Погодные и кормовые условия этих лет были вполне благоприятными для полевков. В 1980 г. были отмечены обильные урожаи (по 4 балла) брусники и семян ели, которые позволили животным благополучно пережить зиму, и в какой-то мере повлияли на темпы падения численности животных.

В многолетнем аспекте в динамике численности красной полевки выделяются четыре периода, которые различаются средним уровнем обилия, глубиной депрессий и высотой пиков. Относительно высокой была плотность вида с 1951 по 1966 г. Средняя численность полевков за этот период составила 7,5 экз. на 100 лов.-сут. В годы депрессий показатели обилия не опускались ниже 1,0 экз. на 100 лов.-сут. Второй период (1967–1977 гг.) характеризовался низкой численностью животных (в среднем 2,8 экз.), незначительными по высоте пиками (4,7 экз.) и глубокими депрессиями (ниже 0,8 экз. на 100 лов.-сут.). Начало его совпало с заметным похолоданием, когда среднегодовая температура воздуха опускалась до $-4,2^\circ\text{C}$. С 1978 по 2003 г. численность красной полевки вновь увеличилась и в среднем за этот период она составила 5,0 экз., на фазе пика — 9,9 экз., а на фазе депрессии — 1,0 экз. на 100 лов.-сут. Последний период (2004–2013 гг.) отличается высоким обилием полевков: средний показатель за эти годы достиг 12,2 экз., на фазе пика — 21,1 экз., на фазе минимума — 1,7 экз. на 100 лов.-сут.

Роль разных факторов в динамике численности красной полевки. Комплексная природа динамики численности лесных полевков не исключает существенной роли отдельных факторов, значение которых может меняться на разных фазах цикла. В северных популяциях грызунов, находящихся в пессимальных условиях, к числу важнейших и постоянно действующих факторов относятся погодные условия (Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975). В Карелии, например, они на 80% определяют обилие перезимовавших рыжих полевков в июне (Ивантер, Жигальский, 2000). На севере Архангельской области осенняя численность красной полевки находится под контролем 37 погодных факторов (Окулова и др., 2004).

Для Печоро-Ильчского заповедника было известно, что в дождливые и холодные годы у лесных полевков наблюдались депрессия или спад численности полевков (Теплов, 1960). Для выявления связей между показателями осенней численности и средовыми факторами было проанализировано 24 погодных и фенологических параметров. При этом ранговый корреляционный анализ выявил только один значимый фактор — среднюю температуру воздуха в апреле ($r = -0,41$; $p < 0,01$). Использование линейного множественного регрессионного анализа вскрыло большее число средовых факторов (6 параметров), однако все они имеют относительно небольшие показатели (табл. 79). Такое расхождение в числе выявленных связей разными методами анализа объясняется тем, что методы параметрической статистики обладают более разрешающими возможностями по сравнению с непараметрическими. Наиболее значимыми оказались связи численности красной полевки с температурным режимом сентября, октября и декабря предыдущего года, апреля и июня текущего сезона.

Таблица 79

Результаты регрессионного анализа: оценка влияния различных средовых факторов на динамику численности красной полевки

Фактор	b	t	p
Температура воздуха в апреле текущего года	-0,251	2,18	0,0348
Температура воздуха в декабре предыдущего года	-0,473	3,70	0,0006
Температура воздуха в июне текущего года	+0,277	2,42	0,0202
Температура воздуха в сентябре предыдущего года	+0,329	2,86	0,0066
Температура воздуха в октябре предыдущего года	+0,322	2,74	0,0089
Сумма осадков в июне текущего года	-0,344	2,96	0,0051
Сумма осадков в июле текущего года	-0,201	1,75	0,0870
Урожай ягод брусники	+0,167	1,41	0,0166

Примечание: b — стандартизированный коэффициент регрессии, t — критерий Стьюдента, p — уровень значимости.

Теплая погода в июне текущего года благоприятно сказывается на размножении красной полевки, а в сентябре и октябре предыдущего года — на ее зимнем выживании. В первой декаде декабря высота снежного покрова обычно превышает 30 см, поэтому сильные морозы в этот период практически не оказывают какого-либо влияния на численность вида. Однако резкое потепление и разрушение снежного покрова с последующими морозами увеличивает зимнюю смертность животных.

Прохладная погода в апреле благоприятно влияет на осеннюю численность красной полевки. Это связано с тем, что наибольшая смертность животных в печорской тайге наблюдается ранней весной в период их полового созревания. Положительные температуры в апреле раньше времени разрушают снежный покров, что вызывает значительную нестабильность климатических показателей в приземном слое в связи с частыми возвратами холодов и приводит к значительной гибели полевок.

Зимние учеты показали, что в шести случаях из семи индексы численности красной полевки в конце зимы практически не отличались от таковых осени предыдущего года. Более того, они были несколько выше за счет некоторой концентрации животных в данном местообитании в этот период. Так, осенью 1988 г. обилие полевок в ельнике зеленомошном составило 12,4 экз., в середине марта 1989 г. — 17,5 экз., но уже в конце мая оно уменьшилось до 2,6 экз. на 100 лов.-сут. В 1992–1993 гг. эти показатели изменялись, соответственно, от 7,5 до 6,0 и 2,0 экз. на 100 лов.-сут. Лишь однажды (1989–1990 гг.) в год, предшествующий депрессии численности вида, была отмечена значительная зимняя смертность животных. В сентябре 1989 г. показатель их обилия составил 6,2 экз. на 100 лов.-сут. В конце февраля следующего года он уменьшился до 1,0 экз., а в конце мая зверьки перестали регистрироваться в уловах. Погодные условия как предзимья, так и зимы были вполне благоприятными, поэтому, скорее всего, отход животных был вызван какими-то внутренними причинами.

Следует отметить, что перечисленные выше факторы, к которым следует отнести также количество осадков июня текущего года, вносят основной вклад и в изменения численности рыжей полевки Карелии (Ивантер, Жигальский, 2000) и красной полевки севера Архангельской области (Окулова и др., 2004). Однако их число в условиях печорской тайги существенно сокращается.

Полученные результаты подтверждают известную закономерность — усиление роли внешних условий в так называемые «переходные» периоды в жизни мелких млекопитающих — весной во время таяния снега и осенью во время формирования постоянного снежного покрова. Для Северного Предуралья это апрель и первая половина мая, а также конец октября и начало декабря, но наиболее значимым периодом является первый.

Снежный покров, играющий большую роль в динамике численности мелких млекопитающих в других частях ареала (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975; Sonerud, 1986), в условиях Северного Предуралья не оказывает какого-либо влияния на численность животных, на что ранее указывал еще В.П. Теплов (1960). Данный регион относится к одним из многоснежных в европейской части России, и это нивелирует резкие перепады температуры воздуха у поверхности земли. Вследствие этого, как показали приведенные выше данные, смертность полевок зимой в целом незначительна.

Многие исследователи связывают годовые изменения численности лесных полевок с урожаем кормов, главным образом семян хвойных деревьев (Формозов, 1948; Башенина, 1951; Теплов, 1960; Попов, 1989 и др.). В годы урожая их доля в питании красной полевки печорской тайги значительно увеличивается. Однако семена хвойных деревьев становятся доступными для полевок после их высыпания на землю или в результате сбрасывания шишек птицами - главным образом, клестами. В начале лета 1989 г. были подсчитаны запасы «кислой» шишки ели. Несмотря на относительно невысокий урожай (2 балла по Капперу), они оказались значительными: в ельниках зеленомошных на 1 га приходилось в среднем 41 тыс. шишек. Около 15% этих запасов были уничто-

жены полевками. Обилие семян ели оказывает значительное влияние на численность зверьков только в некоторые годы. Как уже упоминалось выше, мощный урожай семян ели в 1955 г. обусловил вспышку численности красной полевки в заповеднике на следующий год. Однако аналогичный урожай в 1985 г. не смог предотвратить дальнейшее понижение плотности этого вида. В первом случае популяция вида находилась на фазе подъема численности, во втором — на фазе спада. Резкое падение численности красной полевки на фоне обильных урожаев семян ели (4 балла) предшествующего сезона наблюдалось также в 1952, 1962 и 1990 гг. Поэтому за полувековой период наблюдений связь обилия полевки с урожайностью семян хвойных деревьев, в частности ели, оказалась очень слабой и статистически незначимой ($r = 0,16$; $p > 0,05$).

Неоднозначным образом влияют на численность полевки и урожаи кедра. Например, В.П. Теплов (1960) связывал увеличение плотности красной полевки в Печоро-Илычском заповеднике с плодоношением этой древесной породы. Однако на многолетних материалах значимая положительная связь между ними не выявлена. В то же время мощные локальные урожаи кедровых орехов в некоторые годы, безусловно, могут поддерживать высокую численность полевки. Так, в 1986 г. на фоне очень слабого плодоношения кедр (1 балл) на большей части заповедника наблюдалась депрессия численности красной полевки (0,4 экз. на 100 лов.-сут.). В марте 1987 г. был обнаружен участок тайги на востоке горного района, где урожай семян этой древесной породы был очень высоким (4–5 баллов). Здесь наблюдалась интенсивная миграция кедровок из-за Урала, которые в массе сбрасывали шишки на снег. Их семенами интенсивно кормилась красная полевка, численность которой составляла на этом участке 14,6 экз. на 100 лов.-сут.

Другая важная группа кормов — ягодные кустарнички (черника, брусника и др.). Доля ягод в рационе полевки значительно колеблется по годам и связана с обильными урожаями. Например, в 2000 г. черника отмечена в 46,1% исследованных желудков животных, а на следующий год — только в 2,3%. В первом случае урожай черники составлял 4 балла, во втором — 2 балла. Однако в целом связь между численностью красной полевки и урожаем ягод черники отсутствовала ($r = 0,06$; $p > 0,05$). Более тесная зависимость обнаружена с урожаями ягод брусники. В годы обилия ягод полевки часто делают их небольшие запасы (до нескольких десятков), которые прячут под упавшими деревьями и в гнилых пнях.

Приведенные выше материалы свидетельствуют о некоторой автономности популяционной динамики красной полевки от погодных условий и отдельных видов кормов. Полевые эксперименты на лесных полевках показали, что зависимость этих видов от кормовой обеспеченности обусловлена взаимодействием этого фактора с другими условиями среды и внутривидовыми процессами (Добринский и др., 1988; Löfgren et al., 1996). У флуктуирующих популяций решающее значение при этом имеет фаза цикла. В зависимости от внутреннего состояния популяции (ее траектории развития) последствия воздействия отдельных факторов на динамику численности будут разными (Межжерин, 1979). Отсюда становится понятным неоднозначное влияние урожаев семян хвойных деревьев на обилие красной полевки: на фазе подъема численности они имеют значение, на фазе спада и депрессии — нет. Это подтверждает и двухфакторный дисперсионный анализ, который продемонстрировал значимость этих кормов только в случае взаимодействия их с фазой цикла (табл. 80).

Таблица 80

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа: влияние урожая семян хвойных деревьев на численность красной полевки на разных фазах цикла

Вариации по фактору	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера	Уровень значимости
Урожай семян ели					
Фаза численности	519,6	3	173,20	14,06	< 0,001
Урожай семян ели	127,2	5	25,44	2,06	> 0,05
Фаза × урожай	542,0	15	36,13	2,93	< 0,01
Остаточная вариация	357,4	29	12,32	–	–
Урожай семян сосны					
Фаза численности	188,5	3	62,83	3,93	< 0,05
Урожай семян сосны	85,1	5	17,02	1,07	> 0,05
Фаза × урожай	809,1	15	53,94	3,38	< 0,01
Остаточная вариация	463,2	29	15,97	–	–

Хищники без сомнения являются важным фактором смертности грызунов. Однако они не играют ведущей роли в организации циклов у мелких млекопитающих, которую отводят им скандинавские исследователи (Hansson, Henttonen, 1985; Hansson, 1987; Hanski et al., 1991, 1993, и др.).

Существует и другое более простое объяснение этой закономерности. Индекс цикличности, как уже упоминалось выше, тесно связан с коэффициентом вариации численности. По данным тех же исследователей (Hansson, Henttonen, 1985), вариабельность численности популяций рыжей и темной полевки в Скандинавии растет с юга на север. Давно известно, что на периферии ареала плотность популяций животных менее устойчива и колеблется в большем диапазоне, чем в районах с оптимальными условиями (Наумов, 1945; Ходашева, 1966; Майр, 1968), что связано, прежде всего, со значительной изменчивостью погодных и кормовых условий. В этом отношении показательны исследования Н.М. Окуловой и Г.Д. Катаева (2003) по динамике численности красно-серой полевки. Для данного вида они получили максимальные значения индекса цикличности для региона, в котором высота снежного покрова была минимальной, но показатель коэффициента вариации обилия полевки был максимальным.

Гипотезе скандинавских исследователей противоречат также данные по Печоро-Илычскому заповеднику. Здесь высота снежного покрова, продолжительность его залегания и плотность хищников-специалистов увеличиваются с запада на восток. В восточном предгорном районе средняя высота снега на 24,4 см больше и лежит он на 27 дней дольше, чем на равнине, где проводились наши исследования. Плотность куньих в предгорьях в три раза выше (Бобрецов и др., 2004). При этом индекс цикличности для красной полевки в предгорном районе составил 0,40, а на равнине 0,48, тогда как, исходя из вышеупомянутой гипотезы, наибольшее значение он должен достигать в первом районе. Между тем изменчивость обилия красной полевки оказалась выше в равнинной части заповедника ($CV = 102,4\%$) по сравнению с предгорной тайгой ($CV = 59,1\%$), что объясняется существенными различиями в кормовых и защитных условиях данных районов.

В рамках гипотезы хищничества невозможно объяснить также синхронность в циклах численности полевков и землероек. Известно, что последние занимают относительно скромное место в питании мелких кунных. В верхнепечорской тайге в районе горностая они составляют только 19,2%, тогда как полевки — 55,1% (Теплов, 1960). Если учесть это обстоятельство и то, что плотность землероек в Северном Предуралье выше плотности полевков, пресс на них со стороны хищных млекопитающих должен быть значительно меньше. Следовательно, динамика обилия этой группы животных должна не совпадать с таковой у полевков. Тем не менее, показатель ранговой корреляции Спирмена между обилием красной полевки и обыкновенной бурозубки — фоновыми видами мелких млекопитающих — составляет +0,54 ($p \leq 0,001$). Подобная ситуация описана также для Западной Финляндии, где доля землероек в природе, несмотря на их превалирование над грызунами, в питании горностая и ласки не превышает 0,5%, тем не менее спады численности у полевков и землероек происходят синхронно (Korpimäki, Norrdahlk, 1987).

Нередко в качестве одного из ведущих факторов динамики численности рассматривают межвидовые отношения (Формозов, 1947; Кошкина, 1971; Надеев, Ермаков, 1980; Hansson, 1983; Шенброт, 1986). Их следствием является асинхронность в динамике численности близких видов, которая заключается в том, что при увеличении обилия доминирующего в данной местности вида плотность соподчиненного вида уменьшается. Это явление отмечено для красной и рыжей полевков Карелии и юга таежной зоны европейской части страны (Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975; Попов, 1989). В то же время в северных районах изменения численности этих видов носят вполне согласованный характер (Бобрецов, Куприянова, 2002). В Печоро-Илычском заповеднике, например, показатель коэффициента ранговой корреляции между ними составил +0,52 ($p < 0,001$). Обычно у красной и рыжей полевков фазы депрессии и подъема численности совпадали. Лишь в некоторые годы наблюдалось расхождение в фазах пика и спада. При этом первой входила в фазу пика красная полевка, и лишь при понижении ее численности возрастало обилие рыжей полевки.

Между тем существование связи между скоростью изменения численности популяции и самой ее численностью указывает на наличие популяционных механизмов регуляции плотности животных (Уильямсон, 1975). Значение коэффициента ранговой корреляции между этими параметрами в верхнепечорской популяции красной полевки составило $-0,62$ ($p < 0,001$). При малых размерах популяции ее обилие обычно возрастает, а при больших снижается. При уровне численности в 0,2–1,5 экз. всегда происходит ее подъем, а при уровне обилия в 7,6–30,8 экз. на 100 лов.-сут. — спад. Исключение составил лишь 1955 г., когда при исходной численности в 19,4 экз. на следующий год размеры популяции вида увеличились. Это, как уже указывалось выше, было обусловлено уникальной экологической обстановкой, при которой стал возможен дальнейший рост численности вида. Однако такая ситуация для полевков сложилась за 63 года только один раз. При уровне численности в 1,6–7,4 экз. на 100 лов.-сут. популяция красной полевки ведет себя неоднозначно. Увеличение или уменьшение ее обилия зависит, прежде всего, от фазы цикла.

До недавнего времени считалось, что популяционные механизмы регуляции численности полевков четко выражены только в оптимуме ареала в условиях высокой плотности животных. Однако последние исследования убедительно свидетельствуют о значительной их роли и в пессимальных условиях среды. Так, по данным О.А. Жи-

гальского (2000), динамика численности рыжей полевки в Карелии на 50% определяется плотностно-зависимыми факторами. К наиболее важным из них относится число размножающихся сеголеток. У красной полевки верхнепечорской тайги данный показатель изменялся по годам от 5,3 до 64,3% и составил в среднем 24,3% (данные за 1985–2013 гг.). При этом связь между долей половозрелых молодых животных и численностью (рис. 82) статистически значима ($r = -0,81$; $t = 7,29$; $p < 0,001$). Наибольшее количество размножающихся молодых животных регистрировалось на фазе депрессии (в среднем 42,6%), наименьшее — на фазе пика (9,5%). На фазе подъема в среднем отмечено 28,5%, на спаде — 13,2%. Поэтому даже в условиях низкой численности, которая является следствием относительно неблагоприятных условий среды и малой емкости местообитаний, отчетливо действуют популяционные механизмы регуляции численности животных.

Проведенный анализ влияния различных факторов на динамику популяции красной полевки показал, что ни один из них в отдельности не может инициировать циклы численности. Среди них значимая роль принадлежит погодным условиям в так называемые «переходные» периоды года, особенно весной. Но число таких погодных параметров в динамике популяции красной полевки Северного Предуралья оказалось значительно меньше, чем в других северных регионах. Кормовые условия оказывают влияние на динамику популяции только на определенных фазах цикла численности. Следовательно, погодные и кормовые факторы за редким исключением обычно оказывают модифицирующее значение. Они влияют на длительность отдельных фаз численности, определяют высоту пиков и глубину депрессий.

Роль хищников как основного фактора цикличности популяций явно переоценена (см. раздел 7.4). Немногочисленные работы показывают, что доля изъятия хищниками мелких грызунов из популяций не превышает 10% (King, 1980; Plešák, 1989; Черняв-

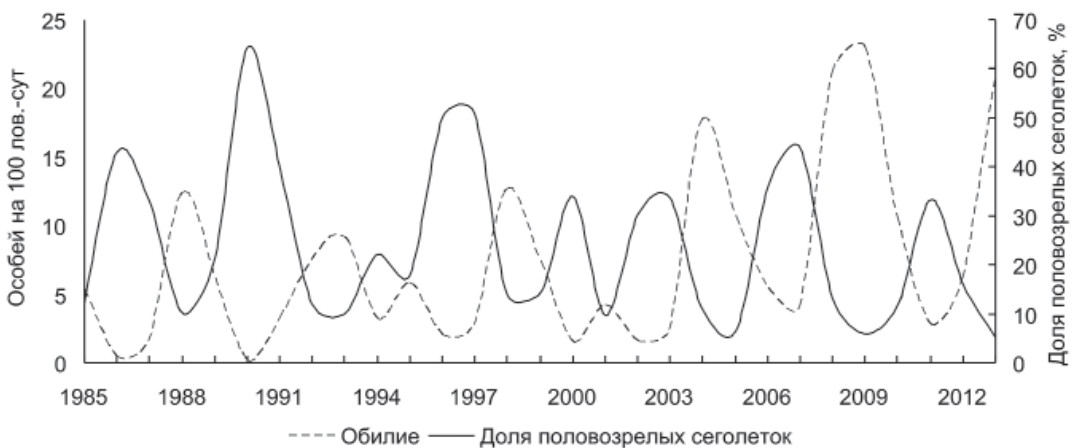


Рис. 82. Связь между долей размножающихся молодых животных и уровнем численности у красной полевки в равнинной части Печоро-Илычского заповедника.

ский, Лазуткин, 2004), в то время как общие потери составляют 50–60% (Чернявский, Лазуткин, 2004). Поэтому воздействие хищников на численность своих жертв не является критическим, и они не могут рассматриваться в качестве регулирующего фактора.

Относительная автономность популяционной динамики красной полевки от внешних факторов указывает на действенную роль плотностно-зависимых факторов. К наиболее важным из них относится удельный вес молодых животных, участвующих в размножении. Их число закономерно изменяется в течение цикла. Даже в условиях низкой плотности животных роль эндогенных факторов в динамике численности полевков довольно высока, что еще раз подтверждают наши исследования.

Таким образом, периодические колебания численности мелких грызунов представляют собой результат взаимодействия внутривидовых процессов с внешней средой. При этом решающее значение имеет внутреннее состояние популяции, ее траектория развития.

7.6. Роль экзогенных и эндогенных факторов в многолетней динамике численности землероек–бурозубок Печоро–Ильчского заповедника

У землероек-бурозубок в виду их крайне небольших размеров соотношение поверхности тела к его массе является очень «невыгодным» для этих животных, в результате чего энергетические затраты по сравнению с полевками сильно возрастают (Genoud, 1988; Taylor, 1998; McNab, 1991). По некоторым оценкам, они увеличиваются на 50–100% (Lovegrove, 2000; Gliwicz, Taylor, 2002). Для поддержания такого высокого метаболизма землеройки нуждаются в огромном количестве пищи (это в основном разные виды беспозвоночных животных) и вынуждены часто питаться (Hanski, 1984; Churchfield, 1990). Суточное потребление кормов составляет от 111 до 242% от массы тела (Юдин, 1962а; Шварц и др., 1986; Докучаев, 1990). Поэтому понижение температуры воздуха, как правило, вызывает увеличение потребности в пище. В холодное время оно возрастает у землероек на 43–50% (Межжерин, 1962; Merrit, 1986; Lima et al., 2002).

Такие физиологические особенности определяют высокую степень зависимости представителей этой группы животных от погодных условий (Ивантер, 1976; Ochocińska, Taylor, 2005), которые влияют на жизнедеятельность бурозубок как непосредственно (через температуру воздуха и осадки), так и косвенно (через корма). Вследствие этого роль экзогенных факторов в динамике численности данной группы животных должна возрастать по сравнению с мышевидными грызунами. Об этом в частности свидетельствуют исследования в Беловежской пуще (Польша), где обыкновенная бурозубка оказалась более подвержена воздействию погодных условий, чем полевка-экономка (Zub et al., 2012).

Судя по литературным данным, одним из критических периодов для землероек является зима, когда температура воздуха опускается довольно низко, а кормовые ресурсы и их доступность становятся ограниченными (Докучаев, 1990; Gliwicz, Taylor, 2002). В этой связи большое значение имеет глубина снежного покрова. Отмечена прямая зависимость численности животных от высоты снега (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, Ивантер, 1984, Pankakoski, 1985). При небольшой его глубине в холодные зимы происходит промерзание почвы, в результате землеройки испытывают дефицит кормов, что приводит к их высокой смертности (Викторов, 1964; Ивантер, 1975;

Heikura, 1984; Ходашева, Елисеева, 1992). Однако в ряде исследований показана отрицательная корреляция между высотой снега и обилием животных (Третьяков, 2003), что, возможно, связано с подтоплением гнезд во время таяния снега (Zub et al., 2012). Значительную смертность зверьков в зимнее время вызывают оттепели, в результате которых при возврате холодов в снежном покрове формируются ледяные корки, затрудняющие передвижения животных (Межжерин, 1960; Формозов, 1976; Дидорчук, 2010; Виноградов, 2012). Большое воздействие на динамику численности бурозубок оказывают также погодные условия в переходные сезоны года — в начале зимы и весной (Снегиревская, 1947; Ивантер, 1975; Churchfield, 1980; Sheftel, 1989; Панов, 2001; Калинин и др., 2008). Погода в это время очень неустойчива, поэтому отсутствие снежного покрова приводит к гибели животных.

В летний период существенную роль в изменчивости численности землероек играют осадки. У американских короткохвостых землероек *Blarina brevicauda* и *B. hylophaga* обнаружена корреляция между их обилием и суммой осадков (Getz, 1989; Matlack et al., 2002). У другого близкого вида *Blarina carolinensis* и у обыкновенной бурозубки отмечена связь численности с осадками предыдущего сезона (Smith et al., 1974; Каштальян, 2003). Резкое уменьшение влажности приводит к сокращению обилия животных (Ходашева, Елисеева, 1992). Так, на Южном Урале на следующий год после засухи численность землероек снизилась в семь раз (Шарова, 1979). В данном случае осадки влияют на численность землероек не прямо, а косвенно — через изменения их кормовых ресурсов (Pankakoski, 1985). Отмечена положительная связь между численностью и биомассой беспозвоночных и влажностью (Курчева, 1971; Зенкова, 2003; Веремеев, 2005). В средней тайге Республики Коми коэффициент корреляции между этими параметрами составил +0,91 (Долгин и др., 2012). Отсутствие взаимосвязи между осадками и обилием землероек в других регионах (Lima et al., 2002; Getz et al., 2004; Whittaker, Feldhamer, 2005), возможно, объясняется отсутствием в них связи между осадками и численностью беспозвоночных.

Число климатических факторов, контролирующих динамику популяций представителей этой группы животных, может быть значительным и меняться по регионам. Для обыкновенной бурозубки севера Архангельской области (Пинежский заповедник) таких факторов 10, в Карелии — 6 (Балакирев и др., 2004). Причем в обоих случаях большинство (2/3) их представлено осадками. В Курской области число факторов возрастает до 13. Наибольшее влияние на осеннюю численность этого вида в Пинежском заповеднике оказывает сумма осадков предыдущего года (Окулова и др., 2003).

Вместе с тем некоторые исследователи считают роль погодных факторов в динамике популяций землероек незначительной. Такие данные приводятся для регионов с разными климатическими условиями — юга Англии (Churchfield et al., 1995), Скандинавии (Henttonen et al., 1989), Центральной Сибири (Sheftel, 1989) и даже бассейна Верхней Колымы (Киселев, Ямборко, 2014). Если отсутствие связи между обилием животных и погодными условиями в Южной Англии еще можно объяснить мягким и теплым климатом, то для регионов с суровым климатом это сделать сложнее. Так, Н.Е. Докучаев (1990) считает, что климатические условия зимнего периода являются одним из ведущих факторов, регулирующих численность бурозубок в Северо-Восточной Азии. Уровень смертности животных зимой здесь всегда велик и мало различается по годам, поэтому и создается ложное впечатление об отсутствии связи между динамикой численности у землероек и условиями зимовки.

Вклад климатических факторов в формирование динамики численности обыкновенной бурозубки заповедника: ландшафтные эффекты. На динамику численности обыкновенной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике оказывает влияние небольшое число климатических факторов (табл. 81). Их воздействие ограничивается в основном осенним периодом. К тому же их влияние не так велико, коэффициенты корреляции не превышают 0,56.

Таблица 81

Оценка влияния различных средовых факторов на численность обыкновенной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике

Фактор	r_s	t	p
Равнинный район			
Температура воздуха в октябре предыдущего года	+0,33	2,71	0,008
Температура воздуха осенью предыдущего года	+0,41	3,56	0,000
Температура воздуха в ноябре предыдущего года	+0,43	2,54	0,017
Предгорный район			
Температура воздуха в июле текущего года	+0,37	2,16	0,039
Температура воздуха в октябре предыдущего года	+0,50	3,08	0,004
Температура воздуха осенью предыдущего года	+0,49	3,02	0,005
Сумма осадков за лето текущего года	+0,56	3,82	0,002
Сумма осадков в октябре предыдущего года	-0,40	2,38	0,023

Примечание: r_s — ранговый коэффициент корреляции Спирмена, t — критерий Стьюдента, p — уровень значимости.

В равнинном и предгорном районах заповедника наиболее значимым оказался температурный режим осенью, в частности в октябре. Теплая осень (сентябрь–октябрь) положительно сказывается на численности животных будущего года. Наиболее оптимальной является температура от +3 до +7 °С, более низкие средние температуры вызывают понижение обилия землероек (рис. 83). Для равнинного района отмечена также положительная связь между динамикой численности обыкновенной бурозубки и температурой ноября. Видимо, это связано с тем, что в этом месяце постоянный снежный покров в равнинной части еще нестабилен, поэтому холодные годы при отсутствии снега могут вызвать гибель животных. В предгорьях заповедника постоянный снежный покров устанавливается раньше, поэтому температура воздуха уже не играет большой роли.

Помимо этих факторов, в предгорном районе на численность землероек оказывают влияние средняя температура июля текущего года, а также осадки за летний период и октябрь предыдущего года. Теплый июль текущего года положительно влияет на обилие животных через выживание молодых особей, которые в массе покидают гнезда в этот период. Повышение количества осадков в летний период вызывает увеличение обилия обыкновенной бурозубки. Подобная связь отмечена и в других частях ареала данного вида (Pankakoskii, 1985; Ходашева, Елисеева, 1992). В годы высокой влажности обилие беспозвоночных в почве и подстилке и их доступность увеличиваются. А вот дождливый октябрь при пониженной температуре воздуха усиливает гибель земле-

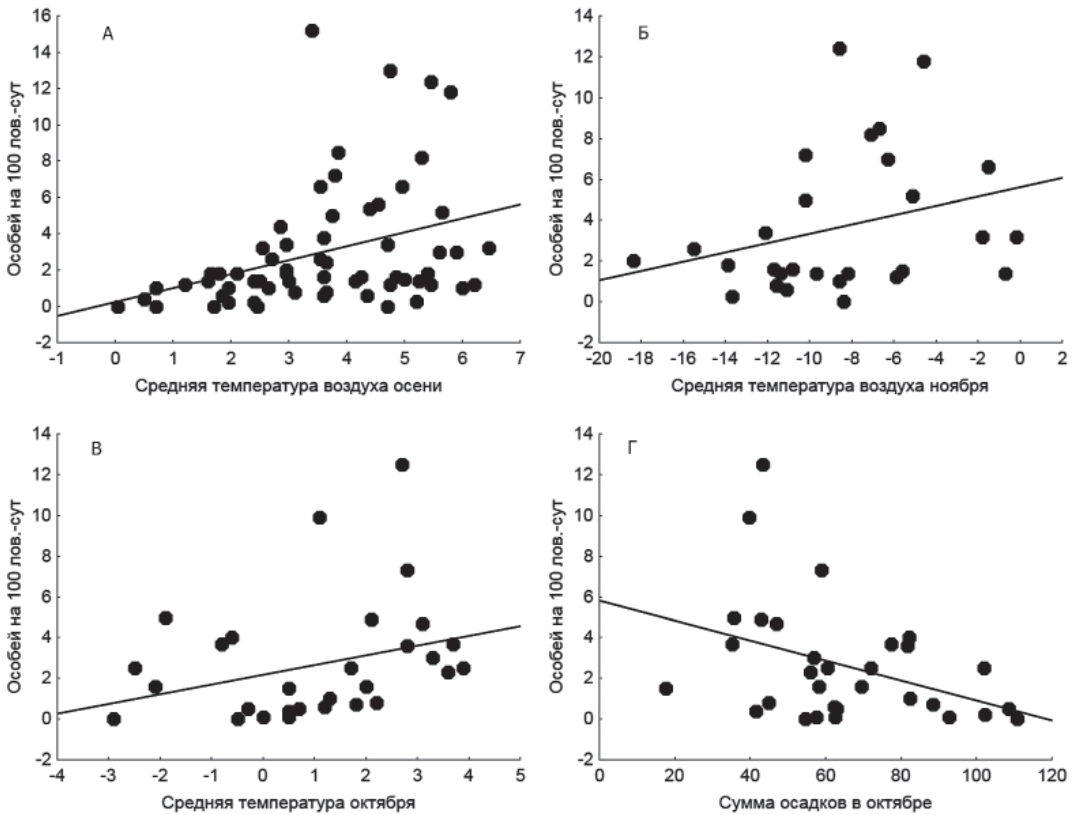


Рис. 83. Влияние климатических факторов на численность землероек в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. А, Б — равнинный район, В, Г — предгорный район.

роек: при сумме осадков более 70 мм численность животных на следующий год резко падает. Высота снежного покрова — один из значимых факторов в динамике обилия бурозубок в других регионах — в условиях многоснежного района Печоро-Ильчского заповедника не играет большой роли, о чем писал еще В.П. Теплов (1960).

Критическим периодом в жизни землероек заповедника является холодная, поздняя и затяжная весна с возвратами холодов (Бобрецов и др., 2003). Особенно неблагоприятная ситуация в такие годы складывается в горах. Здесь в этот период еще в третьей декаде июня в горно-лесном и подгольцовом поясах лежит большими пятнами снег. В первой половине данного месяца обычны заморозки. Такая погода тормозит размножение животных и вызывает их значительную смертность, в результате чего численность бурозубок резко падает. Степень воздействия этого фактора увеличивается от равнины к горам, что связано с более суровыми климатическими условиями в последнем ландшафтном районе. Средняя температура воздуха в мае в горах на $2,8^{\circ}\text{C}$ ниже, чем на равнине.

За период наблюдений в горном районе были отмечены три такие весны — 1990, 1999, 2002 гг., из которых наиболее суровым был 1999 г. (рис. 84). Численность обыкновенной бурозубки упала в этот год по сравнению со средним многолетним значением

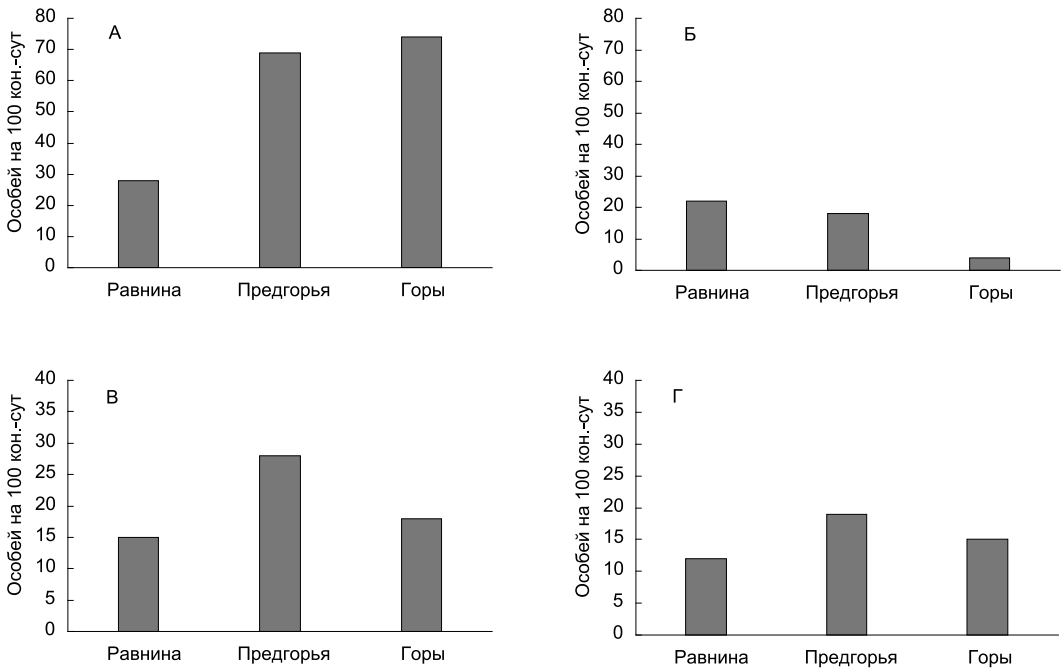


Рис. 84. Численность обыкновенной бурозубки (А, Б) и красной полевки (В, Г) в разных ландшафтных районах в обычные годы (А, В) и в годы холодной и затяжной весной (Б, Г).

в горном районе в 14 раз, тогда как в предгорьях всего лишь в 3,8 раза, а на равнине — в 1,3 раза и составила, соответственно, 5,2, 18,4 и 21,4 экз. на 100 кон.-сут. Для гор это были минимальные показатели обилия землероек за весь период. В равнинном районе в текущем сезоне было отмечено лишь понижение численности, депрессия наступила на следующий год. В обычные годы показатели обилия обыкновенной бурозубки увеличиваются в ландшафтном градиенте от равнины к горам, тогда как в холодные весны для них характерен противоположный тренд. В то же время такие сезоны не оказали никакого влияния на осеннюю численность лесных полевков.

Основной причиной высокой смертности животных в такие годы является прямое и косвенное воздействие температуры воздуха, причем последнее играет более значимую роль. Оно заключается в ограничении доступности кормов. Активность почвенных беспозвоночных животных при возвратах холодов резко уменьшается, часть из них мигрирует в глубь почвы. Продолжительная холодная погода при недостатке кормов приводит не только к значительной смертности землероек, но и тормозит их размножение, так как энергетических ресурсов на репродукцию становится недостаточно. В результате изменяются и демографические параметры популяций. В обычные годы в населении обыкновенной бурозубки доминируют сеголетки, доля которых превышает 70%. В холодные и поздние весны их число уменьшается, происходит значительное возрастание доли перезимовавших особей от равнины к горам. Если в равнинном районе удельный вес взрослых животных достигает 17,1%, то в предгорьях он возрастает до 38,3%, а в горах составляет уже 74,6%.

Таким образом, аномально холодные весны являются существенным фактором в динамике численности землероек. Влияние этого фактора отмечено в средней полосе России, в Центральной Сибири и в Польше (Формозов, 1948; Шефтель, 1985; Zub et al., 2012). Однако их повторяемость и сила воздействия выше в горных ландшафтах по сравнению с равнинными территориями.

В равнинных ландшафтах «давление» внешних факторов среды на изменчивость численности землероек особенно выражено в северной тайге. На это указывают значения коэффициента вариации обилия фоновых видов животных. Так, на севере Республики Коми (Уляшово) у обыкновенной и средней бурозубок они превышали 81%, тогда как в южной части (Дань) были меньше 39% (Куприянова, 2013). В северной тайге в некоторые годы в результате экстремальных погодных условий показатели обилия землероек опускались ниже 2 экз., тогда как в среднетаежных лесах они всегда были выше 10 экз. на 100 кон.-сут. (Куприянова, 2009а).

Внутрипопуляционные факторы и их значение в динамике численности обыкновенной бурозубки. Роль внутрипопуляционных факторов в динамике численности землероек изучена относительно слабо. Связь некоторых демографических параметров с уровнем обилия отмечали у землероек в разных регионах (Ивантер, 1978б; Куприянова, 1978в; Шефтель, 1985; Куприянова, Калинин, 1986). В средней полосе России внутрипопуляционные факторы являются основной причиной периодических изменений обилия обыкновенной бурозубки (Ходашева, Елисеева, 1992). При этом внешние факторы определяют лишь амплитуду колебаний. Ведущая роль плотностно-зависимых механизмов в динамике численности землероек выявлена и в условиях сурового климата на Северо-Востоке Азии (Киселев, Ямборко, 2014).

В Печоро-Илычском заповеднике отмечена связь между такими демографическими параметрами обыкновенной бурозубки, как доля перезимовавших животных и доля взрослых самок с одной стороны, и уровнем обилия с другой стороны (рис. 85). В первом случае эта связь была отрицательной: в годы низкой численности относительное число перезимовавших особей возрастало, а в годы высокой численности — уменьшалось. Во втором случае связь была положительной: в годы высокого обилия землероек увеличивалась доля взрослых самок, а в период депрессий — уменьшалась. Так, в предгорьях заповедника в годы низкой численности относительное число перезимовавших особей составляло в среднем 47,5% (24,8–71,4), тогда как в годы высокой численности — всего лишь 19,9% (9,3–34,2). Наиболее существенные различия отмечены в горном районе. Здесь в годы депрессий средняя доля взрослых бурозубок достигала 81,4% (66,7–92,3), в годы пиков — 20,9% (13,8–30,2). Однако эти механизмы наиболее эффективно работают при определенном уровне численности. А так как показатели обилия обыкновенной бурозубки значительно различались по ландшафтным районам, то это сказалось и на силе связи между демографическими параметрами вида в разных ландшафтных районах. В равнинном районе, где средние значения численности не превышали 28 экз. на 100 кон.-сут., корреляционная связь была слабой и статистически недостоверной. В предгорном и горном районах, где показатели превышали 60 экз. на 100 кон.-сут., эта связь была сильной: значения коэффициента корреляции колебались от 0,55 до 0,86.

Аналогичная зависимость была выявлена у обыкновенной бурозубки на юге Архангельской области. Здесь доля перезимовавших самцов менялась по годам от 44,1 до 78% и отрицательно коррелировала с показателями обилия в августе (Куприянова, Ка-

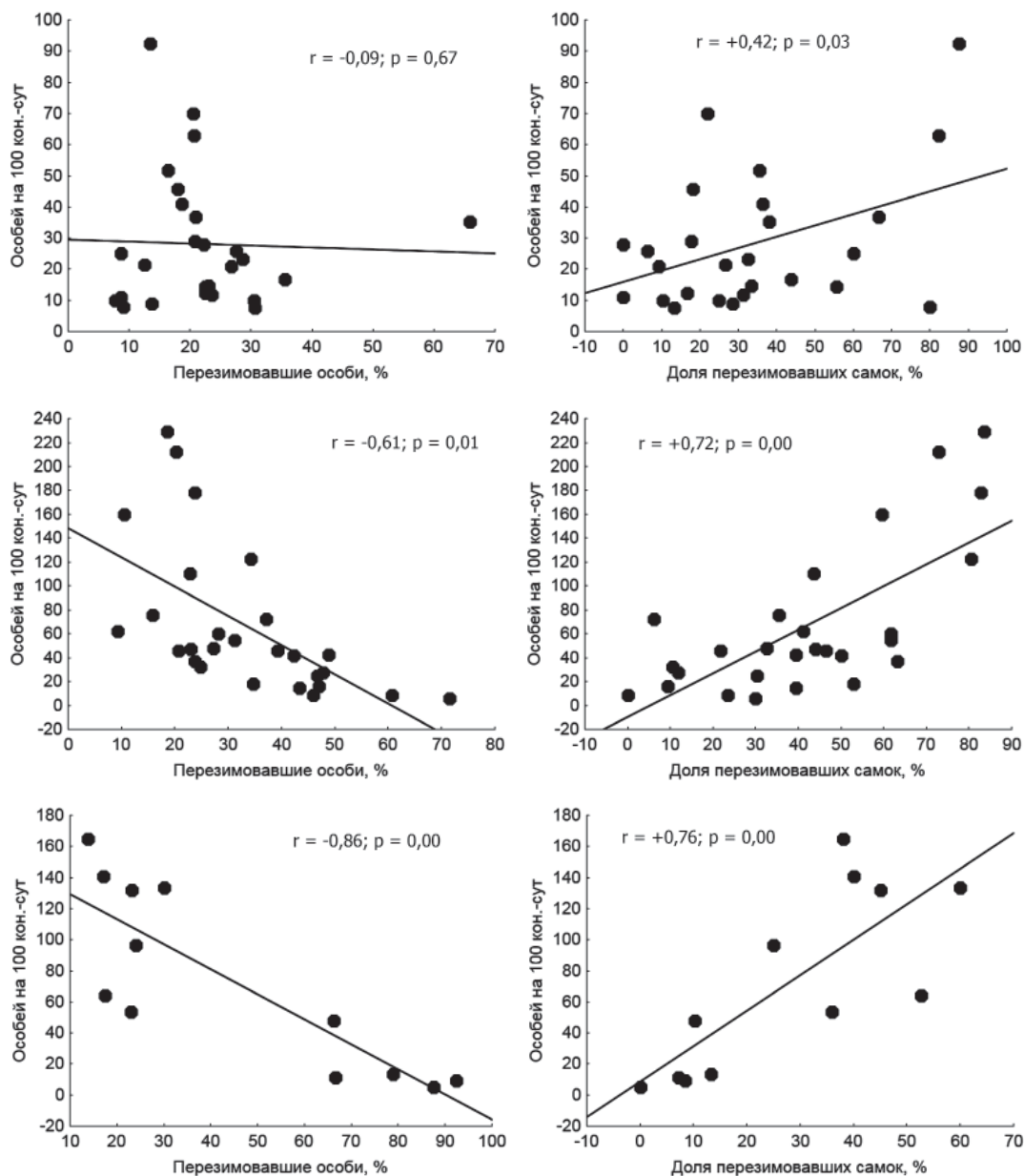


Рис. 85. Связь демографических параметров с уровнем обилия у обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника. Верхний ряд — равнинный район, средний ряд — предгорный район, нижний ряд — горный район.

линии, 1986). Подобная связь отмечена также у средней бурозубки на Северо-Востоке Азии, где при низкой весенней численности самцы во второй половине лета составляли в популяции от 50 до 87,5%, в то время как при высокой численности — не более 40,7% (Докучаев, 1990).

В качестве авторегуляторных механизмов динамики численности могут быть задействованы также репродуктивные параметры — средняя плодовитость и число созревающих сеголеток. В условиях Печоро-Ильчского заповедника годовые различия в величине выводков у перезимовавших самок выражены довольно четко. В предгорном районе средняя плодовитость у обыкновенной бурозубки в годы депрессии составила $7,5 \pm 0,2$ ($n = 41$), в годы пиков численности — $6,8 \pm 0,2$ ($n = 76$). Различия статистически значимые ($t = 2,5$; $p < 0,05$). В равнинном районе наблюдается некоторое увеличение величины выводка на фазе депрессии, но различия были незначительными и недостоверными. Таким образом, и в этом случае данный авторегуляторный механизм эффективен лишь при относительно высокой плотности популяции. Хотя И.Ф. Куприяновой (1978в) были найдены достоверные различия в средней плодовитости на разных фазах цикла у обыкновенной бурозубки на юге Архангельской области, где показатели обилия сопоставимы с таковыми равнинного района заповедника. О существовании обратной связи между численностью популяции и величиной выводка у этого вида писали и другие исследователи (Попов, 1960; Айрапетьянц, 1970; Ивантер, 1975). В то же время на Европейском Севере, в том числе и в Печоро-Ильчском заповеднике, самки-сеголетки у землероек не играют никакой роли в регуляции численности популяций. Это связано с тем, что в этом регионе половой зрелости достигают лишь единичные особи (Ивантер, 1975; Куприянова, 1978б; Млекопитающие ..., 1994).

Таким образом, в динамике численности землероек задействованы как внешние, так и внутренние факторы. Физиологические особенности этих животных делают их очень зависимыми от погодных условий, в результате чего климатические факторы считаются часто основными регуляторами изменений обилия популяций. Безусловно, они вызывают высокую смертность землероек в некоторые годы, приводя популяцию к краху. Но, как правило, эти факторы действуют нерегулярно и чаще всего они проявляются в районах с более суровым и неустойчивым климатом. Тем не менее, колебания численности обыкновенной бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике носят циклический характер, и определяются они в основном внутрипопуляционными регуляторными механизмами.

7.7. Влияние изменения климата на популяционную динамику лесных полевок Северного Предуралья: роль ландшафтных эффектов

Основной особенностью современных изменений климата является глобальное потепление. Оно охватило многие регионы земного шара, но оказалось более существенным для территории России. Здесь за период с 1907 по 2006 г. среднегодовая глобальная температура возросла на 1,1–1,29 °C, тогда как для земного шара она составила 0,6–0,74 °C (Анисимов и др., 2007; Оценочный доклад ..., 2008; Груза, Ранькова, 2009; IPCC, 2013). Особенно сильное потепление наблюдается с первой половины 70-х годов прошлого века. За последние 50 лет скорость потепления увеличилась до 2,7 °C/100 лет, а после 1970 г. тренд составил уже около 4 °C/100 лет. Начало нового столетия оказалось

самым теплым за всю историю инструментальных наблюдений (МГЭИК, 2007; Второй оценочный доклад ..., 2014). Тенденции в изменении количества осадков выражены значительно слабее. Наиболее заметны они лишь на территории европейской части России (Оценочный доклад ..., 2008). В период интенсивного потепления (1976–2007 гг.) сумма осадков в этом регионе увеличивалась по разным оценкам со скоростью от 8 до 20,6 мм/10 лет (Переведенцев и др., 2007; Крышнякова, Малинин, 2010). Отмечен и рост числа экстремальных осадков на 5–6% в десятилетие (Zolina et al., 2004).

Глобальные тенденции в изменении климата проявились и на территории Печоро-Ильчского заповедника (Бобрецов и др., 2001). Наблюдалось отчетливое повышение средней температуры воздуха с 1965 по 2013 г. (рис. 86). Ее показатель за период с 1965 по 1999 г. составил $-0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, а за период с 2000 по 2013 г. уже $+0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Превышение составило $1,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Аномально холодные годы пришлось на вторую половину 60-х годов прошлого века, когда среднегодовая температура воздуха трижды (1966, 1968–1968 гг.) опускалась ниже $-3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$. В начале нового века годовая температура воздуха лишь в 2002 г. понизилась до $-1,1\text{ }^{\circ}\text{C}$. Число лет с положительной годовой температурой в первый период было незначительным — 25,7%, в 2000-е гг. оно возросло до 64,3%. Потепление наиболее выражено в зимние и весенние месяцы. В то же время различия в годовой сумме осадков между этими двумя периодами оказались незначительными и недостоверными (рис. 87).

Следствием глобального потепления климата стали существенные изменения в популяционной динамике мелких млекопитающих, отмеченные во многих регионах северного полушария. Оно привело к нарушению цикличности, увеличению численности у одних видов и уменьшению у других. Основные последствия изменения климата, сказывающиеся на динамике мелких млекопитающих — это трансформация среды обитания, изменение доступности пищи и выживаемости животных (Newman, Macdonald, 2013).

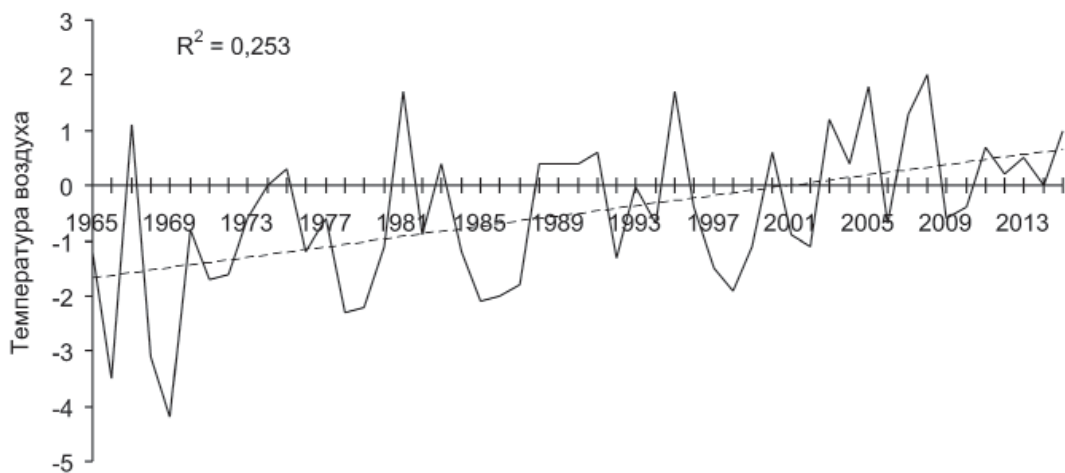


Рис. 86. Динамика среднегодовой температуры воздуха (кривая) и ее тренд (пунктирная линия) по данным метеостанции Якша.

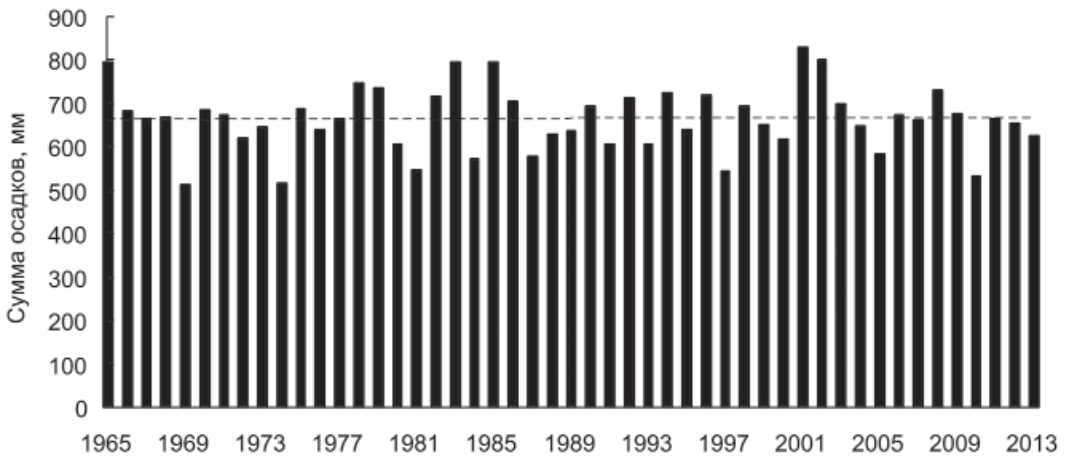


Рис. 87. Динамика суммы осадков (кривая) и ее тренд (пунктирная линия) по данным метеостанции Якша.

В конце прошлого и начале нового века в Фенноскандии произошли серьезные нарушения циклических колебаний численности разных видов полевок (Hanski, Henttonen, 1996; Hörnfeldt, 2004; Hörnfeldt et al., 2005; Ims, Fuglei, 2005; Elmhagen et al., 2011, и др.). Они были отмечены также и в Центральной Сибири, где до середины 90-х годов прошлого века наблюдались циклы с периодом в 4 года, но во второй половине цикличность сменилась хаотическими колебаниями (Шефтель, 2013). По мнению ряда исследователей, причиной их стало увеличение частоты теплых зим и уменьшение их длительности. В теплые зимы накапливается меньше снега, в результате частых оттепелей на нем образуются ледяные корочки, которые отрицательно влияют на зимнее выживание мелких млекопитающих (Aars, Ims, 2002; Bierman et al., 2006; Korslund, Steen, 2006; Ims et al., 2008; Kausrud et al., 2008). Это подтверждают данные по заготовкам лисы (по ним судили о вспышках численности грызунов) в Норвегии за более чем сто лет, которые продемонстрировали связь определенных типов динамики грызунов с холодными и теплыми периодами времени: цикличность была хорошо выражена в холодные отрезки времени, а в теплые она нарушалась (Henden et al., 2009). Имеются сведения, что увеличение частоты теплых зим сказывается на разных группах мелких млекопитающих различным образом. Так, в Южной Финляндии оно отрицательно сказалось на динамике численности полевок и положительно — на обилии землероек и мышей (Solonen, Ahol, 2010). Однако до конца непонятным остается вопрос, что больше влияет на динамику популяций животных — более раннее наступление весны и увеличение, таким образом, репродуктивного сезона или погодные условия в течение самой зимы (Cornulier et al., 2013). Некоторые исследователи отрицают влияние повышения частоты теплых зим в нарушениях циклов, а причину видят в особенностях летнего периода (Korpela et al., 2013).

Во многих регионах в результате трансформации климата отмечены устойчивые изменения в численности мелких млекопитающих. Однако для разных видов эти

тенденции будут различными. Постепенное снижение численности красной полевки и повышение обилия рыжей полевки зафиксировано в Удмуртии и на севере Архангельской области (Окулова и др., 1998, 2004), уменьшение обилия красной полевки в Карелии (Якимова, 2008б). Увеличение численности рыжей полевки наблюдается в Центральной России (Пузаченко, Власов, 2000; Бернштейн и др., 2003; Окулова и др., 2005; Истомин, 2009). На Западном Саяне существенно сократилась численность длиннохвостого хомячка, но возросла численность восточноазиатской мыши (Золотых, 2013). В Северной Америке в последние десятилетия отмечен значительный рост обилия белоногого хомячка *P. leucopus* (Long, 1996; Myers et al., 2009), который сопровождается в некоторых районах уменьшением численности луговой полевки *Microtus pennsylvanicus* (Deitloff et al., 2010) и оленьего хомячка *P. maniculatus* (Myers et al., 2005). В нагорье Большого Бассейна за 80 лет документально зарегистрировано значительное падение численности мелких млекопитающих (Rowe et al., 2011).

При этом эти изменения находятся под контролем разных климатических факторов. Так, Н.М. Окулова и Г.Д. Катаев (2006) считают, что трансформация численности лесных полевок на Европейском Севере вызвана изменением температурного режима. Ключевым фактором расселения рыжей полевки из лесов в степи в Центрально-Черноземном заповеднике стало увеличение количества осадков весной и в начале лета (Пузаченко, Власов, 2000). Повышение обилия белоногого хомячка в районе Великих озер в Северной Америке обусловлено уменьшением снежного покрова в результате теплых и коротких зим и совпало со значительным ростом показателей минимальной температуры апреля (Martin, 2010; Roy-Dufresne et al., 2013). В Центральной Северной Америке обилие оленьего хомячка при сокращении годового количества осадков более 11% стало уменьшаться (Reed et al., 2007).

В Печоро-Илычском заповеднике последствия глобального изменения климата сказались лишь на численности лесных полевок (Бобрецов и др., 2014, 2015). При этом цикличность динамики популяций сохранилась, но произошли изменения в обилии красной и рыжей полевок и, как следствие этого, в соотношении их доминирования в предгорном районе (рис. 88). За период наблюдений (1989–2014 гг.) значения годовых показателей численности рыжей полевки устойчиво увеличивались. Многолетние изменения обилия красной полевки носят более сложный характер. Однако и в этом случае выявлен тренд, но уже в сторону уменьшения численности данного вида. В начале наблюдений (1989–1994 гг.) в этом районе доминировала красная полевка, доля которой в уловах в среднем по всем биотопам составляла 71%. Особенно много ее было в ельниках плакорных (82,2%). Она также преобладала в населении лесных полевок и в высокотравных ельниках в поймах рек (59,4%) — местообитаниях, наиболее оптимальных для рыжей полевки. Однако уже в этот период наблюдалось некоторое снижение показателей обилия красной полевки.

Во второй период (1995–2007 гг.) соотношение видов выравнивается за счет уменьшения численности красной полевки, однако при этом она все еще удерживает лидерство. В среднем по всем местообитаниям удельный вес красной полевки составил уже 56,7%. Рыжей полевки стало больше в ельниках пойменных (53,1%), но в других биотопах она была все еще относительно малочисленной (менее 30% в уловах). Начавшийся рост численности обоих видов в начале века мало повлиял на соотношение видов. Наиболее заметные изменения в нем произошли в третий период (с 2008 г.). В это время численность рыжей полевки продолжала увеличиваться, а красной полевки

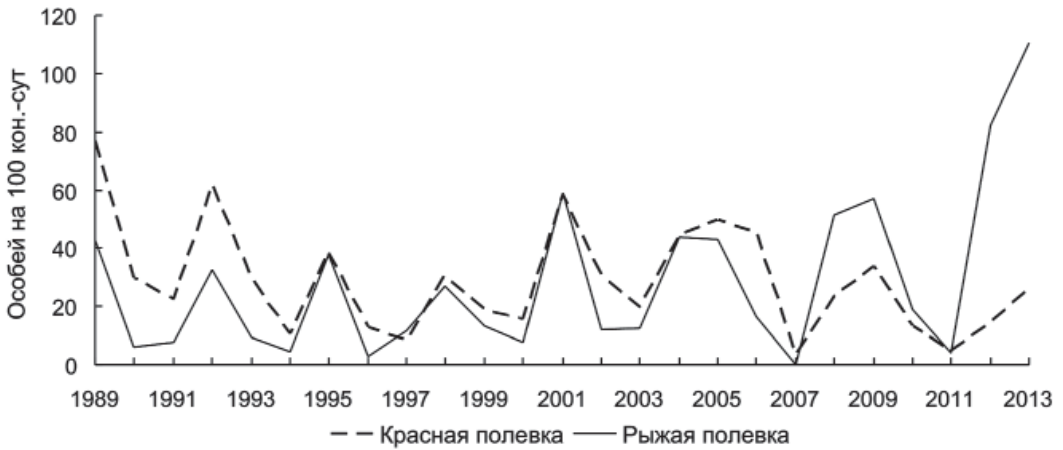


Рис. 88. Многолетние изменения численности лесных полевков в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета канавками).

пошла на понижение. В результате среднее обилие красной полевки уменьшилось по сравнению с первым периодом на 55%, в то время как численность рыжей полевки возросла в три раза. Рыжая полевка стала доминирующим видом (73,6%). Она стала преобладать во всех биотопах и вытеснила красную полевку из ее коренных стаций — ельников плакорных. Особенно резкий подъем численности рыжей полевки наблюдался в 2012–2013 гг. Средние показатели по сравнению с первыми годами этого периода выросли в 3,7 раза и составили 96,2 экз. на 100 кон.-сут. В отдельных местообитаниях они увеличились до 129 экз. на 100 кон.-сут. Доля рыжей полевки достигла максимальных значений: в ельнике зеленомошном плакорном — до 85,2%, в ельнике травяном пойменном — до 86,0%, в ельнике зеленомошно-папоротниковом на гряде — до 88,3%.

В равнинном районе заповедника все годы доминировала красная полевка (72,3%). С 2004 г. здесь явно началось увеличение численности этого вида (рис. 89). Средние показатели обилия увеличились в 2 раза по сравнению с периодом с 1988 по 2003 г. и составили, соответственно, 21,2 и 10,9 экз. на 100 кон.-сут. Пики численности стали выше, а депрессии неглубокими. Показатели максимумов обилия с 1988–2003 гг. варьировали от 15,2 до 24,8 экз., а с 2004 г. — от 34,3 до 52,2 экз. на 100 кон.-сут. При этом рыжая полевка занимала все эти годы подчиненное значение. В первый период показатели ее средней численности составляли 5,1 экз., во второй — лишь ненамного выше — 7,3 экз. на 100 кон.-сут.

Таким образом, влияние глобального потепления климата на динамику численности мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника во многом было обусловлено ландшафтной спецификой районов. Максимальные изменения в популяционной динамике лесных полевков произошли в предгорном районе заповедника и в меньшей степени в равнинной части. Это объясняется различиями в соотношении пропорции оптимальных и маргинальных местообитаний в разных районах. Равнинный район можно рассматривать как сильно фрагментированный ландшафт, в котором местообитания высокого

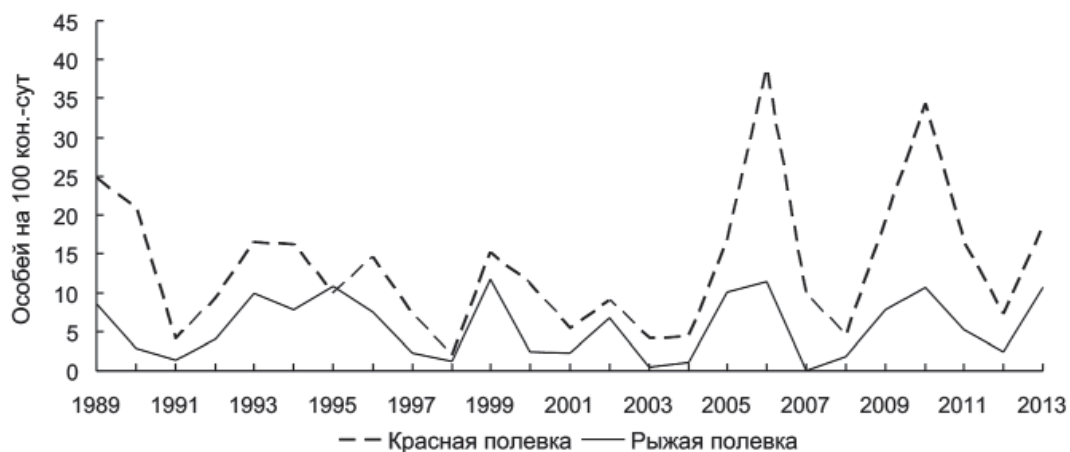


Рис. 89. Многолетние изменения численности лесных полевок в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника (по данным учета канавками).

качества (ельники зеленомошные и травяные) крайне немногочисленны, имеют небольшие размеры и изолированы друг от друга. Они как бы вкраплены в огромные площади бедных по качеству сосновых лесов и болот. Поэтому в условиях малой емкости местообитаний для рыжей полевки отсутствуют перспективы для роста ее численности. В предгорном районе ельники разных типов занимают уже огромные площади, но условия здесь в целом более пригодны для красной полевки (преобладание зеленомошных и долгомошных лесов). Причины значительного роста численности рыжей полевки кроются как в изменении климатических факторов, так и среды обитания.

На обилие разных видов лесных полевок оказывают влияние различные факторы (табл. 82). Для рыжей полевки значимыми оказались температурный режим в марте текущего года (чем холоднее, тем больше численность) и в октябре предыдущего года (чем теплее месяц, тем выше численность животных на следующий год). Большое значение имели осадки в июне текущего года (благоприятными были годы с умеренной влажностью), а также в августе, сентябре и октябре предыдущего года. Дождливая погода в августе и сентябре, скорее всего, оказывает не прямое воздействие на обилие рыжей полевки, а косвенное через урожайность различных сезонных кормов. Такой же эффект имеют и осадки в июне. На это в свое время указывал В.П. Теплов (1960), анализируя динамику численности лесных полевок в верхнепечорской тайге. Сухая погода в октябре в сочетании с более высокой температурой воздуха лучше сказывается на выживании животных, чем дождливая и прохладная. Из всех перечисленных факторов наиболее значительные изменения в 2010–2013 гг. (в годы доминирования рыжей полевки) по сравнению с предыдущим периодом произошли в температуре воздуха и количестве осадков в июне, и они были благоприятными для полевок (табл. 83). Март оказался холоднее на 3,9 °С, октябрь предыдущего года теплее на 1,8 °С, а июнь более сухим (осадков на 20,2 мм меньше). Влияние летних температур на численность рыжей полевки, выявленное в других регионах (Imholt et al., 2015) в данном случае отсутствовало.

Таблица 82

Оценка влияния климатических факторов на динамику численности лесных полевков по результатам множественного регрессионного анализа

Фактор	Рыжая полевка			Красная полевка		
	b	t	p	b	t	p
Температура воздуха:						
в феврале текущего года	–	–	–	–0,432	2,32	0,031
в марте текущего года	–0,578	3,89	0,0008	–	–	–
в апреле текущего года	–	–	–	–0,470	2,44	0,024
в октябре предыдущего года	+0,667	4,25	0,0003	–	–	–
Осадки:						
в марте текущего года	–	–	–	+0,41	2,20	0,040
в июне текущего года	–0,430	3,10	0,008	–	–	–
в августе предыдущего года	+0,357	3,04	0,009	–	–	–
в сентябре предыдущего года	+0,395	2,91	0,012	–	–	–
в октябре предыдущего года	–0,320	2,25	0,041	–	–	–

Примечание. b — стандартизированный коэффициент регрессии, t — критерий Стьюдента, p — уровень значимости.

Для красной полевки большое значение имеет температура воздуха в феврале и апреле и количество осадков в марте (в это время они выпадают еще в виде снега). Интерпретировать первую зависимость с биологической точки зрения очень сложно, хотя подобная связь отмечена и для красной полевки севера Архангельской области (Окулова и др., 2004). В 2010–2013 гг. этот месяц был значительно холоднее (на 4,1 °C) по сравнению с предыдущими годами. Теплая погода в апреле негативно влияет на осеннюю численность красной полевки. Это связано с тем, что наибольшая смертность животных в печорской тайге наблюдается ранней весной в период их полового созревания. Положительные температуры в апреле раньше времени разрушают снежный покров, вызывая нестабильность условий среды в приземном слое: в результате частых возвратов холодов значительная часть зверьков погибает (Бобрецов, 2009). Этот месяц оказался на 2,1 °C теплее, что явилось неблагоприятным фактором для красной полевки. Кроме того, сумма осадков в марте стала меньше, что при увеличении температуры воздуха привело к раннему разрушению снежного покрова в апреле.

Подводя итоги анализа влияния разных климатических факторов на динамику численности лесных полевков, можно утверждать, что погодная ситуация в 2010–2013 гг. была более благоприятной для рыжей полевки. Вместе с тем, наблюдалось устойчивое негативное воздействие температурного режима на обилие красной полевки ранней весной. Однако сами по себе эти факторы (значения их b-коэффициентов регрессии оказались относительно небольшими) не смогли бы вызвать такой мощной вспышки численности рыжей полевки.

Характеристика климатических параметров в разные временные периоды

Климатические параметры	Периоды		Отклонение
	1988–2003	2010–2013*	
Температура воздуха текущего года:			
средняя годовая	–0,2	+0,2	+0,4
февраль	–13,9	–18,0	–4,1
март	–6,3	–10,2	–3,9
апрель	+0,5	+2,6	+2,1
май	+6,8	+8,8	+2,0
июнь	+14,4	+15,3	+0,9
июль	+17,1	+18,1	+1,0
Температура воздуха предыдущего года:			
сентябрь	+7,0	+8,7	+1,7
октябрь	+0,6	+2,4	+1,8
ноябрь	–10,9	–6,0	–4,9
Сумма осадков текущего года:			
годовая	675,9	619,9	–56,0
март	36,3	29,7	–6,6
апрель	33,6	55,2	+21,6
май	66,3	44,4	–21,9
июнь	79,5	59,3	–20,2
июль	68,6	46,8	–21,8
Сумма осадков предыдущего года:			
август	81,0	72,3	–8,7
сентябрь	60,1	75,1	+15,0
октябрь	63,0	60,7	–2,3
ноябрь	53,2	73,1	+19,8

* Годы доминирования рыжей полевки

Наиболее важным механизмом является трансформация местообитаний, которая осуществляется за счет «оконной» динамики лесов и катастрофических явлений — ветровалов. Ветровалы вызываются сильными ветрами, повторяемость которых за последние два десятилетия в северном регионе значительно возросла (Васильев, 2009). Об их масштабе говорит тот факт, что на севере Пермского края и на сопредельных районах Республики Коми (куда входит и стационар) с 2001 по 2012 г. выявлено 16 участков массовых ветровалов общей площадью более 11,5 тыс. га. Протяженность самого крупного из них составила 85 км при максимальной ширине в 19 км (Шихов, 2013). Крупномасштабные ветровалы могут приводить к большим изменениям на ландшафтном уровне (Уланова, Чередниченко, 2012). Однако на самом стационаре ветровалы занимают относительно небольшую площадь — около 5%. Более существенно влияние ветров на спонтанную («оконную») динамику лесов, которая является естественным процессом в перестойных и спелых лесах (Громцев, 2008) и сопровождается

вывалом как отдельных деревьев, так и их групп. В последнее десятилетие на стационаре наблюдался рост числа «окон» в древостоях. Выпадение деревьев ускоряется и тем, что здесь увеличивается число усыхающих деревьев, которые в первую очередь падают во время сильных ветров.

Уже в первые годы среда обитания в окнах и на ветровалах сильно меняется. В ельниках моховых появляются травянистая растительность и лиственный подрост. В них формируются условия, относительно благоприятные для рыжей полевки. Поэтому при увеличении численности вид может закрепляться на этих небольших трансформированных участках. Широкая трансформация местообитаний довольно быстро приводит к перестройкам видовой структуры животных (Истомин, 2009; Лукьянова, 2013). Например, в средней тайге Республики Коми в бассейне среднего течения Вычегды по наблюдениям И.Ф. Куприяновой за очень короткий срок произошла смена доминантов среди лесных полевок: красная полевка была замещена рыжей полевкой (Куприянова, Бобрецов, 2006). Пусковым механизмом изменения в соотношении близких видов в данном случае стало значительное увеличение площади зарастающих вырубок. При этом обилие рыжей полевки выросло как на вырубках, так и в плакорных лесных местообитаниях, а численность красной полевки уменьшилась, в том числе и в моховых ельниках.

Следует отметить, что в отдельности такие факторы, как изменение температуры воздуха и трансформация растительности территории, не могли обусловить вспышку численности рыжей полевки. Скорее всего, она является следствием их совместного (синергетического) воздействия.

Ветровалы обычны и в равнинном районе заповедника. В последние годы здесь также активизировалась и «оконные» процессы в лесах. Но в условиях, где господствуют сосновые леса, трансформация территории оказалась незначительной. На месте ветровалов и окон в этих условиях растительность практически не меняется, поэтому изменения в соотношении видов лесных полевок в этом районе не произошли.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многочисленные исследования свидетельствуют о значительном влиянии ландшафтной неоднородности территории на пространственное распределение мелких млекопитающих, их численность, структуру населения и другие аспекты популяционной экологии. Наиболее важными ландшафтными характеристиками являются состав и соотношение («пейзажный рисунок») разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация. При этом число оптимальных местообитаний и их площадь могут быть хорошей основой для прогнозирования распространения видов мелких млекопитающих и их численности. Вместе с тем, роль этого фактора в жизнедеятельности землероек и полевок на Северо-Востоке европейской части России не совсем ясна. После известной монографии В.Н. Большакова «Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям» (1972) крупные обобщения по этой проблеме отсутствовали.

Настоящая книга в какой-то мере восполняет этот пробел. В ней на примере Печоро-Ильчского заповедника анализируется влияние пространственной (ландшафтной) неоднородности территории на популяционные процессы. Территория заповедника в этом отношении является хорошим полигоном, так как включает в себя равнинные и горные ландшафты.

Показано, что приспособление животных к данным средам происходит на разных уровнях пространственной интеграции. Для тундряной бурозубки, например, наиболее значимым является региональный уровень. На большей части ареала этот вид проявляет явную привязанность к открытым или полукрытым местообитаниям. В Печоро-Ильчском заповеднике он, напротив, повсеместно тяготеет к лесным местообитаниям. Однако чаще всего популяционные различия у землероек и полевок проявляются на ландшафтном уровне. При этом экология некоторых видов мелких млекопитающих существенно меняется. Водяная полевка в равнинном и предгорном районах заселяет прибрежные увлажненные станции, население ее здесь малочисленно, основными кормами являются осоки. В горах уровень обилия вида значительно выше, в некоторые годы наблюдаются вспышки численности животных. Здесь водяная полевка занимает широкий спектр местообитаний. В годы подъемов обилия образуют многочисленные поселения в верхней части горно-лесного и в подгольцовом поясах. Для животных этого района характерна активная роющая деятельность.

Разные виды мелких млекопитающих исторически связаны с определенными типами местообитаний, в которых среда обитания является наиболее благоприятной. Это оптимальные или коренные (ключевые) биотопы, в которых численность вида обычно высокая. Для рыжей полевки, например, таковыми являются лесные травяные станции, а для близкого вида красной полевки — лесные моховые таежного облика. Такое значение они имеют во всех ландшафтных районах заповедника. Однако в равнинном районе для ряда таежных видов (средняя бурозубка и красная полевка) к их коренным станциям относятся и ельники высокотравные.

Выбор местообитаний животными осуществляется на разных пространственных уровнях — региональном, ландшафтном, биотопическом и микростационном. Требования животных к условиям обитания на этих уровнях существенно различаются. Для пяти из 17 видов землероек и полевок территория заповедника является границей их ареалов, поэтому они становятся здесь редкими животными. Исключение составляет лишь рыжая полевка предгорий Северного Урала. Она занимает те же биотопы, что и в равнинной части Европейского Севера, но ее численность сравнима с уровнем обилия этого вида в западных районах. Это исключение свидетельствует о роли других факторов, в частности микроместообитаний. Увеличение числа и площади разных типов микростаций приводит к усложнению биотопов, и как следствие этого, к расширению экологических ниш. В результате в таких мозаичных местообитаниях могут хорошо себя «чувствовать» чуждые для данных биотопов виды. Относительно высокая численность таежных видов в высокотравных местообитаниях объясняется наличием в них многочисленных «таежных» синузидий.

Однако наиболее важным фактором является ландшафтная неоднородность территории заповедника. Отмечено три варианта изменений численности землероек и грызунов в ландшафтном градиенте. Первую наиболее многочисленную группу составляют виды, обилие которых увеличивается от равнины к горам. К ней относятся три вида бурозубок — обыкновенная, равнозубая и тундряная, а также темная и водяная полевки, лесная мышовка, кутора и крот. Вторую группу составляют виды, численность которых максимальна в предгорном районе заповедника и уменьшается в горах и особенно на равнине. Ее составляют четыре вида — средняя бурозубка, красная и рыжая полевки и лесной лемминг. И третья группа, состоящая из двух видов (малой и крошечной бурозубок), характеризуется незначительным варьированием численности по территории заповедника. Несколько обособлена полевка-экономка, редкая на равнине и обычная в предгорьях и горах.

Такое ландшафтное распределение во многом определяется соотношением разных типов местообитаний в этих районах, с которыми тесно связаны те или иные виды мелких млекопитающих. Коренными биотопами представителей первой группы животных являются лесные и открытые травяные станции. Их площадь возрастает от равнины к горам, следовательно, в том же направлении увеличивается экологическая емкость местообитаний и как следствие этого повышается численность видов. В равнинном районе коренные станции занимают около 8% территории, в предгорном районе — 18,6%, а в горах — до 30%. Показатели численности, например, темной полевки составляют в этом случае соответственно 8,4, 15,0 и 34,6 экз. на 100 кон.-сут. Площадь коренных местообитаний второй группы видов на равнине составляет всего 3,0%, в предгорьях — 56,6%, горах — 23,0%. Это хорошо согласуется со средними показателями численности таежных видов. Максимальное обилие животных отмечено в предгорном районе заповедника, где коренные станции занимают больше половины всей территории.

Репродуктивные параметры популяций имеют определенные особенности в разных ландшафтных районах. Воспроизводство мелких млекопитающих в горах начинается на 10–15 дней (с колебаниями от нескольких дней до месяца) позже, чем на равнине. При этом продолжительность репродуктивного периода в горном районе уменьшается. Скорость созревания молодых полевок в горах не уступает по своим темпам животным равнинных популяций, о чем сообщал В.Н. Большаков (1972). Однако в разных типах

ландшафтов в размножении принимает разное число сеголеток, причем эти различия наблюдаются на уровне систематических групп полевок. У лесных полевок в горных районах основной вклад в размножение вносят перезимовавшие самки, тогда как на равнине значительную роль играют и молодые животные. Размеры пометов у многих видов мелких млекопитающих на западном макросклоне Северного Урала значительно выше, чем у животных на прилегающих равнинах.

Различия в возрастной структуре мелких млекопитающих разных ландшафтных районов Печоро-Ильчского заповедника заключаются в увеличении доли перезимовавших животных от равнины к горам и уменьшении доли неполовозрелых сеголеток. Они наиболее значительны среди лесных и серых полевок. Число взрослых у этих видов в горах в 2,6–9 раз больше, чем на равнине. Ландшафтные различия в соотношении полов у мелких млекопитающих выражены сильнее, чем в возрастной структуре. Однако они более видоспецифичны, поэтому выделить какие-то общие закономерности в изменчивости половой структуры довольно сложно. Даже у близких видов соотношение полов в разных возрастных группах существенно различается по районам.

Ландшафтные особенности территории оказывают влияние на формирование динамики разных видов мелких млекопитающих. В равнинном районе циклические видовые популяции составляют 38,5%, с нестабильной динамикой — 30,8% и со стабильной динамикой — 30,8%. В предгорьях заповедника существенно увеличивается число циклических видов до 71,4%, соответственно, уменьшается удельный вес видов с другими типами популяционной динамики. Такие различия обусловлены разным уровнем численности в ландшафтных районах: популяции с высокой амплитудой колебаний обилия являются, как правило, циклическими. Летнее снижение численности животных в годы депрессий, которое считается одним из признаков циклических популяций в Фенноскандии, у мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника — явление очень редкое. Так, у красной полевки равнинного района только в одном случае было отмечено подобное понижение показателей обилия, тогда как в 14 случаях наблюдалось незначительное повышение индексов численности от весны к осени.

В то же время колебания численности фоновых видов землероек и полевок в разных ландшафтных районах оказались синхронными. Значения коэффициента корреляции превышали +0,8. Связь степени синхронности с расстоянием отсутствовала. Ландшафтный эффект в динамике популяций хорошо выражен только у лесного лемминга в виде так называемой «периодической бегущей волны». В Печоро-Ильчском заповеднике высокая плотность лесного лемминга регистрируется сначала в предгорном районе и только на следующей год пик численности наблюдается на равнине, в то время как в предгорьях обилие животных уменьшается. Межвидовая синхронность хорошо выражена у мелких млекопитающих предгорий и гор, тогда как в равнинных ландшафтах она уменьшается. В предгорном районе наибольшее число значимых связей характерно для грызунов, в горах — для землероек. В последнем районе значительная синхронизация в динамике обилия землероек обусловлена изменчивостью погодных условий.

Анализ динамики циклической популяции красной полевки равнинного района Печоро-Ильчского заповедника показывает, что ни один из внешних факторов в отдельности не может инициировать циклы численности. Среди них значимая роль принадлежит погодным условиям в так называемые «переходные» периоды года, особенно весной. Но число таких погодных параметров в динамике популяции данного вида

в Северном Предуралье значительно меньше, чем в других северных регионах. Погодные и кормовые факторы за редким исключением обычно оказывают модифицирующее значение. Они влияют на длительность отдельных фаз численности, определяют высоту пиков и глубину депрессий. Относительная автономность популяционной динамики красной полевки от внешних факторов указывает на действенную роль плотно-зависимых факторов. К наиболее важным из них относится удельный вес молодых животных, участвующих в размножении. Их число закономерно изменяется в течение цикла. Даже в условиях низкой плотности животных роль эндогенных факторов в динамике численности полевки довольно высока, что еще раз подтверждают наши исследования. Таким образом, периодические колебания численности мелких грызунов представляют собой результат взаимодействия внутривидовых процессов с внешней средой. При этом решающее значение имеет внутреннее состояние популяции, ее траектория развития.

Физиологические особенности землероек объясняют их зависимость от погодных условий, в результате чего климатические факторы считаются чуть ли не главными регуляторами изменений обилия популяций. Безусловно, они вызывают сильную смертность землероек в некоторые годы, приводя популяцию к краху. В этом отношении наиболее критическим периодом является холодная, поздняя и затяжная весна с возвратами холодов. Особенно неблагоприятная ситуация в такие годы складывается в горах. Такие погодные условия тормозят размножение животных, вызывают их значительную смертность, в результате чего численность бурозубок резко падает. Степень воздействия этого фактора увеличивается от равнины к горам, что связано с более суровыми климатическими условиями в последнем ландшафтном районе. Численность обыкновенной бурозубки снижается после самой холодной весны по сравнению со средними многолетними значениями в горном районе в 14 раз, в предгорьях всего лишь в 3,8 раза, а на равнине — в 1,3 раза. Тем не менее, колебания численности этого вида в Печоро-Илычском заповеднике носят циклический характер и определяются в основном внутривидовыми регуляторными механизмами.

Следствием глобального потепления климата могут быть объяснены существенные изменения в популяционной динамике лесных полевки Печоро-Илычского заповедника, но их эффект различается в разных ландшафтных районах. Значительные перестройки в населении полевки наблюдаются в предгорном районе. В начале наблюдений (1988–1994 гг.) здесь доминировала красная полевка (71%). Затем соотношение видов выровнялось, но начиная с 2008 г. начался заметный рост численности рыжей полевки при одновременном уменьшении обилия красной полевки. Рыжая полевка становится доминирующим видом (73,6%) и вытесняет красную полевку из ее коренных стаций — ельников зеленомошных плакорных. Особенно резкий подъем численности рыжей полевки наблюдался в 2012–2013 гг. Средние показатели выросли в 4 раза по сравнению с первыми годами наблюдений и составили 96,2 экз. (красной полевки — 10,2 экз.) на 100 кон.-сут. В то же время в равнинном районе все годы доминировала красная полевка (72,3%), а начиная с 2003 г. отмечен устойчивый рост этого вида. Наиболее важным механизмом является трансформация местообитаний, которая осуществляется за счет «оконной» динамики лесов и катастрофических явлений (ветровалов). В последние два десятилетия в обоих районах наблюдается интенсивный рост числа «окон» в древостоях. Однако если в темнохвойной тайге предгорий среда обитания в «окнах» значительно меняется (появляется травянистая растительность), то в преобладающих

сосновых лесах равнинного района она остается без изменения. Поэтому в предгорном районе условия обитания для рыжей полевки становятся более благоприятными по сравнению с равниной. Кроме того, равнинный район можно рассматривать как сильно фрагментированный ландшафт, в котором оптимальные для рыжей полевки местообитания (ельники травяные) имеют островной характер и небольшие размеры. В таких условиях перспективы для роста ее численности незначительны.

Таким образом, получены многочисленные данные, свидетельствующие о том, что смена ландшафтов приводит к значительному изменению популяционно-экологических параметров у мелких млекопитающих. В связи с этим следует отметить, что учет ландшафтной дифференциации территории является необходимым условием в популяционных исследованиях.

Литература

- Абатуров Б.Д. 1979. Роль млекопитающих в минерализации растительной органики // Матер. II съезда Всесоюзн. териол. о-ва. М. С.3–13.
- Абатуров Б.Д. 1984. Млекопитающие как компонент экосистем: на примере растительных млекопитающих в полупустыне. М.: Наука. 286 с.
- Авессаломова И.А., Петрушина М.Н., Хорошев В.А. 2002. Горные ландшафты: структура и динамика. М.: Изд-во МГУ. 158 с.
- Агаджанян А.К. 2009. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. М.: Наука. Т.289. 676 с.
- Адамович В.Л. 1980. Использование ландшафтной карты для пространственной дифференциации внутривидовых группировок мышевидных грызунов // Экология. № 5. С.48–55.
- Айрапетьянц А.Э. 1970. Лесная мышовка *Sicista betulina* // Звери Ленинградской области. Л.: ЛГУ. С.130–133.
- Акимов В.А., Воронов Г.А., Карзенкова А.В., Садовникова Е.Н., Стенно С.П. 1993. Особенности распространения и биотопической приуроченности обыкновенной бурозубки (*S. araneus*) в Камском Приуралье // Матер. VI совещ. “Вид и его продуктивность в ареале”. СПб.: Гидрометеиздат. С.34–35.
- Акимов В.А., Воронов Г.А., Сергеева О.С., Стенно С.П., Бузмаков С.А. 1990. К экологии лесной мышовки в западном Предуралье и изменению границ ее ареала // Природн. ресурсы Западно-Уральского Нечерноземья, их рациональное использование и охрана. Пермь. С.126–142.
- Александров Д.Ю. 2008. Распространение спор микроскопических грибов на шерсти мелких млекопитающих. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: Ин-т экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 26 с.
- Алисов Б.П. 1956. Климат СССР. М.: МГУ. 128 с.
- Андерсон Т. 1976. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир. 756 с.
- Анисимов О.А., Лобанов В.А., Ренева С.А. 2007. Анализ изменений температуры воздуха на территории России и эмпирический прогноз на первую четверть XXI века // Метеорол. и гидрол. № 10. С.20–30.
- Ануфриев В.М., Пыстин А.Н. 1992. Проблемы применения однолетних учетов мелких млекопитающих в условиях Европейского Севера в прикладных исследованиях // II Межд. школа-семинар “Экол. проблемы Европейского Севера” (1–6 сент. 1992 г.). Архангельск. С.125–127.
- Ануфриев В.М., Пыстин А.Н. 1994. О динамике численности и территориальном распределении лесных полевок // Биогеоэкологические исследования таежных лесов (Ляльский лесозоологический стационар). Сыктывкар. С.152–165. (Тр. Коми научн. центра УрО РАН. № 133).
- Арманд Д.Л. 1975. Наука о ландшафте (Основы теории и логико-математические методы). М.: Мысль. 287 с.
- Атлас Коми АССР. 1964. М.: ГУГК. 112 с.
- Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. 1997. М.: Дрофа; ДиК. 116 с.
- Атлас Республики Коми. 2011. М.: Феория. 448 с.
- Бабина С.Г. 2009. Иерархическая и пространственно-биотопическая структура населения мелких млекопитающих заповедника “Кузнецкий Алатау” // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. Т.18. № 4. С.100–105.

- Байtimiрова Е.А., Мамина В.П., Жигальский О.А. 2010. Размножение европейской рыжей полевки (*Myodes glareolus*: Rodentia) в условиях естественных геохимических аномалий // Журн. общ. биол. Т.71. № 2. С.176–186.
- Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ивантер Э.В. 2004. К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала // Поволжск. экол. журн. № 2. С.111–122.
- Балахонов В.С. 1981. Мелкие млекопитающие в высотных поясах Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зонах Северного Приобья и Южного Ямала // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 3–18.
- Балахонов В.С. 1984. К динамике численности красной полевки Полярного Урала // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. 4-го Всесоюз. совещ. 3–7 апр. 1984 г. Ч.1. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Свердловск. С.5–6.
- Балахонов В.С., Большаков В.Н. 1983. Размещение мелких млекопитающих по высотным поясам Полярного Урала и аналогичным ландшафтным зонам // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск. С.5–7.
- Балаханов В.С., Лобанова Н.А. 1986. Лесная мышовка в антропогенных биотопах Полярного Урала // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Информ. матер. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск. С.5.
- Балаханов В.С., Лобанова Н.А. 1990. Темная полевка на Полярном Урале // Млекопитающие в экосистемах. Свердловск: УрО АН СССР. С.4.
- Балибасов В.П. 1984. Размножение и численность сибирской красной полевки на Среднем Тимане // Животные — компоненты экосистем Европейского Севера. Сыктывкар. С.150–154.
- Балибасов В.П., Ермаков А.А. 1989. Распространение, численность и биотопическое распределение мелких грызунов в тундрах Европейского Северо-Востока СССР // Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных Европейского Северо-Востока СССР. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР. № 100). Сыктывкар. С.84–89.
- Барышников Г.Я., Барышникова О.Н. 2012. Переходные зоны горных стран в системе классификационных единиц ландшафтов // Изв. Алтайск. гос. ун-та. № 3–1(75). С.95–99.
- Башенина Н.В. 1947. Движение численности мелких грызунов за 1936–1943 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП. Вып.2. С.149–214.
- Башенина Н.В. 1951. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.56. Вып.2. С.4–13.
- Башенина Н.В. 1953. Об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. Т.32. Вып.4. С.730–743.
- Башенина Н.В. 1962. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: МГУ. 307 с.
- Башенина Н.В. 1964. О химической терморегуляции у мелких насекомоядных (Insectivora, Mammalia) // Науч. докл. высш. шк. Биол. н. № 4. С.43–47.
- Башенина Н.В. 1968. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. пед. ин-та. Т.52. С.3–44.
- Башенина Н.В. 1972. Основные пути адаптации мышевидных грызунов. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Свердловск. 57 с.
- Башенина Н.В. 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 354 с.
- Бердюгин К.И. 1979. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск. С.4–5.
- Бердюгин К.И. 1982. Об ареале и биотопическом распределении красно-серой полевки в СССР // Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М. Т.1. С.95–96.
- Бердюгин К.И. 1983. Некоторые методические аспекты изучения степени оседлости и миграционной активности в популяциях грызунов // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.13–17.

- Бердюгин К.И. 1984. Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала // Популяц. экология и морфология млекопитающих. Свердловск. С.87–102.
- Бердюгин К.И. 1992. Фауна грызунов Приполярного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Сб. науч. тр. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение. С.79–89.
- Бердюгин К.И. 1996. Грызуны верхних поясов Уральских гор. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург. 14 с.
- Бердюгин К.И. 1997. Экология грызунов Уральских гор // Экология млекопитающих горных территорий: популяционные аспекты. Матер. Всерос. совещ. Нальчик: Издат. центр "Эль-Фа". С.141–143.
- Бердюгин К.И. 1999. Сообщества грызунов в горах Северного Урала // Экология. № 2. С.138–144.
- Бердюгин К.И. 2000. К проблеме влияния антропогенных факторов на млекопитающих Приполярного Урала // Экология. № 5. С.393–395.
- Бердюгин К.И. 2011. Сообщества грызунов Висимского заповедника и прилегающих территорий во второй половине XX века // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала. Матер. научн.-практ. конф., посвящ. 40-летию Висимского гос. природн. биосферн. запов. и 10-летию присвоения ему статуса биосферного (Нижний Тагил, 2–4 дек. 2011 г.). Екатеринбург: ООО "УИПЦ". С.39–64.
- Бердюгин К.И., Большаков В.Н., Балахонов В.С., Павлинин В.В., Пасхальный С.П., Штро В.Г. 2007. Млекопитающие Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. 384 с.
- Бердюгин К.И., Дороватовский С.А. 1979. Вертикальное распределение грызунов в горах Северного Урала // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск. С.4–5.
- Бердюгин К.И., Кузнецова И.А., Сысоев В.А. 2003. Современное состояние населения грызунов заповедника "Денежкин Камень" // Тр. гос. запов. "Денежкин Камень". Вып. 2. Екатеринбург: Изд-во "Академкнига". С.163–179.
- Бернштейн А.Д., Апекина Н.С., Копылова Л.Ф., Мясников Ю.А., Гавриловская И.Н. 1987. Сравнительная эколого-эпизоологическая характеристика лесных полевков (*Clethrionomys*) Среднего Предуралья // Зоол. журн. Т.66. Вып.9. С.1397–1407.
- Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Апекина Н.С. 1995. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. Т.74. № 7. С.119–127.
- Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Апекина Н.С., Останина М.Г. 2001. Роль подснежного размножения в популяционной динамике рыжей полевки // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во научн. изданий КМК. С.57.
- Бернштейн А.Д., Хворенков А.В., Коротков Ю.С. 2003. Тренды численности лесных грызунов среднего Предуралья за последние десятилетия // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М. С.44–45.
- Биологический энциклопедический словарь. 1986. / М.С. Гиляров (гл. ред.). М.: Сов. энциклопедия. 831 с.
- Благосклонов К.Н. 1948. К биологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.53. Вып.3. С.27–30.
- Блоцкая Е.С., Гайдук В.Е. 2012. Ритмы динамики численности микромаммалий // Биологические ритмы. Матер. межд. науч.-практ. конф. Брест: Изд-во БрГУ. С.31–35.
- Бобрецов А.В. 1992а. Видовой состав, распространение и численность землероек на западном макросклоне Северного Урала // Тез. докл. I всесоюзн. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. С.12–14.
- Бобрецов А.В. 1992б. Экология обыкновенной бурозубки в верхнепечорской тайге // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. С.7–9.

- Бобрецов А.В. 1992в. Вспышка численности лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) в верхнепечорской тайге // Экология. № 6. С.74–76.
- Бобрецов А.В. 1996. Равнозубая бурозубка в фауне Северного Урала // Проблемы заповедного дела. Тез. докл. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. С.139–141.
- Бобрецов А.В. 2000а. Типы динамики популяций у лесного лемминга // Состояние и динамики природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Печоро-Илычского гос. природ. запов. Сыктывкар. С.24–26.
- Бобрецов А.В. 2000б. Динамика численности мелких млекопитающих // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар. С.69–90.
- Бобрецов А.В. 2001. Особенности воспроизводства популяции красной полевки на Северном Урале // Исследования эталонных природных комплексов Урала (Матер. научн. конф., посвящ. 30-летию Висимского запов.). Екатеринбург. С.249–251.
- Бобрецов А.В. 2002. Динамика популяций многовидовых сообществ мелких млекопитающих Северного Предуралья // Заповедное дело. Науч.-методич. зап. Комиссии по сохранению биоразнообразия. М. Вып.10. С.34–50.
- Бобрецов А.В. 2003. Водяная полевка *Arvicola terrestris* на Северном Урале // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. совещ. М. С.49–50.
- Бобрецов А.В. 2004. Экология красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в градиенте равнинных и горных ландшафтов // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар. Ч.1. С.23–24.
- Бобрецов А.В. 2008. Особенности экологии лесной мышовки (*Sicista betulina*) Печоро-Илычского заповедника // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Матер. межд. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Пенза: ПГПУ им. В.Г. Белинского. Ч.2. С.184–186.
- Бобрецов А.В. 2009. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн. Т.88. № 9. С.1115–1126.
- Бобрецов А.В. 2011. Региональные особенности численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Европейском Севере // Современ. проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: Матер. III Межд. науч. конф. Воронеж: Издат.-полиграф. центр Воронежск. гос. ун-та. С.38–44.
- Бобрецов А.В. 2013. О зимнем размножении лесных полевок // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии: Матер. межд. науч. конф., посвящ. 135-летию Томск. гос. ун-та, 125-летию кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоол. музея и 20-летию научн.-исслед. лаборатории биоиндикации и экол. мониторинга ТГУ. Томск: Изд. дом Томск. гос. ун-та. С.21.
- Бобрецов А.В., Ануфриев В.М., Братцев А.А., Нейфельд Н.Д., Теплов В.Н., Теплова В.Н., Тертица Т.К. 2001. Изменение климата Северо-Востока европейской части России и его влияние на биоту Северного Предуралья // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Рус. ун-т. С.49–55.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2002. Динамика популяций лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) на Европейском Севере // Экология. № 3. С.220–227.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2006а. Особенности динамики численности мелких млекопитающих на европейском Севере // Популяционная экология животных: Матер. межд. конф. “Проблемы популяционной экологии животных”. Томск: ТГУ. С.78.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2006б. Структурные перестройки в сообществах мелких млекопитающих (Micromammalia) на Европейском Севере и Северном Урале // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала. Сб. матер. научн.-практ. конф., посвящ. 75-летию Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. С.9–16.

- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2007а. Морфотипическая изменчивость промежуточных зубов у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Европейском Севере // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.47.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2007б. Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Европейском Севере России // Биология насекомоядных млекопитающих: Матер. III Всерос. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: Изд-во "ЦЭРИС". С.19–21.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2008. Морфотипическая изменчивость зубов равнинных и горных популяций темной полевки (*Microtus agrestis*) // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X Всерос. популяц. семинара. Ижевск: КнигоГрад. С.87–90.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. 2010. О находке полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffi*) в Печоро-Илычском заповеднике // Тр. Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.18–21.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А. 2012. Находки полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffi*) на Северном Урале // Зоол. журн. Т.91. № 2. С.252–256.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Купцов А.В., Лукьянова Л.Е., Щипанов Н.А. 2005. Методы учета мелких млекопитающих в заповедниках // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Окск. гос. природн. биосферн. запов.). Рязань. С.586–592. (Тр. Окск. гос. природн. биосферн. запов.; Вып.24).
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Лукьянова Л.Е. 2007. Особенности демографической структуры популяций обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в разных ландшафтных условиях // Тр. Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. Вып.15. С.126–134.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Петров А.Н., Демидова Т.Б., Щипанов Н.А. 2008. Европейская лесная форма тундряной бурозубки (*Sorex tundrensis*) // Зоол. журн. Т.87. № 7. С.841–849.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Щипанов Н.А. 2009. Морфологическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на Северо-Востоке европейской части России в связи с кариотипом и географическими факторами // Пробл. изучения и охраны животного мира на Севере: Матер. докл. Всерос. научн. конф. с межд. участием. Сыктывкар. С.123–125.
- Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Порошин Е.А. 2003. Роль погодных условий в динамике численности землероек-бурозубок Северного Урала // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. совещ. М. С.50.
- Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Порошин Е.А. 2005. Население мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. Вып.14. С.169–182.
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. 2004. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во. 464 с.
- Бобрецов А.В., Петров А.Н., Лукьянова Л.Е., Быховец Н.М. 2015а. Вспышка численности рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в предгорьях Северного Урала // Тр. Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. Вып.17. С.33–40.
- Бобрецов А.В., Петров А.Н., Лукьянова Л.Е., Быховец Н.М. 2015б. Структурные перестройки в населении полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) предгорий Северного Урала // Зоол. журн. Т.94. № 6. С.731–738.
- Бобрецов А.В., Симакин Л.В. 2013. Структура населения мелких млекопитающих западного и восточного макросклонов Северного Урала // Матер. II Всерос. конф. "Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере". Сыктывкар. С.16–18.
- Бобрецов А.В., Симакин Л.В. 2015. Особенности структуры населения мелких млекопитающих разных макросклонов Северного Урала // Экология. № 5. С.381–386.
- Бобрецов А.В., Теплова В.П. 2000. Природные условия Печоро-Илычского заповедника // Закономерности полувекковой динамики биоты девственной тайги северного Предуралья. Сыктывкар. С.6–21.

- Бовкунов А.Д., Семиколенных А.А., Алейников А.А., Ухтомский В.Г. 2010. Основные типы почв темнохвойных лесов нижнего участка бассейна реки Большая Порожня // Тр. Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.22–30.
- Богданов И.И. 1966. О возможности учета численности землероек с помощью ловушко-линий в лесостепи Западной Сибири // Вопр. зоологии. Томск. С.171–172.
- Бойко Н.С. 1986. К экологии лесных леммингов *Myopus schisticolor* Lillj. на юге Мурманской области // Природа и хозяйство Севера. Мурманск. № 14. С.43–47.
- Большаков В.Н. 1966. Некоторые особенности биологии размножения красно-серой полевки Южного Урала по наблюдениям в природных и экспериментальных условиях // Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск. С.61–66. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып.51).
- Большаков В.Н. 1967. Структура и динамика популяции красно-серой полевки в каменистых россыпях хребтов Южного Урала // Структура и функционально-биоценотическая роль животного населения суши. М. С.119–121.
- Большаков В.Н. 1968. Количественные соотношения различных видов грызунов и насекомых в высотных поясах гор Южного и Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск. С.24–25.
- Большаков В.Н. 1969. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Вопр. эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск. С.28–36.
- Большаков В.Н. 1971. Об ареале красно-серой полевки на Урале // Матер. отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск. С.27–28.
- Большаков В.Н. 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Большаков В.Н. 1975. О распространении и систематическом статусе красно-серой полевки Южного и Среднего Урала // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск. С.151–153.
- Большаков В.Н. 1982. Лесной лемминг на территории СССР // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М. Т.1. С.161–162.
- Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. 2000. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 240 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. 1996. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 268 с.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. 1984. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука. 233 с.
- Боровиков В.П., Боровиков И.Д. 1977. STATISTICA — статистический анализ и обработка данных в среде WINDOWS. М.: Филинь. 608 с.
- Бородин Л.П. 1966. Сравнительная эффективность разных методов лова мелких млекопитающих // Тр. Мордовск. гос. запов. Саранск. Вып.3. С.186–202.
- Борякова Е.Е., Мельник С.А., Сизова О.Н. 2010. Растительный покров и распределение мелких млекопитающих в условиях Нижегородского Предволжья // Вестн. ННГУ им. Н.И. Лобачевского. № 2(2). С.376–382.
- Боч М.С., Оленская Н.М. 1984. Болота Якшинского участка // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука. С.65–86.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А., Николаев И.Г., Охотина М.В., Юдин В.Г., Братенков П.В. 1984. Млекопитающие Зейского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 142 с.
- Буйдалина Ф.Р. 1986а. К размножению обыкновенной бурозубки средне-таежного Зауралья // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М. Т.1. С.170–171.
- Буйдалина Ф.Р. 1986б. Динамика численности мышевидных грызунов (Muridae) среднего Зауралья // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С.192–195.

- Буйдалина Ф.Р. 1987. Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) в тайге Сосьвинского Приобья // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука. С.41–43
- Буйдалина Ф.Р. 1988а. Сравнительная экология лесных полевок среднетаежного Зауралья // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск: УрО АН СССР. Т.2. С.13–14.
- Буйдалина Ф.Р. 1988б. Красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pallas) средней тайги Зауралья // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С.189–200.
- Буйдалина Ф.Р. 1990. Размножение красно-серой полевки в тайге Сосьвинского Приобья // Млекопитающие в экосистемах. Свердловск: УрО АН СССР. С.6–7.
- Буйдалина Ф.Р. 1992. Средняя и обыкновенная бурозубки Сосьвинского Приобья // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. С.14–16.
- Буйдалина Ф.Р., Леонтьева И.Б. 1986. К изучению питания и характера суточной активности лесного лемминга // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М. Т.1. С.266.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е. 1983. Влияние млекопитающих-фитофагов на скорость минерализации подстилки в лесных биогеоценозах степной зоны Украины // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука. С.31–32.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е. 1997. Роль экскреторной деятельности млекопитающих в развитии микрофлоры почв пойменных дубрав Присамарья // Вопр. степного лесоведения и лесной рекультивации земель. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровск. ун-та. С.126–134.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е., Буза Л.И. 1998. Метаболический опад млекопитающих как системный фактор регуляции круговорота веществ в степных лесах // Регуляция в живых системах: Сб. науч. тр. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровск. ун-та. Вып.4. С.19–25.
- Бухарева О.А. 2014. Экологические функции норных систем мелких млекопитающих в разных природных зонах Европейской территории России. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 24 с.
- Буяльска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д. 1995. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. № 1. С.35–45.
- Быков А.В. 2005. Норная сеть мелких млекопитающих как биогеоценогическая составляющая почвенного яруса лесных экосистем. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Успенское. 54 с.
- Варсанофьева В.А. 1932. Геоморфологические наблюдения на Северном Урале // Изв. Геогр. о-ва. Т.64. Вып.2–3. С.105–171.
- Варсанофьева В.А. 1940. Геологическое строение территории Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчск. запов. М. Вып.1. С.5–214.
- Василевич В.И., Бибикина Т.В. 1980. Растительные ассоциации якушинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л. С.32–61.
- Васильев Е.В. 2009. Условия возникновения и краткосрочный прогноз сильных шквалов на Европейской территории России. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 25 с.
- Веремеев В.Н. 2005. Экологическая модель изучения комплексов почвенной мезофауны лесных экосистем в условиях недостатка влаги // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. Т.2. № 13. С.38–43.
- Видина А.А. 1970. О диагностических признаках ландшафта и его морфологических частей // Ландшафтный сборник. М.: Изд-во МГУ. С.160–181.
- Викторов А.С. 1986. Рисунок ландшафта. М.: Мысль. 179 с.
- Викторов Л.В. 1964. Результаты количественного учёта землероек в Калининской области // Уч. зап. Калининск. пед. ин-та. Т.31. С.74–99.
- Викторов Л.В. 1994. Определение возраста обыкновенной бурозубки // Фауна и экология животных Верхневолжья. Тверь. С.70–88.
- Виноградов Б.С. 1934. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов: (Исторический обзор массовых размножений). Л.: Наркозем. 62 с.

- Виноградов В.В. 2008. Численность и распространение доминирующих видов землероек-бурозубок (рода *Sorex*) на территории хребта Кузнецкий Алатау // Сиб. экол. журн. Т.15. № 5. С.799–802.
- Виноградов В.В. 2010. Сравнительная характеристика сообществ мелких млекопитающих горных лесов юга Средней Сибири // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 3(11). С.47–59.
- Виноградов В.В. 2011а. Структурная организация сообществ землероек (Soricidae) горных лесов южной части Средней Сибири // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 3(15). С.98–110.
- Виноградов В.В. 2011б. Пространственно-временная организация сообществ мелких млекопитающих приенисейской части Алтае-Саянской горной страны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Новосибирск. 44 с.
- Виноградов В.В. 2012. Многолетняя динамика и структура сообществ землероек (Soricidae) горной тайги Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. № 1. С.131–139.
- Виноградов В.В., Кельбешев Б.К. 2009. Структурно-временная организация сообщества грызунов среднегорной темнохвойной тайги Восточного Саяна (на примере заповедника “Столбы”) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 4(8). С.5–14.
- Виноградов В.В., Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А. 2011. Экологическая оценка сообществ мышевидных грызунов лесного пояса гор юга Средней Сибири // Экология. № 3. С.197–204.
- Вишняков С.В. 1957. Материалы по экологии водяной крысы центральных областей РСФСР // Матер. по грызунам. М. Вып.5. С.77–108.
- Власов А.А., Пузаченко А.Ю. 2000. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) в лесостепных биотопах // Степи Северной Евразии: Стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке. Матер. межд. симп. Оренбург. С.105–107.
- Водяная полевка: Образ вида. 2001. / П.А. Пантелеев (ред.). М.: Наука. 527 с.
- Волков А.Д. 1996. Классификация географических ландшафтов, местностей и урочищ запада северной и средней тайги европейской части России. Препринт докл. Петрозаводск. 15 с.
- Волков А.Д. 2005. Современные представления о географических ландшафтах. Классификация географических ландшафтов и субландшафтных единиц // Биоресурсный потенциал географических ландшафтов северо-запада таежной зоны России (на примере Республики Карелии). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С.21–32.
- Волков В.А. 1970. Роль белки, мышевидных грызунов и землероек как потребителей семян ели в биогеоценозах темнохвойной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. С.143–149.
- Волков В.И., Кацко В.И., Долгих А.М., Зарубина В.Н. 1979. Лемминг лесной (*Myopus schisticolor* Lill.) (Mammalia, Rodentia) хребта Мяо-чан и его эктопаразиты // Вестн. зоол. № 2. С.63–65.
- Волков С.В., Шариков А.В., Басова В.Б., Гринченко О.С. 2009. Влияние обилия мелких млекопитающих на выбор местообитаний и динамику численности ушастой (*Asio otus*) и болотной (*Asio flammeus*) сов // Зоол. журн. Т.88. № 10. С.1248–1257.
- Вольперт Я.Л. 1986. Размножение бурозубок (род *Sorex*) Северо-Восточной Якутии // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С.209–218.
- Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г. 1990. Экология лесного лемминга на северо-востоке Якутии // Экология. № 4. С.42–50.
- Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г. 2002. Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука. 246 с.
- Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа. 384 с.
- Воронов Г.А. 1993. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения). Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. 223 с.
- Воронов Г.А., Акимов В.А., Стенно С.П., Сергеева О.С. 1984. Биотопические различия биопродуктивности обыкновенной и рыжей полевок в Камском Приуралье // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. IV Всесоюз. совещ. Ч.I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Свердловск. С.17–18.

- Воронцов Н.Н. 1961. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевков (*Clethrionomys Tilesius*) европейского северо-востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.29. С.101–136.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. М.: Наука. Кн.1. 479 с.; Кн.2. 575 с.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. М.: Росгидромет. 58 с.
- Габитова А.Л. 1988. Фауна грызунов Южно-Уральского заповедника // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск. Т.1. С.91–92.
- Гайдук В.Е., Блоцкая Е.С. 1987. Экология обыкновенной буроzubки Беловежской пуши // Заповедники Белоруссии. Минск: “Ураджай”. Вып.11. С.111–120.
- Галушин В.М. 1982. Роль хищных птиц в экосистемах // Роль птиц в экосистемах. ВИНТИ. Зоол. позвоночных. М. Т.11. С.158–238.
- Гашев Н.С. 1977. Размножение, рост и развитие пашенных полевков в Ильменском заповеднике // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.82. Вып.1. С.29–40.
- Гашев С.Н., Сазонова Н.А., Селюков А.Г., Хританько О.А., Шаповалов С.И. 2005. Методика комплексной оценки состояния сообществ и популяций доминирующих видов или видов-индикаторов мелких млекопитающих, амфибий и рыб. Тюмень: ТюмГУ. 94 с.
- Гвоздецкий Н.А. 1972. Ландшафтная карта и схема физико-географического районирования Закавказья // Ландшафтное картографирование и физико-географическое районирование горных областей. М.: Изд-во МГУ. С.97–119.
- Гвоздецкий Н.А. 1979. Основные проблемы физической географии. М.: Высшая школа. 222 с.
- Гвоздецкий Н.А. 1985. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 320 с.
- Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н. 1987. Горы. М.: Мысль. 399 с.
- Геренчук К.И. 1963. О принципах разграничения горных ландшафтов // Вестн. МГУ. Сер.5. География. № 2. С.23–27.
- Гилева Э.А., Федоров В.Б. 1990. О соотношении полов и инбридинг у лесного лемминга *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884 // Докл. АН СССР. Т.310. № 5. С.1272–1275.
- Глазов М.В. 2004. Роль животных в экосистемах еловых лесов. М.: “Пасьва”. 240 с.
- Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. 1982. Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ. 263 с.
- Голикова В.Л., Ларина Н.И. 1966. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Матер. по грызунам. М.: МГУ. Вып.8. С.28–43.
- Горчаковский П.Л. 1966. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск. 270 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН. Вып.48).
- Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука. 280 с.
- Гофаров М.Ю., Болотов И.Н., Кутинов Ю.Г. 2006. Ландшафты Беломорско-Кулойского плато: тектоника, подстилающие породы, рельеф и растительный покров. Екатеринбург: УрО РАН. 160 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. 1977. Полевки (Microtinae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т.3. Вып.8. Л.: Наука. 504 с.
- Громцев А.Н. 2008. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: Карельск. науч. центр. 238 с.
- Груза Г.В., Ранькова Э.Я. 2009. Оценка изменений климата на территории Российской Федерации // Метеорол. и гидрол. № 11. С.15–29.
- Губарь Ю.П. 1970. О связи половой структуры популяции красной полевки с условиями существования // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С. 67–69.
- Губарь Ю.П. 1974. Стации красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) Онежского полуострова // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С.174–189.

- Губарь Ю.П. 1976. Численность лесных полевков и некоторые стороны их взаимоотношений // Фауна и экология животных. Сб. тр. М. Ч.2. С.60–103.
- Губарь Ю.П., Колоскова Н.И. 1978. Биотопический преферендум млекопитающих как отражение истории фауны // II съезд Всерос. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука. С.101–102.
- Губарь Ю.П., Колоскова Н.И., Компанцева Е.И. 1976. Материалы к экологии лесных полевков бассейна реки Сотки // Фауна и экология животных. Сб. тр. М. Ч.2. С.140–163.
- Гурев А.А. 1971. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.: Наука. 256 с.
- Давидович В.Ф., Игонина И.Л. 1957. К экологии водяной полевки в пойме р. Волги в Саратовской области // Грызуны и борьба с ними. Саратов. Вып.5. С.175–189.
- Давыдов В.А. 1978. Роль мышевидных грызунов в луговых биоценозах (на примере *Microtus agrestis*) // Биогеоэкологические исследования на Южном Урале. Вып.108. С.77–85.
- Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжковский Ф.В., Малафеев Ю.М. 1983. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука. 160 с.
- Давыдова Ю.А. 2007. Микроструктура семенников рыжей полевки в условиях хронического химического загрязнения среды. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург. 24 с.
- Данилов А.Н., Балахонов В.С., Лобанова Н.А., Чибиряк М.В., Данилова М.Н. 2011. Изучение динамики численности мелких млекопитающих на Полярном Урале // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во научн. изданий КМК. С.135.
- Дегтева С.В. 1997. Растительность ключевого участка в верховьях р. Печоры // Флора и растительность Печоро-Илычск. биосферн. запов. Екатеринбург. С.96–176.
- Дегтева С.В. 2008. Сообщества травянистых растений Печоро-Илычского заповедника // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. Петрозаводск. Ч.5. С.77–80.
- Дегтева С.В., Дубровский Ю.А. 2014. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб.: Наука. 291 с.
- Дегтева С.В., Непомилуева Н.И. 1997. Растительность предгорной ландшафтной зоны в бассейне среднего течения р. Илыч // Флора и растительность Печоро-Илычск. биосферн. запов. Екатеринбург. С.39–96.
- Дидорчук М.В. 1999. К экологии лесной мышовки *Sicista betulina* в Окском заповеднике // VI съезд Териол. о-ва. Тез. докл. М. С.77.
- Дидорчук М.В. 2010. Экология землероек рязанской Мещеры. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Воронеж. 24 с.
- Дидорчук М.В., Панченко И.М., Антонюк Э.В. 2005. Многолетние изменения видового состава и численности амфибий и мелких млекопитающих на модельном участке надпойменной террасы реки Пры // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России. Рязань. С.135–154. (Тр. Окск. гос. природ. биосф. запов. Вып.24).
- Динесман Л.Г. 1955. Опыт фонового прогноза численности мышевидных грызунов в южной половине европейской части СССР // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т.25. С.292–342.
- Дмитриева Н.Г. 1989. Изменчивость величины выводка горных популяций красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и красно-серой (*Cl. rufocanus* Sundev.) полевков // Биопродуктивность и биоэкологические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С.122–132.
- Добринский Л.Н., Кряжковский Ф.В., Малафеев Ю.М. 1988. Зависимость динамики населения лесных полевков от кормообеспеченности (результаты полевых экспериментов) // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск. Т.2. С.80–81.
- Докучаев Н.Е. 1979. Особенности размножения и структуры популяций средней *Sorex caecutiens* Laxmann и крупнозубой *S. daphaenodon* Thomas бурозубок на северо-востоке Сибири // Экология полевков и землероек на северо-востоке Сибири. Владивосток. С.86–102.

- Докучаев Н.Е. 1980. Реакция землероек-бурозубок на приманку и ее связь с содержанием бурого жира // Экология. № 1. С.102–105.
- Докучаев Н.Е. 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука. 160 с.
- Докучаев Н.Е. 1994. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) Чукотки // Зоол. журн. Т.73. Вып.9. С.114–123.
- Докучаев Н.Е. 1998. Бурозубки Северо-Восточной Азии и сопредельных территорий (биология, систематика, четвертичная история). Дис. в виде научн. докл. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Владивосток. 63 с.
- Долгин М.М., Колесникова А.А., Конакова Т.Н. 2012. Динамика численности почвенной мезофауны в среднетаежных лесах Республики Коми // Вестн. Северн. (Арктического) федер. ун-та. Серия: Естеств. науки. № 4. С.61–68.
- Долгов В.А. 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ. 221 с.
- Долгов В.А., Чабовский В.Н., Шилова С.А., Эфрон К.М. 1968. Некоторые вопросы экологии бурозубок (*Mammalia, Sorex*) и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.73. Вып.6. С.17–28.
- Долговых С.В. 2006. Анализ размещения населения мелких млекопитающих в Северо-Восточной, Северной, Центральной и Юго-Восточной провинциях Алтая. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. 188 с.
- Дорогой И.В. 1980. О роли хищников в диамике численности леммингов // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.46–49.
- Дорогой И.В. 1981. О воздействии птиц-миофагов на половую и возрастную структуры популяций тундровых леммингов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.86. Вып.6. С.30–33.
- Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И. 2000. Многомерные статистические методы. М.: Финансы и статистика. 352 с.
- Дубровский Ю.А. 2007. Видовое разнообразие и структура растительного покрова в высотном градиенте в пределах западного макросклона Северного Урала // Сиб. бот. вестник: электр. журн. Т.2. Вып.2. С.3–8.
- Дубровский В.Ю., Вабищевич А.П., Нагайлик М.М. 2003. Роль долин малых рек в формировании структуры населения мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) в горах Северного Урала // Тр. гос. запов. "Денежкин Камень". Екатеринбург: Изд-во "Академкнига". Вып.2. С.70–78.
- Дуванова И.А. 2009. Экология мелких млекопитающих известнякового севера Среднерусской возвышенности. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Воронеж. 22 с.
- Дунаева Т.Н. 1948. Сравнительный обзор экологии тундровых видов полевок полуострова Ямала // Экология наземных позвоночных полуострова Ямала. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.78–143. (Тр. Ин-та географии. Вып.41).
- Дунаева Т.Н. 1955. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.60. Вып.6. С.27–43.
- Дупал Т.А. 1995. Изменения половой и возрастной структуры популяции полевки-экономки в процессе динамики численности // Экология популяций: структура и динамика. М. Ч.1. С.241–244.
- Европейская рыжая полевка. 1981. М.: Наука. 352 с.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П. 1994. Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сиб. экол. журн. № 4. С.331–346.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Назарова Г.Г. 1991. Реализация репродуктивного потенциала и стресс в цикле численности водяных полевок, экология популяций // Экология популяций. М.: Наука. С.213–229.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Музыка В.Ю. 2008. Физическое состояние и репродуктивные характеристики самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Экология. № 6. С.436–440.

- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. 1997. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. Т.33. № 8. С.1133–1143.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. 1999. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение 1. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстяного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сиб. экол. журн. № 1. С.59–68.
- Елистратова Т.М. 2003. Особенности размножения красной полевки в подзоне северной тайги Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М. С.121–122.
- Елистратова Т.М., Крутиков А.В. 2003. Половозрастная структура популяции красной полевки северной тайги Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М. С.122.
- Ельшин С.В. 1988. Эффективность отлова мелких млекопитающих давилками и конусами на разновозрастных вырубках // Вопр. динамики популяций млекопитающих. Информац. матер. Свердловск: УрО АН СССР. С.22–23.
- Ельшин С.В., Каратаев А.Б., Бахтин А.А. 1988. Абсолютный учет численности мелких млекопитающих на изолированных площадках в лесах и на вырубках // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.93. Вып.5. С.59–65.
- Емельянова Л.Е. 1988. Принципы и основные этапы создания карты населения мелких млекопитающих СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука. С.310–342. (Вопр. териологии).
- Емельянова Л.Г. 1994. О распространении и численности лесного лемминга в северо-восточной части ареала // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.99. Вып.5. С.37–43.
- Емельянова Л.Г., Кадетова А.А. 2012. Биотопический спектр красной полёвки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) в периферических частях ареала // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск. С.98.
- Ердаков Л.Н. 1981. Сезонная цикличность в популяциях грызунов поймы Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. С.146–154.
- Ердаков Л.Н., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Сергеев В.Е. 1978. Количественная оценка верности местообитанию // Экология. № 3. С.105–107.
- Ердаков Л.Н., Савичев В.В., Чернышева О.Н. 1990. Количественная оценка популяционной цикличности у животных // Журн. общ. биол. Т.51. № 5. С.661–668.
- Ермакова О.В. 1984. Сроки сохранения плацентарных пятен полевки-экономки // Радиация как экологический фактор при антропогенном загрязнении. Сыктывкар. С.78–83. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 67).
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К. 1983. О возможном прогнозировании циклических изменений численности млекопитающих // Журн. общ. биол. Т.44. № 3. С.343–352.
- Жигальский О.А. 1989. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Свердловск. 48 с.
- Жигальский О.А. 1994. Зональные и биотопические особенности влияний эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экология. № 3. С.50–60.
- Жигальский О.А. 2002. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т.81. № 9. С.1078–1106.
- Жигальский О.А. 2007. Пространственно-временные взаимоотношения трех симпатрических видов полевок (Mammalia: Rodentia) на Южном Урале // Журн. общ. биол. Т.68. № 6. С.468–478.
- Жигальский О.А. 2010. Изолирующие барьеры для симпатрических видов // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация). Матер. конф. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.38.

- Жигальский О.А. 2011а. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Изв. РАН. Серия биол. № 6. С.733–746.
- Жигальский О.А. 2011б. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus*: связь с репродуктивным процессом // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т.13. № 5. С.185–191.
- Жигальский О.А. 2012а. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоол. журн. Т.91. № 5. С.619–628.
- Жигальский О.А. 2012б. Сезонная динамика популяции рыжей полевки в Удмуртии // Вест. Удмуртск. ун-та. Биология. Науки о земле. Вып.4. С.64–70.
- Жигальский О.А. 2013а. Динамика популяций красно-серой полевки в Западном Саяне // География и природные ресурсы. № 2. С.1703–1714.
- Жигальский О.А. 2013б. Экологическое регулирование численности популяций мелких млекопитающих // Успехи соврем. естествозн. № 2. С.61–64.
- Жигальский О.А., Белан О.Р. 1995. Исследования миграционной активности популяций полевок Ирмельского горного массива // Экология. № 1. С.76–80.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. 1986. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Докл. АН СССР. Т.291. № 1. С.250–252.
- Жигальский О.А., Кшняев И.А. 2000. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. № 5. С.376–383.
- Заблоцкая Л.В. 1957. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника // Тр. Приокско-Террасн. запов. Т.1. С.170–241.
- Забоева И.В., Беляев С.В., Попов В.А., Кремер А.М., Казаков В.Г. 1972. Почвы Печоро-Ильчского государственного заповедника. Объяснительная записка к почвенной карте. Рукопись. Сыктывкар. 86 с.
- Завьялов Е.Л., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. 2012. Факторы стресса в локальной популяции водяных полевок // Журн. общ. биол. Т.73. № 1. С.59–69.
- Зайцев Г.Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.
- Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И. 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб. 391 с. (Определители по фауне России, издав. Зоол ин-том РАН. Вып.178).
- Зайченко О.А. 1984. Роль полевок в деструкционных процессах // Геогр. проблемы освоения Восточных районов СССР. Иркутск. С 45–47.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. 2009. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. № 15. С.3–26.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. 2011. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи соврем. биол. Т.131. № 5. С.435–439.
- Зенкова И.В. 2003. Динамика параметров мезофауны в природных подзолах Кольского полуострова // Кольский полуостров на пороге третьего тысячелетия: проблемы экологии. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С.107–118.
- Золотых А.С. 2013. Биотопическая дифференциация видов и структурная организация сообществ мелких млекопитающих (Insectivora, Rodentia) высотных поясов Западного Саяна. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Красноярск. 19 с.
- Иваницкая Е.Ю. 1985. Таксономический и цитогенетический анализ трансберингийских связей землероек-бурузубок (*Sorex*, Insectivora) и пищух (*Ochotona*, Lagomorpha). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 24 с.
- Иванов А.Н. 2006. Ландшафтное разнообразие и методы его измерения // Ландшафтоведение: теория, методы, региональные исследования, практика: Матер. XI Межд. ландшафтной конф. М.: МГУ. С.99–101.

- Ивантер Т.В. 1981. О биотопическом распределении землероек-бурозубок // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С.78–89.
- Ивантер Т.В., Ивантер Э.В., Терноушко Е.И. 1974. Биология размножения и структура популяций землероек (Soricidae) Карелии // Вопр. экологии животных. Петрозаводск. С.95–143.
- Ивантер Э.В. 1973. Методика определения возраста лесной мышовки, *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodoidae) // Зоол. журн. Т.52. № 2. С.255–257.
- Ивантер Э.В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В. 1976. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С.95–112.
- Ивантер Э.В. 1978а. Возрастная структура популяций грызунов и ее адаптивное значение (на примере рыжей полевки Карелии) // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С.93–119.
- Ивантер Э.В. 1978б. Половая структура популяций мелких млекопитающих и ее роль в процессах регуляции численности // II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука. С.132–133.
- Ивантер Э.В. 1980. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.55–60.
- Ивантер Э.В. 2005. Популяционные факторы динамики рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Биогеография Карелии. Петрозаводск. С.48–63. (Тр. Карельск. научн. центра РАН. Вып.7).
- Ивантер Э.В. 2008. К популяционной организации политипического вида (на примере рыжей полевки — *Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. № 1. С.39–60.
- Ивантер Э.В. 2012. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. Т.1. № 2. С.71–75. (Науч. электронный журн.).
- Ивантер Э.В. 2014. К изучению размножения и экологической структуры популяции темной полевки (*Microtus agrestis*) в Восточной Фенноскандии // Зоол. журн. Т.93. № 9. С.1140–1150.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А. 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. Т.79. № 8. С.976–989.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. 1983. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С.72–98.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. 1984а. Популяционная экология обыкновенной бурозубки (по наблюдениям в Северо-Восточном Приладожье) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.89. Вып.2. С.12–23.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. 1984б. К изучению размножения и динамики популяций обыкновенной бурозубки // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. 4-го Всесоюз. совещ. Ч.1. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Свердловск. С.27–28.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. 1986. К экологии темной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С.64–91.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. 1988а. К изучению равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turgov, 1924) // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С.88–112.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. 1988б. К экологии лесного лемминга у южных границ ареала // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск. Т.2. С.25–26.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука. 318 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 1998. Мелкие млекопитающие как индикаторы экологических нарушений // Пробл. экологической токсикологии. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. ун-та. С.83–91.

- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск. 304 с.
- Ивантер Э.В., Кухарева А.В. 2008. К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. Т.87. № 4. С.476–493.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ. 272 с.
- Ивантер Э.В., Якимова А.Е. 2010. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем европейского севера России. Петрозаводск. С.170–191.
- Ильчуков С.В. 2010а. Ландшафты Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН. 200 с.
- Ильчуков С.В. 2010б. Ландшафты Печоро-Ильчского биосферного заповедника // Тр. Печоро-Ильчск. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.68–83.
- Ипатов В.С. 2013. Вновь о понятии “фитоценоз” // Бот. журн. Т.98. № 4. С.481–486.
- Исаченко А.Г. 1963. Основные проблемы ландшафтоведения горных стран // Вопросы ландшафтоведения. Алма-Ата. С.6–13.
- Исаченко А.Г. 1965. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа. 328 с.
- Исаченко Г.А. 1976. Прикладное ландшафтоведение. Л.: Наука. Ч.1. 151 с.
- Исаченко А.Г. 1982. Система основных понятий современного ландшафтоведения // География и современность. Л.: Изд-во ЛГУ. С.162–174.
- Исаченко А.Г. 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа. 366 с.
- Истомин А.В. 2008. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков. 278 с.
- Истомин А.В. 2009а. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М. 50 с.
- Истомин А.В. 2009б. Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестн. Рос. гос. ун-та им. И. Канта. Вып.7. С.15–22.
- Калабухов Н.И. 1935. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов // Зоол. журн. Т.14. № 2. С.1222–1232.
- Калабухов Н.И. 1937. Основные закономерности динамики популяций млекопитающих и птиц // Успехи соврем. биол. Т.7. № 3. С.505–531.
- Калабухов Н.И. 1947. Динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т.25. Вып.6. С.923–931.
- Калабухов Н.И. 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков: Изд-во Харьковск. гос. ун-та. 267 с.
- Калесник С.В. 1947. Основы общего земледоведения. М.-Л.: Учпедгиз. 484 с.
- Калини А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Щипанов Н.А. 2008. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (*Insectivora, Soricidae*) // Зоол. журн. Т.87. № 2. С.218–225.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф. 2010. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса // Тр. Печоро-Ильчск. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.90–96.
- Карасева Е.В. 1971. Экологические особенности млекопитающих — носителей лептоспиры *Grippythphosa* и их роль в природных очагах лептоспироза // Фауна и экология грызунов. М. С.45–53.
- Карасева Е.В., Ильенко А.И. 1960. К изучению биологии и географического распространения землероек в Северном Казахстане // Тр. Ин-та зоологии КазССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. Т.13. С.93–99.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю. 1996. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. М.: Наука. 227 с.
- Каратаев А.Б., Ельшин С.В. 1990. Лесная мышовка в ельниках и на вырубках южной тайги Камского Приуралья // Млекопитающие в экосистемах. Свердловск: УрО АН СССР. С.25–26.

- Карзенкова А.В. 1998. Экология обыкновенной бурозубки в Уральском Прикамье. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Пермь. 16 с.
- Карпенко А.С. 1980. Камско-Печорско-Западноуральские темнохвойные леса // Растительность европейской части СССР. Л. С.96–98.
- Картбаева Г.Т., Исенов Х.А., Ержанов Н.Т. 2002. Общие закономерности динамики популяций хомячков // Актуальные проблемы экологии: Матер. межд. науч.- практ. конф. КарГУ. Караганда. С.75–77.
- Катаев Г.Д. 2007. К экологии землероек-бурозубок *Sorex* Кольского полуострова // Биология насекомоядных млекопитающих: Матер. III Всерос. науч. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: Изд-во “ЦЭРИС”. С.54–55.
- Катаев Г.Д., Бойко Н.С. 1995. Динамика численности лесных полевок (*Clethrionomys*) на Кольском Севере: экологический аспект // Экология популяций: структура динамика. М. Ч.2. С.560–575.
- Катаев Г.Д., Катаева Р.И. 1999. Лесной лемминг (*Myopus schisticolor*) в фауне Кольского полуострова // Пробл. охраны и изучения природной среды Русского Севера. Матер. науч.- практ. конф., посвящ. 25-летию запов. “Пинежский”. Архангельск. С.100–102.
- Катаев Г.Д., Поздняков С.А. 1996. Современная фауна мелких млекопитающих заповедных территорий в подзоне северной тайги на Северо-Западе России // Пробл. заповедного дела. 25 лет Висимскому запов. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. С.158–160.
- Каштальян А.П. 2003. О влияние погодно-климатических факторов на осеннюю динамику численности обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* в северной части Беларуси // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). М. С.155.
- Киселев С.В., Ямборко А.В. 2014. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы // Зоол. журн. Т.93. № 9. С.1106–1116.
- Кияшко В.В. 2009. Эколого-физиологические характеристики *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1884) из разных местообитаний правобережья Саратовской области. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Ульяновск. 22 с.
- Клевезаль Г.А. 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 285 с.
- Клевезаль Г.А. 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научн. изданий КМК. 283 с.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В., Крушинская Н.Л. 2005. Использование методов многомерного статистического анализа при определении возраста млекопитающих (на примере лесной мышовки, *Sicista betulina* и лесной куницы, *Martes martes*) // Зоол. журн. Т.84. Вып.11. С.1389–1401.
- Ковалевский Ю.В., Карпенко А.С., Катенина Г.Д. 1971. К методике крупномасштабного картографирования размещения и численности мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во Моск. ун-та. Вып.10. С.172–186.
- Коли Г. 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Колоскова Н.И. 1976. Фауна мелких млекопитающих бассейна реки Нижняя Тойма (Архангельская область) // Фауна и экология животных. М. Ч.2. С.104–122.
- Колоскова Н.И. 1981. Эколого-фаунистический анализ мелких млекопитающих восточноевропейской тундры // Фауна и экология наземных позвоночных животных. Сб. тр. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С.81–100.
- Колоскова Н.И. 1983. Численность мелких млекопитающих северо-востока европейской части СССР // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. М. С.154–158.
- Колоскова Н.И. 1984. О северной границе ареала лесной мышовки *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodidae) в европейской части СССР // Зоол. журн. Т.63. Вып.5. С.787–788.

- Колоскова Н.И., Губарь Ю.П. 1975. Прогноз изменений в населении *Micromammalia* под влиянием современной деятельности человека в Архангельской области // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев. С.115–116.
- Колчева Н.Е. 2005. Многолетняя и сезонная динамика популяционной структуры и численность мелких грызунов в южно-таежных сообществах Урала // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем. Матер. Всерос. конф. Иркутск: Изд-во Иркутск. гос. техн. ун-та. С.48–51.
- Конева И.В. 1983. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 216 с.
- Константинова Т.П. 1980. Почвы Якшинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука. С.101–141.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. 2006. СПб.: Наука. 337 с.
- Корнеев В.А. 1988. Сроки и интенсивность размножения рыжих полевков в Ветлужско-Вятском Заволжье // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск. Т.2. С.29–30.
- Корнеева Т.М., Быков А.В., Речан С.П. 1984. Наземные позвоночные низовьев реки Онеги. М.: Наука. 89 с.
- Королькова Г.Е. 1977. Мелкие млекопитающие северотаежных биогеоценозов // Основные типы биогеоценозов северной тайги. М.: Наука. С.260–269.
- Коросов А.В., Матросова Ю.М., Бугмырин С.В., Аниканова В.С., Беспятова Л.А. 2007. Гис-анализ факторов территориального размещения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в мозаичном ландшафте Южной Карелии // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Петрозаводск. Вып.11. С.70–84.
- Корчагин А.А. 1940. Растительность северной половины Печоро-Ыльчского заповедника // Тр. Печоро-Ыльчск. гос. запов. М. Вып.2. 416 с.
- Корчагин А.А. 1976. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука. Т.5. С.7–131.
- Кошкина Т.В. 1957. Сравнительная экология лесных полевков в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.5. С.3–65.
- Кошкина Т.В. 1965. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.70. Вып.1. С.5–19.
- Кошкина Т.В. 1966. О периодических изменениях численности полевков (на примере Кольского полуострова) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.71. Вып.3. С.14–26.
- Кошкина Т.В. 1967а. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.8. С.5–27.
- Кошкина Т.В. 1967б. Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.72. Вып.6. С.2–20.
- Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Коротков Ю.С. 1970. Сравнительный анализ четырех таежных популяций красной полевки на юге Кемеровской области // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С.43–46.
- Кошкина Т.В. 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.76. Вып.1. С.50–62.
- Кошкина Т.В. 1974. Популяционная регуляция численности грызунов. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Свердловск. 59 с.
- Кошкина Т.В. Коротков Ю.С. 1975. Регуляторные адаптации в популяции красной полевки в оптимальном ареале // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.12. С.5–61.
- Кошкина Т.В. 1980. Характеристика популяционных циклов мелких грызунов Субарктики (на примере полевков и леммингов Кольского полуострова) // Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.77–81.
- Кошкина Т.В., Халанский А.С. 1961. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции этого вида // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.66. Вып.2. С.3–14.

- Кравченко Л.Б. 1999. Динамика сообщества и популяционные особенности лесных полевков (*Clethrionomys*) поймы Средней Оби. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Томск. 22 с.
- Кравченко Л.Б., Завьялов Е.Л., Москвитина Н.С. 2011. Половое созревание и возрастная динамика кортикостерона у двух видов лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных условиях // Зоол. журн. Т.90. № 12. С.1522–1529.
- Кривошеев В.Г. 1964. Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности // Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии. М.: Наука. С.175–236.
- Кривошеев В.Г. 1981. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука. С. 61–82.
- Кривошеев В.Г. 1988. Проблемы териогеографии Северо-Восточной Азии // Общая и региональная териогеография. М.: Наука. С.33–74. (Вопр. териологии).
- Кривошеев В.Г., Попов М.В. 1968. Материалы по фауне и экологии мелких млекопитающих бассейна р. Яны // Матер. по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск. С.120–144.
- Крылова Л.П., Акулова Л.И., Долгин М.М. 2011. Дождевые черви (*Oligochaeta*, Lumbricidae) таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми пединститут. 104 с.
- Крышняков О.С., Малинин В.Н. 2010. К оценке трендов колебания осадков на Европейской территории России // Вестн. Рос. гос. ун-та им. И. Канта. Вып.1. С.64–69.
- Кряжмский Ф.В. 2005. Гомеостаз экологических систем популяционного ранга (модель и ее следствия) // Вестн. Нижегородск. ун-та. № 1. С.99–112.
- Кудряшов В.С., Кудряшова Л.М., Онуфрения М.В. 1983. Зависимость размножения рыжей полевки от погодных и кормовых условий зимы // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука. С.401–403.
- Кудряшова Л.М. 1971. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника в 1967/68 гг. // Экология. № 2. С.84–87.
- Кудряшова Л.М., Кудряшов В.С. 1988. Зависимость размножения рыжей полевки в пойменных дубравах от плотности ее населения, погодных и кормовых факторов // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С.163–189.
- Кулик И.А., Тупикова Н.В., Никитина Н.А., Карасева Е.В., Суворова Л.Г. 1968. Материалы по экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Исследования по фауне Советского Союза (Млекопитающие). Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М. Т.10. С.146–159.
- Кулик И.Л. 1968. К экологии водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в поймах северных рек // Зоол. журн. Т.47. Вып.6. С.954–958.
- Кулик И.Л. 1974. Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих (Mammalia) лесной части Северной Евразии // Териология. Новосибирск: Наука. Т.2. С.151–161.
- Кулик И.Л., Никитина Н.А. 1960. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.65. Вып.6. С.3–16.
- Куликова И.Л., Большаков В.Н. 1984. Мелкие млекопитающие техногенных территорий Урала // Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск: Изд-во УрГУ. С.3–19.
- Кулюкина Н.М. 2003. Питание беременных и лактирующих самок рыжей полевки // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М. С.187.
- Куприянова И.Ф. 1976а. К фауне мелких млекопитающих южной части Архангельской области // Фауна и экология животных. М. Ч.2. С.123–138.
- Куприянова И.Ф. 1976б. Численность и биотопические взаимоотношения бурозубок (*Insectivora*, Soricidae) в Архангельской области // Фауна и экология животных. М. Ч.2. С.170–184.
- Куприянова И.Ф. 1978а. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их численных взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М. С.114–130.

- Куприянова И.Ф. 1978б. Биология и межвидовые отношения мелких лесных млекопитающих средней тайги Европейского Севера СССР. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГПИ. 16 с.
- Куприянова И.Ф. 1978в. Популяционные механизмы регуляции численности обыкновенной бурозубки в Архангельской области // II съезд Всесоюз. териол. о-ва. М.: Наука. С.151.
- Куприянова И.Ф. 1980. Сравнительная экология лесных полевок средней тайги Архангельской области // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука. С.220–222.
- Куприянова И.Ф. 1984. Воспроизводство обыкновенной и средней бурозубок и его годовые особенности в средней тайге юга Архангельской области // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. IV Всесоюз. совещ. Свердловск. Ч.1. Млекопитающие. С.37–38.
- Куприянова И.Ф. 1987. Численность и структура населения мелких млекопитающих на вырубках и в лесах средней тайги европейской части СССР // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука. С.49–64.
- Куприянова И.Ф. 1990. Бурозубки в средней тайге бассейна р. Вычегды (Коми АССР) // Экология животных лесной зоны. М. С.97–111.
- Куприянова И.Ф. 2009а. Численность и демографические показатели обыкновенной бурозубки в таежной зоне Европейского Севера // Экология, эволюция и систематика животных: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с межд. участием. Рязань: НП “Голос губернии”. С.228–229.
- Куприянова И.Ф. 2009б. Особенности сообществ мелких млекопитающих северной европейской тайги // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: Матер. докл. Всерос. науч. конф. с межд. участием. Сыктывкар. С.65–68.
- Куприянова И.Ф. 2011. Структура и динамика мелких млекопитающих на участке северной тайги Европейского Предуралья // Соврем. пробл. зоологии позвоночных и паразитологии. Матер. III Межд. науч. конф. “Чтения памяти И.И. Барабаш-Никифорова”. Воронеж: Издат.-полиграф. центр Воронеж. гос. ун-та. С.180–186.
- Куприянова И.Ф. 2013. Бурозубки севера европейской части России // Пробл. изучения и охраны животного мира на Севере: Матер. докл. II Всерос. конф. с межд. участием. Сыктывкар. С.117–119.
- Куприянова И.Ф., Ануфриев В.М. 1992. Размещение бурозубок в естественных и антропогенных местообитаниях средней тайги Коми АССР // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. С.89–91.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. 2004. Особенности организации населения мелких млекопитающих на верхней и средней Печоре // Пробл. особо охраняемых природных территорий европейского Севера (к 10-летию нац. парка Югыд ва): Матер. науч.-практ. конф. Сыктывкар. С.83–84.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. 2006а. Редкие для Европейского Севера виды бурозубок // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Матер. межд. конф. Кировск. Т.1. С.294–298.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. 2006б. Региональные особенности размножения лесных полевок на Европейском Севере // Соврем. состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала. Сб. матер. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Печоро-Илычск. запов. Сыктывкар. С.87–92.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. 2007а. Равнозубая (*Sorex isodon*) и крошечная (*Sorex minutissimus*) бурозубки на европейском Севере // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. Сыктывкар. Вып. 15. С.151–157.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. 2007б. Распространение и численность лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) в таежной зоне Европейского Севера России // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.241.
- Куприянова И.Ф., Калинин А.А. 1986. Многолетняя динамика полового состава бурозубок в средней тайге // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М. Т.1. С.259–260.

- Куприянова И.Ф., Наумов С.П. 1983. Сравнение путей эволюции некоторых особенностей экологии землероек (*Sorex*) и лесных полевок (*Clethrionomys*) // Журн. общ. биол. Т.44. № 3. С.375–380.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П. 1984. Особенности структуры населения мелких млекопитающих Европейской тайги // Зоол. журн. Т.63. Вып.11. С.1682–1692.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П. 1985. Фауна мелких млекопитающих европейской тайги // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. Калинин. С.41–60.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П. 1986. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге севера европейской части СССР // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.91. Вып.5. С.17–28.
- Куприянова И.Ф., Недосекина И.Б. 1983. К фауне, распределению и численности мелких млекопитающих в средней тайге бассейна р. Вычегды (Коми АССР) // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. М. С.134–144.
- Куприянова И.Ф., Недосекина И.Б. 1986. Численность мелких млекопитающих и способы ее оценки в средней тайге Европейского Севера СССР // Тез докл. Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. М. Ч.2. С.327–328.
- Куприянова И.Ф., Сивков А.В. 2000. Сообщества мелких млекопитающих // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (Северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразии и георазнообразии в карстовых областях. Архангельск. С.168–178.
- Курхин Ю.П. 1990. Воздействие рубок леса на структуру таежных териокомплексов средней тайги // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т.3. С.242–243.
- Курхин Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Курчева Г.Ф. 1971. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука. 156 с.
- Курышев С.В. 1985. Данные по демографии флуктуирующих популяций красной и красносерой полевок // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.119–131.
- Курышев С.В., Курышева Л.П. 1988. Динамика демографических показателей в ходе популяционного цикла лесных полевок (род *Clethrionomys*) Приохотья // Экология. № 6. С.49–54.
- Кутенков А.П. 2006. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике “Кивач”: основные итоги и обсуждение результатов // Тр. гос. природ. запов. “Кивач”. Петрозаводск. Вып.3. С.80–106.
- Кухарева А.В. 2007. К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) на Севере // Современ. пробл. науки и образования. № 4. С.64–68.
- Кучерук В.В. 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. С.9–46.
- Кучерук В.В. 1963. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. С.159–183.
- Кшнясев И.А. 2000. Популяционные циклы европейской рыжей полевки: Феноменология. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург. 24 с.
- Кшнясев И.А. 2004а. Зональный градиент в динамике численности восточноевропейских популяций лесных полевок // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар. Ч.1. С.123–124.
- Кшнясев И.А. 2004б. Избранные методы статистического анализа: приложения в исследованиях динамики численности и структуры популяций мелких млекопитающих // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар. Ч.2. С.86–96.

- Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А. 2001. Закономерности и особенности динамики населения мелких млекопитающих в среднеуральской южной тайге // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала: Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Висимск. гос. природн. биосферн. запов. и 10-летию присвоения ему статуса биосферного. Нижний Тагил. С.168–176.
- Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А. 2008. Оценка времени запаздывания численного отклика *Mustela nivalis* на рост плотности мелких млекопитающих // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X Всерос. популяцион. семинара. Ижевск: КнигоГрад. С.153–156.
- Лабутин Ю.В. 1975. Биофаунистические материалы по млекопитающим Табалахской впадины // Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск. С.34–56.
- Лавров Н.П. 1943. К биологии обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) // Зоол. журн. Т.22. Вып.6. С.361–365.
- Лазуткин А.Н. 2006. Стресс — реальный фактор регуляции численности мелких грызунов // Популяционная экология животных. Матер. межд. конф. “Пробл. популяционной экологии животных”, посвященной памяти академика И.А. Шилова. Томск. С.39–40.
- Ларина Н.И., Лапшов В.А. 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузов. науч. сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып.2(4). С.92–97.
- Леонтьев А.М. 1963. Плодоношение ели сибирской на Верхней Печоре // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. М. Вып.10. С.5–87.
- Лидикер В. 1999. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взглядов // Сиб. экол. журн. № 1. С.5–13.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Панов В.В. 2010. Динамика структуры сообществ грызунов модельных ландшафтов в связи с проблемами стабильности и устойчивости // Сообщества и популяции животных: морфологический и экологический анализ. Новосибирск–М.: Т-во научн. изданий КМК. С.66–92. (Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. Вып.46).
- Литвинов Ю.Н., Пожидаева Л.В. 2007. Сообщества насекомоядных млекопитающих Алтайских гор // Биология насекомоядных млекопитающих: Матер. III Всерос. науч. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: Изд-во “ЦЭРИС”. С.68–69.
- Лозан М.Н. 1971. Грызуны Молдавии. История становления фауны и экология рецентных видов. Кишинев: Штиинца. Т.2. 186 с.
- Лопатин В.Н., Абатуров Б.Д. 1980. Математическая модель динамики энергии и плотности популяции растительноядных млекопитающих // Журн. общ. биол. Т.41. № 6. С.889–900.
- Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А., Смирнов В.Э. 2013. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Экология. № 1. С.3–10.
- Лукьянов О.А. 1988а. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. № 1. С.47–55.
- Лукьянов О.А. 1988б. Исследование репрезентативности оценок популяционных параметров мелких млекопитающих, получаемых методом ловушко-линий // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск: УрО АН СССР. С.64–79.
- Лукьянов О.А. 1993. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. № 1. С.47–62.
- Лукьянов О.А. 1997. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Екатеринбург. 46 с.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. 2002. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т.81. № 9. С.1107–1134.
- Лукьянов О.А., Садыков О.Ф. 1983. Избирательность отлова функциональных групп лесных полевок и ее влияние на оценку демографической структуры // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск. С.38–52.

- Лукьянова И.В. 1975. Распределение землероек (Soricidae) в южной тайге и подтаежных лесах Приобья // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука. С.70–76.
- Лукьянова И.В. 1990. Многолетние и сезонные изменения структуры популяций у бурозубок // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М.: Наука. Т.2. С.177–178.
- Лукьянова И.В. 1992. Особенности распространения равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turov) в Западной и Средней Сибири // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. Тез. докл. М. С.103–105.
- Лукьянова Л.Е. 2011. Динамика ценотических показателей населения мелких млекопитающих в ходе посткатастрофических сукцессий лесных биоценозов Висимского заповедника // Современ. состояние и перспективы развития ООПТ Урала. Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Висимск. гос. природн. биосферного запов. и 10-летию присвоения ему статуса биосферного. Екатеринбург: ООО “УИПЦ”. С.186–194.
- Лукьянова Л.Е. 2013. Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Екатеринбург. 42 с.
- Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. 2005. Распространение лесных полевок в предгорных ельниках Северного Урала // Тр. Печоро-Ильчск. запов. Сыктывкар. Вып.14. С.183–188.
- Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. 2008. Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевок в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаниях // Успехи соврем. биол. Т.128. № 5. С.541–552.
- Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. 2014. Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микроместообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 4(28). С.102–121.
- Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В., Щипанов Н.А. 2007. Выбор микроместообитаний красной полевкой (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) в различных местообитаниях предгорий Северного Урала // Млекопитающие горных территорий. Матер. межд. конф. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.189–192.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. 2001. Сообщества мелких млекопитающих в меняющихся условиях среды обитания на территории Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Матер. науч. конф., посвящ. 30-летию Висимск. запов. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. С.311–316.
- Лямкин В.Ф., Малышев Ю.С., Пузанов В.М. 1983а. К экологии лесной мышовки на северо-восточной окраине ареала // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ., Ленинград, 25–28 янв. 1984 г. Л.: Наука. С.328–329.
- Лямкин В.Ф., Малышев Ю.С., Пузанов В.М. 1983б. Лесной лемминг в Северном Забайкалье // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ., Ленинград, 25–28 янв. 1984 г. Л.: Наука. С.325–327.
- Лямкин В.Ф., Пузанов В.М., Малышев Ю.С. 1985. Некоторые особенности размножения бурозубок (род *Sorex*) Северного Забайкалья и Прибайкалья // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Сб. науч. тр. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С.73–84.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Макарова Е.Н. 1998. Влияние пренатальных условий развития на приспособленность у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.): популяционный аспект. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Новосибирск. 20 с.
- Максимов А.А. 1948. Плодовитость и динамика численности серой полевки (*Microtus arvalis*) // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С.73–82.
- Максимов А.А. 1959. Размножение и изменение численности водяной крысы в различных ландшафтах Западной Сибири // Водяная крыса и меры борьбы с ней в Западной Сибири. Новосибирск. С.71–121.
- Максимов А.А. 1974. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. 260 с.

- Максимов А.А., Ердаков Л.Н. 1985. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука. 236 с.
- Максимов А.А., Ердаков Л.Н., Сергеев В.Е., Салтыков В.В. 1981. Сукцессии населения землероек и грызунов в пойме среднего течения Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. С 5–63.
- Максютов Ф.А. 1981. Барьерные ландшафты СССР. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та. 138 с.
- Макунина А.А. 1974. Ландшафты Урала. М.: Изд-во МГУ. 158 с.
- Маликов В.Г., Мейер М.Н. 1990. Особенности размножения и постнатального онтогенеза горных и равнинных видов полевок (*Rodentia, Arvicolinae*) в связи с характером их распределения // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Л. С.21–33. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.225).
- Малышев Ю.С. 1992. Средняя бурозубка Верхнеангарской котловины (Северное Забайкалье) // I Всесоз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. С.107–109.
- Малышев Ю.С. 2007. Экологические индикаторы фауногенетических процессов // Биология насекомоядных млекопитающих: Матер. III Всерос. науч. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: Изд-во “ЦЭРИС”. С.76–78.
- Малышев Ю.С., Преловский В.А. 2010. Пространственное прогнозирование в зоогеографии: проблемы, методические основы и информационные ресурсы // География и природные ресурсы. № 3. С.125–132.
- Марвин М.Я. 1969. Фауна наземных позвоночных Урала (Млекопитающие). Свердловск: УрГУ. Вып.1. 155 с.
- Марвин М.Я., Турьева В.В. 1979. Млекопитающие Коми АССР // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. С.45–78.
- Маргалев Р. 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 212 с.
- Марин Ю.Ф. 1981. Распространение и некоторые вопросы экологии лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) в Алтайском заповеднике // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.86. Вып.3. С.36–40.
- Марин Ю.Ф. 1982. Анализ длительности учета мышевидных грызунов на ловушко-линиях // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.87. Вып.4. С.43–48.
- Марин Ю.Ф. 1984. К экологии красной полевки в прителецком районе Алтайского заповедника // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. IV-го Всесоюз. совещ. Ч.I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Свердловск. С.46.
- Маркина Т.А. 2008. О влиянии подснежного размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на сохранение популяции в зимний период // Науч. тр. нац. парка “Смольный”. № 1. С.92–95.
- Матвеев Н.М., Козлов А.Н. 2008. Современные представления о роли абиотических и биотических факторов в почвообразовательных процессах в степной зоне // Самарская Лука. Т.17. № 3(25). С.468–499.
- Матюшкин Е.Н. 1972. Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Исследования по фауне Советского Союза. М.: МГУ. С.86–144. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т.13).
- МГЭИК, 2007: Изменение климата, 2007 г.: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в четвертый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Р.К. Пачаури, А. Райзингер (ред.). МГЭИК: Женева. 104 с.
- Межжерин В.А. 1960. Численность обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) и её изменения за 17 лет // Зоол. журн. Т.39. Вып.7. С.1080–1087.
- Межжерин В.А. 1962. Роль пищевого фактора в эволюции землероек-бурозубок (р. *Sorex*) // Вопр. экологии. М. Т.6. С.98–99.
- Межжерин В.А. 1979. Динамика численности животных и построение прогнозов // Экология. № 3. С.5–11.

- Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. 1991. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наукова думка. 204 с.
- Мелкие млекопитающие Уральских гор (Экология млекопитающих Урала). 1986. Свердловск. 101 с.
- Менюшина И.Е. 2007. Изменения репродуктивных показателей популяции белой совы (*Nyctea scandiaca*, L.) на острове Врангеля на протяжении двух лемминговых циклов // Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб.: Астерион. С.32–58.
- Мильков Ф.Н. 1967. Основные проблемы физической географии. Воронеж: Изд-во Воронежск. ун-та. 172 с.
- Мильков Ф.Н. 1978. Рельеф и ландшафты Земли // Вестн. МГУ. Сер.5. География. № 3. С.21–29.
- Мишин Д.М. 2012. Внутриценозные элементы неоднородности растительности // Изв. Самарск. научн. центра РАН. Т.14. № 1(5). С.1320–1323.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 134 с.
- Михайлов Н.И. 1985. Физико-географическое районирование. М.: Изд-во МГУ. 182 с.
- Михалоп С.Г. 2012. Значение элементов травяно-кустарничкового яруса в размещении рыжей полевки в бореальных ельниках южной тайги // Животные: экология, биология и охрана. Матер. Всерос. науч. конф. с межд. участием (29 нояб. 2012 г., Саранск). Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та. С.261–264.
- Михеев А.В. 2004. Влияние миграционных процессов на видовое разнообразие сообществ микромаммалий // Вестн. зоол. Т.38. № 2. С.21–27
- Мичурина Л.Р. 1987. Оценка оптимальности местообитания лесных полевок // Экологическая оценка местообитания лесных животных. Новосибирск: Наука. С.146–157.
- Млекопитающие севера Нижнего Поволжья. 2009. Кн.1. Состав териофауны. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 248 с.
- Млекопитающие Якутии. 1971. М.: Наука. 657 с.
- Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. 1994. СПб.: Наука. 280 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т.2. Ч.1).
- Моралева Н.В. 1992. Пространственно-этологическая структура популяции обыкновенной бурозубки. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 26 с.
- Мордосов И.И. 1971. Грызуны Лено-Виллюйского междуречья. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Томск. 16 с.
- Мордосов И.И. 1984. Размножение красной полевки в Западной Якутии // Экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск. С.46–56.
- Мордосов И.И. 1986. Лесной лемминг в Западной Якутии // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.. Т.1. С.290–291.
- Мордосов И. И., Андреев И.К. 1999. Экология красно-серой полевки в Западной Якутии // Фауна и экология животных Якутии. Якутск: Якутск. гос. ун-т. С.3–16.
- Москвитина Н.С. 1999. Популяционная экология мелких млекопитающих юго-востока западной Сибири. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Томск. 69 с.
- Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г. 2000. Динамика популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) восточной периферии ареала // Сиб. экол. журн. № 3. С.373–382.
- Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г. 1974. О некоторых популяционных особенностях размножения красной полевки в условиях Западно-Сибирской равнины // Тр. НИИ биол. и биофиз. при Томск. ун-те. Т.4. С.51–55.
- Мошкин М.П. 1989. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Свердловск. 47 с.
- Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И. 1990. Стресс-реактивность и ее адаптивное значение на разных фазах динамики численности (на примере водяной полевки *Arvicola terrestris* L.) // Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса. Новосибирск: Наука. С.171–188.

- Наглов В., Загороднюк И. 2006. Статистический анализ приуроченности видов и структуры сообществ // Теріофауна сходу України. Луганск. С.291–300. (Праці Теріологічної школи. Вип.7).
- Надеев И.В., Ермаков Л.Н. 1980. Экологические особенности механизма изоляции популяций лесных полевок // Экология. № 1. С.76–82.
- Назарова Г.Г. 2008. Материнское влияние на приспособленность потомков и численность популяции. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Новосибирск. 39 с.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. 2000. Влияние условий выкармливания на выживаемость потомков, их репродуктивные характеристики и соотношение полов у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журн. Т.79. № 3. С.58–63.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. 2007. Наступление половозрелости у водяных полевок зависит от физического состояния матери во время беременности // Докл. РАН. Т.412. № 4. С.568–570.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. 2008. Влияние физического состояния матери в период беременности и лактации на постнатальный рост и репродуктивный успех потомков у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Онтогенез. № 2. С.1–9.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. 2011. Эволюционная экология плодовитости животных: адаптивные возможности потомков предопределяются условиями их пренатального развития (на примере водяной полевки, *Arvicola terrestris* L.) // Вавиловский журн. генетики и селекции. Т.15. № 3. С.485–492.
- Назарова И.В., Мовчаренко В.В. 1980. Лесная мышовка в Волжско-Камском заповеднике // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука. С.242–243.
- Наземные млекопитающие Дальнего Востока: Определитель. 1984. М.: Наука. 358 с.
- Назимова Д.И., Коротков И.А., Чередникова Ю.С. 1987. Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки // Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири. V. Чтения памяти академ. В.Н. Сукачева. М. С.30–64.
- Наумов Н.П. 1937. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки // Зоол. журн. Т.16. Вып.2. С.336–361.
- Наумов Н.П. 1945. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журн. общ. биол. Т.6. № 1. С.37–52.
- Наумов Н.П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.
- Наумов Н.П. 1955а. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопр. краеведения, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М. Вып.9. С.179–202.
- Наумов Н.П. 1955б. Экология животных. М.: Сов. наука. 534 с.
- Наумов С.П., Гибет Л.А., Шаталова С.П. 1969. Динамика полового состава при изменении численности млекопитающих // Журн. общ. биол. Т.30. Вып.6. С.673–680.
- Нейфельд Н.Д., Софронов М.А., Субботин А.М. 1976. Динамика численности мышевидных грызунов на пожарищах в сосняках // Вопр. лесовосстановления на Европейском Севере. Архангельск. С.134–142.
- Нестеренко В.А. 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука. 173 с.
- Никаноров А.П. 1986. Вспышка численности лесного лемминга на Камчатке // Териология, орнитология и охрана природы. Тез. докл. Всесоюзн. симп. "Биологические проблемы Севера". Якутск. Вып.3. С.56–57.
- Никифоров Л.П. 1963. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. С.237–243.
- Николаев В.А. 1994. Предгорья Алтая — региональный ландшафтный экотон // Вестн. МГУ. Сер.5. География. № 2. С.58–65.
- Ниценко А.А. 1971. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука. 184 с.

- Новиков Г.А. 1941. К экологии лесного лемминга (*M. schisticolor*) на Кольском полуострове // Зоол. журн. Т.20. Вып.4/5. С.626–631.
- Новиков Г.А. 1953. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Изд. 2. М.: Сов. наука. 503 с.
- Новиков Г.А., Айрапетянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К. 1970. Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ. 360 с.
- Новиков Е.А. 2008. Физиологическая цена адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) к подземному образу жизни в сравнении с наземными видами грызунов. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Новосибирск. 36 с.
- Новиков Е.А., Панов В.В., Мошкин М.П. 2012. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности популяций красной полевки (*Myodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири // Журн. общ. биол. Т.73. № 1. С.49–58.
- Нуждина Е.С., Григорьева О.О. 2008. Зависимость численности соколообразных от обилия мелких млекопитающих в Центральном-Черноземном заповеднике // Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: Матер. V межд. конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново: Ивановск. гос. ун-т. С.279–280.
- Огнев С.И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Т.6. Грызуны. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 561 с.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т.7. Грызуны (продолжение). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Озернюк Н.Д. 1992. Механизмы адаптаций. М.: Наука. 272 с.
- Озерский В.П. 2011. О термине “стация”, используемом в отечественной эколого-фаунистической литературе // Экология. № 6. С.417–421.
- Окулова Н.М. 1975. Размножение и смертность красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и основные факторы, воздействующие на эти процессы // Зоол. журн. Т.54. № 11. С.1703–1717.
- Окулова Н.М. 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука. 248 с.
- Окулова Н.М. 1988. Некоторые параметры популяции обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. на юге Западной Сибири // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. V Всесоюз. совещ. Вильнюс. С.51–53.
- Окулова Н.М. 1994. Демография циклических и ациклических популяций лесных грызунов // Циклические процессы в природе и обществе. Ставрополь: Изд-во Ставропольск. гос. ун-та. Вып.3. С.95–101.
- Окулова Н.М. 2001. Изучение многолетних колебаний численности животных статистическими методами // Математические методы в экологии: Тез. докл. Всерос. научн. школы. Петрозаводск. С.235–237.
- Окулова Н.М. 2009. Опыт изучения многолетней динамики численности млекопитающих // Поволжск. экол. журн. № 2. С.125–136.
- Окулова Н.М., Антонец Н.В. 2002. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Miridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволжск. экол. журн. № 2. С.108–128.
- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д. 1995. Доля размножающихся среди самок-сеголеток — гибкий демографический параметр у лесных полевок // Экология популяций: структура и динамика. М. Ч.2. С.667–678.
- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д., Копылова Л.Ф. 1998. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полевков в Удмуртии // Циклы природы и общества: Матер. V межд. конф. Ставрополь: Изд-во Ставропольск. гос. ун-та. Ч.2. С.208–210.
- Окулова Н.М., Борзенкова С.А., Малинин Н. 1980. К биологии лесной мышовки // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.14. С.177–200.
- Окулова Н.М., Зубчанинова Е.В., Хляп Л.А., Слюсарев В.И. 2005. Многолетние изменения природы, состава сообществ и численности мелких млекопитающих Приокско-Террасного

- заповедника. Сообщение 1. Динамика природы и видового состава зверьков // Экосистемы Приокско-Террасн. биосферн. запов. Пушино. С.167–177.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. 2003. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала // Зоол. журн. Т.82. Вып.9. С.1095–1111.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. 2006. Многолетние тенденции в природе и численность лесных полёвок Русского Севера // Матер. межд. конф. “Экологические проблемы Севера”. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. Ч.2. С.166–168.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. 2007. Взаимосвязи “хищник – красно-серая полевка” в сообществах позвоночных животных Лапландского заповедника // Зоол. журн. Т.86. № 8. С.989–998.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. 2003. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* // Териол. исслед. Вып.4. С.38–46.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. 2004. Динамика численности мелких млекопитающих. Сообщение 2. Лесные полевки // Териол. исслед. Вып.5. С.33–47.
- Окулова Н.М., Мыскин А.А. 1973. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоол. журн. Т.52. № 12. С.1849–1860.
- Окулова Н.М., Рябова Т.Е., Василенко Л.Е. 2009. Размножение и продуктивность популяций лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia) на Северо-Западном Кавказе и в Предкавказье // Животный мир горных территорий. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.394–399.
- Окулова Н.М., Тупикова Н.В. 1998. О сопоставлении показателей абсолютной и относительной численности мелких грызунов // Зоол. журн. Т.77. № 1. С.88–94.
- Окулова Н.М., Хелевина С.А. 1969. Мелкие лесные млекопитающие Ивановской области и ее окрестностей. Иваново: Ивановск. гос. ун-т. 100 с.
- Окулова С.М. 1978. Географическая изменчивость плодовитости и эмбриональной смертности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Природн. ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань. Вып.5. С.54–59.
- Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. 1979. Особенности зимующих генераций мелких грызунов // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск. С.48–53. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Вып.122).
- Оленев Г.В. 1981. Некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяции рыжей полевки на Южном Урале // Териология на Урале. Свердловск. С.68–72.
- Оленев Г.В. 1989. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. № 2. С.19–31
- Оленев Г.В. 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С.341–350.
- Оленев Г.В. 2004. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Екатеринбург. 48 с.
- Оленев Г.В. 2008. Долговременный мониторинг в популяционных исследованиях, функциональные особенности популяций грызунов в осенне-зимне-весенний период // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X Всерос. популяцион. семинара (г. Ижевск, 17–22 нояб. 2008 г.). Ижевск: КнигоГрад. С.291–294.
- Оленев Г.В. 2009. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. № 2. С.103–115.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. 2011. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (Rodentia, Cricetidae, Muridae) // Зоол. журн. Т.90. № 1. С.45–58.

- Оленев Г.В., Колчева Н.Е. 1987. Явление блокировки полового созревания молодняка в симпатрических популяциях грызунов в зависимости от высокой плотности // Экологические системы Урала: Изучение, охрана, эксплуатация. Свердловск. С.38.
- Онищенко С.С., Ильяшенко В.Б. 1994. Особенности размножения сеголеток-бурозубок в зависимости от ландшафтного комплекса мелких млекопитающих // Студенты и молодые ученые Кемеровского университета — 40-летию КГПИ – КемГУ. Кемерово: Изд-во Кемеровск. ун-та. Ч.2. С.64.
- Онуфрена М.В., Дидорчук М.В., Иванчева Е.Ю., Лавровский В.В., Приклонский С.Г., Уваров Н.В. 2005. Млекопитающие // Окский заповедник: история, люди, природа. Рязань: Русское слово. С.345–386.
- Остроумов Н.А. 1972. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. 2-е изд. Сыктывкар. 279 с.
- Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Т.1. Изменения климата. 2008. М.: Росгидромет. 227 с.
- Очиров Ю.Д. 1974. К экологии лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) в северо-восточном Забайкалье // Териология. Новосибирск: Наука. Т.2. С.295–297.
- Павлинов И.Я. 2006. *Myodes Pallas* 1811 — действительное название для рода лесных полевок (Cricetidae) // Зоол. журн. Т.85. № 5. С.667–669.
- Панов В.В. 2001. Зимний период в жизни мелких млекопитающих приобских сосновых боров северной лесостепи Западной Сибири // Сиб. экол. журн. № 6. С.777–784.
- Пантелеев П.А. 1966. Опыт определения возраста водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) в осенней популяции // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.71. Вып.4. С.20–26.
- Пантелеев П.А. 1968. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука. 255 с.
- Пантелеев П.А. 1983. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомых к температурным условиям среды. М.: Наука. 271 с.
- Пантелеев П.А. 2008. Рецензия на книгу В.А. Соловьева "Водяная полевка (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2006" // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.113. Вып.4. С.86–87.
- Пантелеев П.А. 2010. Родентология. М.: Т-во научн. изданий КМК. 221 с.
- Пахомов А.Е. 1998. Биогеоэкологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. Днепропетровск: ДГУ. Кн.1. 216 с.; Кн.2. 232 с.
- Пахомов А.Е., Рева А.А. 2005. Влияние роющей деятельности грызунов на формирование ферментативной активности почв в степных лесах Украины // Экология и биология почв: Матер. междунауч. конф. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та. С.404–405.
- Пахучий В.В. 1999. Девственные леса Северного Приуралья. СПб.: Наука. 136 с.
- Переведенцев Ю.П., Гоголь В.Ф., Наумов Э.П., Шанталинский К.М. 2007. Глобальные и региональные изменения климата на рубеже XX и XXI столетий // Вестн. Воронежск. гос. ун-та. Сер. География. Геоэкология. № 2. С.5–12.
- Петров А.Н. 2004. Соотношение оседлой и мигрирующей групп в населении мелких млекопитающих различных биотопов европейской южной тайги // Миграции животных на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар. С.119–130. (Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 175).
- Петров А.Н. 2007. Мелкие млекопитающие (Insectivora, Rodentia) трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр. СПб.: Наука. 178 с.
- Петров К.М. 2001. Биогеография с основами охраны биосферы. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 476 с.
- Петров О.В., Гурьев В.Н., Долгин М.М., Доровских Г.Н., Романов Г.Г., Соловьев В.А. 1985. Фауна и экология животных Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Сыктывкарский ун-т. Деп. ВИНТИ 28.06.85. No.6284-85. 59 с.
- Петров О.В., Гурьев В.Н., Долгин М.М., Доровских Г.Н., Романов Г.Г., Соловьев В.А. 1986. Фауна и экология животных подзоны средней тайги Коми АССР. Сыктывкар: Сыктывкарский ун-т. Деп. ВИНТИ 15.10.86. No.8014-1386. 173 с.

- Петров О.В., Мелехина Е.Н. 1984. Стационное распределение и территориальное размещение европейской рыжей полевки в подзоне средней тайги Коми АССР // Животные — компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. Сыктывкар. С.141–150.
- Петров О.В., Шубин Ю.П. 1986. Численность и территориальное размещение рыжей полевки в долинных лесах средней Вычегды (подзона средней тайги Коми АССР) // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т.1. С.314–315.
- Плешак Т.В., Козловский И.С. 1983. К экологии лесной мышовки // Биология и промысел охотничьих животных. Пермь. С.57–61.
- Плешак Т.В., Корепанов В.И., Семенов В.Б. 1980. Рубки леса и изменения в фауне мышевидных грызунов // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука. С.437–438.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 367 с.
- Пожидаева Н.В. 2013. Особенности формирования фауны мелких млекопитающих северного побережья рыбинского водохранилища (на примере Дарвинского заповедника) // Поволжск. экол. журн. № 3. С.304–315.
- Поздняков С.А. 1997. Фауна и экология мелких млекопитающих Северной Карелии. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Петрозаводск. 16 с.
- Покровский А.В. 1967. Скорость роста молодняка полевки в зависимости от времени рождения // Тр. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.25. С.85–86.
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 225 с.
- Поляков И.Я. 1954. К теории прогнозов численности мелких грызунов // Журн. общ. биол. Т.15. № 2. С.91–108.
- Поляков И.Я. 1967. Проблема прогноза и прогресс защиты растений от вредителей в пятилетнем плане развития народного хозяйства СССР. 2. Внутривидовая дифференциация вредителей // Зоол. журн. Т.46. Вып.2. С.165–180.
- Попов В.А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань. 468 с.
- Попов В.А. 1967. О стандартизации методики учета мышевидных грызунов и мелких млекопитающих // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.8. С.197–202.
- Попов И.Ю. 1983. Стационное распределение двух видов лесных полевки и его связь с динамикой растительного покрова в Костромской области // Грызуны: VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука. С.427–429.
- Попов И.Ю. 1989. Динамика населения мелких млекопитающих Ветлужского ботанико-географического района и некоторые влияющие на нее факторы // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М. С.160–185.
- Попов И.Ю. 2000. Многолетние изменения численности мелких млекопитающих Приветлужской южной тайги // Зоол. журн. Т.79. № 4. С.446–451.
- Попов И.Ю. 2003. Многолетняя динамика численности и распределение землероек на постоянных площадках // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Матер. межд. совещ. М. С.274–275.
- Попов М.В. 1975. Фауна млекопитающих восточной части Лено-Виллюйского междуречья (долина р. Кенкеме) // Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С.57–117.
- Потапов С.К., Потапова Т.И. 2011. Изменения численности мелких млекопитающих в Мордовском заповеднике в 1986–2005 гг. на примере мыши лесной, желтогорлой и рыжей полевки // Тр. Мордовск. гос. природ. запов. им. П.Г. Смидовича. Саранск. № 9. С.132–137.
- Почвы и почвенный покров Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). 2013. / С.В. Дегтева, Е.М. Лаптева (ред.). Сыктывкар. 328 с.
- Преснецова Е.П. 1985. К экологии средней бурозубки в полосе южнотаежных лесов Уральского Прикамья. Пермь: Пермский ун-т. Деп. ВИНТИ 08.02.85. №.1055-85. 14 с.
- Прокаев В.И. 1983. Физико-географическое районирование. М.: Просвещение. 176 с.

- Прокопьев Н.П. 1988. О подснежном размножении полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) в Центральной Якутии // Зоогеографические и экологические исследования териофауны Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С.3–23.
- Проскурина Н.С. 1986. Еще один подход к сопряженному анализу хорологической структуры растительного покрова и населения мышевидных грызунов // Экология. № 6. С.14–20.
- Пузаченко А.Ю., Власов А.А. 2000. Общие закономерности многолетней динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих в Стрелецкой степи и их связь с динамикой климата (многомерный анализ) // Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Черноземн. запов. / Тр. Центр.-Чернозем. гос. запов. Тула. Вып.16. С.152–170.
- Пузаченко А.Ю., Пузаченко Ю.Г. 2001. Оценка параметров динамики природных процессов по материалам “Летописи природы”. М. 54 с.
- Пузаченко Ю.Г. 1995. Представления теории динамики популяций как основа организации исследований // Экология популяций: Структура и динамика. Матер. Всерос. совещ. (15–18 нояб. 1994 г., Пущино). М. Ч.1. С.97–143.
- Пузаченко Ю.Г. 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Издательский центр “Академия”. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н. 1997. Соотношение ландшафтоведения и ландшафтной экологии // Структура, функционирование, эволюция природных и антропогенных ландшафтов: Тез. X ландшафтной конф. М.-СПб. С.30–32.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.М. 2002. Разнообразие ландшафта и методы его изменения // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во НУМЦ. С.143–302.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С., Роговин К.А. 1990. Анализ пространственной структуры многовидовых сообществ животных // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С.55–100.
- Пучковский С.В. 1969а. Особенности распределения бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) по биотопам в тайге Онежского полуострова // Фауна, экология и география животных. М. С.100–109. (Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та. № 362).
- Пучковский С.В. 1969б. Подвижность и состав населения бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) в тайге Онежского полуострова // Зоол. журн. Т.48. Вып.10. С.1544–1551.
- Пучковский С.В. 1969в. Генерационные особенности роста *Sorex araneus* L. до осенне-зимней депрессии // Фауна, экология и география животных. М. С.95–99. (Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та. № 362).
- Пучковский С.В. 1970. Сравнительно-экологическое исследование бурозубок Онежского полуострова. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 21 с.
- Пучковский С.В. 1973. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок // Тр. Свердловск. пед. ин-та. Свердловск. № 221. С.109–125.
- Пучковский С.В. 1975. Материалы о численности и возрастном составе бурозубок (*Sorex*) по данным учета давилками и канавками // Науч. тр. Тюменск. ун-та. Тюмень. Вып.16. С.64–68.
- Пучковский С.В. 2000. Опыт сравнительного изучения представителей двух стратегий выживания: бурого медведя и землероек-бурозубок. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Петрозаводск. 42 с.
- Пястолова О.А. 1971. Полевка-экономка // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск. Т.1. С.127–149. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Вып.80).
- Пястолова О.А. 1987. Разработка методов зооиндикации // Экологические основы рационального использования и охраны природных ресурсов. Свердловск. С.23–25.
- Пястолова О.А., Некрасова Л.С., Вершинин В.Л., Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Гатиятуллина Э.З. 1989. Принципы зоологического контроля природной среды // Пробл. экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат. Т.12. С.220–234.
- Работнов Т.А. 1978. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 384 с.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). Новосибирск: Наука. 360 с.

- Рамазанова Ф.Р. 1982. К экологии лесного лемминга // Экология горных млекопитающих (информационные материалы). Свердловск: УНЦ АН СССР. С.101–102.
- Рамазанова Ф.Р. 1983. Некоторые материалы по размножению лесного лемминга в тайге Сосьвинского Приобья // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука. С.342–344.
- Рамазанова Ф.Р. 1984. Население мелких млекопитающих заповедника “Малая Сосьва” // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М. С.24–32.
- Рамазанова Ф.Р. 1986. Динамика численности мышевидных грызунов (Muridae) среднетаежного Зауралья // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С.192–195.
- Ревин Ю.В. 1968. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Матер. по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск. С.5–86.
- Ревин Ю.В. 1975. Основные биотопические связи и численность мелких млекопитающих Южной Якутии // Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск: Якутск. книжн. изд-во. С.118–140.
- Ревин Ю.В. 1989. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука. 321 с.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г. 1988. Численность и ландшафтное распределение лесного лемминга в северо-восточной Якутии // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск. Т.2. С.44–45.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л. 1988. Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск: Наука. 200 с.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Луковцев Ю.С., Вольперт Я.Л. 1983. Популяционные циклы красной полевки в Западном Предверхоянье (Якутия) // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука. С.430–431.
- Реймерс Н.Ф. 1956. Роль млекопитающих и птиц в возобновлении кедровых лесов Прибайкалья // Зоол. журн. Т.35. Вып.4. С.13–19.
- Реймерс Н.Ф. 1970. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.-Л.: Наука. 420 с.
- Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. 1999. Половая структура популяций водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в Западной Сибири // Зоол. журн. Т.78. № 8. С.979–986.
- Роговин К.А., Мошкин М.П. 2007. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. Т.68. № 4. С.244–267.
- Сабуков Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Л.: Наука. 173 с.
- Садыков О.Ф. 1980. Экологические особенности полевок рода *Clethrionomys* Ирмельского горного массива // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.65–81.
- Садыков О.Ф. 1981. Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов гор (на примере Южного Урала). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Свердловск. 20 с.
- Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. 1992. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука. 191 с.
- Самбук Ф.В. 1936. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Зап. Бот. музея АН СССР. Л. Вып.22. С.49–145.
- Сапогов А.В. 1983. Зональные особенности населения мышевидных грызунов енисейской тайги // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука. С.204–215.
- Сафронов В.М. 1983. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука. 157 с.
- Свириденко П.А. 1934. Размножение и смертность мышевидных грызунов // Тр. Станции защиты растений. IV сер. Вып.3. 60 с.
- Свириденко П.А. 1935. Факторы, ограничивающие численность мышевидных грызунов // Уч. зап. МГУ. Т.4. Сер.биол. Вып.1.

- Свириденко П.А. 1967а. К методике определения величины выводка у грызунов по плацентарным пятнам // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отдел биол. Т.63. Вып.2. С.49–54.
- Свириденко П.А. 1967б. Размножение и колебание численности рыжей полевки в условиях Украины // Вестн. зоол. № 2. С.9–24.
- Северцов С.А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.– Л.: Изд-во АН СССР. 316 с.
- Северцов С.А. 1942. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных // Журн. общ. биол. Т.3. № 1–2. С.35–62.
- Семенов Р.А. 1974. Размножение и структура популяции красно-серой полевки на Полярном Урале // Экология. № 1. С.62–67.
- Семенов Р.А. 1975. Красно-серая полевка на Полярном Урале: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Свердловск. 28 с.
- Семенов Р.А. 1979. Возрастная структура красно-серой полевки на Среднем Урале // Млекопитающие Уральских гор: Информ. матер. Свердловск. С.69–70.
- Семенов Р.А., Судьбин А.В. 1980. Динамика размножения, структуры популяции и хронографическая изменчивость морфофизиологических показателей красно-серой полевки на Полярном Урале // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.54–64.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. 1970. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.75. Вып.2. С.11–26.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. 1982. Звери Мурманской области. Мурманск. 176 с.
- Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Алейников А.А. 2013. Почвы и почвенный покров таежного пояса Северного Урала // Почвоведение. № 8. С.911–923.
- Сергеев В.Е. 1974. О питании землероек (*Soricidae*) поймы р. Оби. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Новосибирск. 25 с.
- Сергеев В.Е. 2003. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*, *Sorex*) Северной Азии. Дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Новосибирск. 469 с.
- Сергеев В.Е. 2007. Векторы дивергенции экологических ниш в сообществах бурозубок горной тайги юга Западной Сибири // Биология насекомоядных млекопитающих: Матер. III Всерос. науч. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих (15–20 сент. 2007 г., Новосибирск). Новосибирск. С.117–119.
- Сергеев В.Е., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Колегова И.А. 2001. Многолетняя динамика таксоцены бурозубок черной тайги юга Западной Сибири // Сиб. экол. журн. Вып.6. С.785–790.
- Слуту И.М. 2009. Экология мелких млекопитающих Сибирских Увалов (Западная Сибирь). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Новосибирск. 25 с.
- Смирин Ю.М. 1970. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.9. С.134–150.
- Смирин Ю.М. 1996. Хищник – жертва: совы – мелкие грызуны // Орнитология. Вып.27. С.160–167.
- Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. 2011. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Ильчском заповеднике // Лесоведение. № 6. С.67–78.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2007. Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шежимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчск. зап. Ськтывкар. Вып.15. С.28–47.
- Снегиревская Е.М. 1947. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике // Тр. Башкирск. зап. Вып.1. С.49–68.
- Соболь, куницы, харза. 1973. М.: Наука. 239 с. (Промысловые животные СССР и среда их обитания).

- Соколов А.С. 2014. Ландшафтное разнообразие: теоретические основы, подходы и методы изучения // Геополитика и экодинамика регионов. № 1(10). С.208–213.
- Соколов Г.А., Швецова В.Я., Балагура Н.Н. 1974. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. С.77–86.
- Соколова З.А. 1962. Постэмбриональное развитие обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Научн. докл. высш. шк. Биол. н. № 3. С.60–62.
- Солнцев Н.А. 2001. Учение о ландшафте (избранные труды). М.: Изд-во Моск. ун-та. 384 с.
- Соловьев В.А. 2006. Водяная полевка (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) европейского Северо-Востока. Сыктывкар. 180 с.
- Соломонов Н.Г. 1980. Экология водяной полевки в Якутии. Новосибирск: Наука. 136 с.
- Сообщества мелких млекопитающих Барабы. 1978. Новосибирск: Наука. 231 с.
- Сосин В.Ф. 1979. К экологии водяной полевки Полярного Урала // Млекопитающие Уральских гор. Информ. матер. Свердловск. С.64–65.
- Сосин В.Ф. 1981. Особенности воспроизводства и численность водяной полевки на Ямале // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.27–37.
- Сошникова Л.А., Тамашевич В.Н., Уебе Г., Шефер М. 1999. Многомерный статистический анализ в экономике. М.: ЮНИТИ-ДАНА. 598 с.
- Стадухин О.М. 1970. Материалы по численности грызунов и бурозубок тайги Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: Информ. матер. Свердловск. Вып.2. С.46–49.
- Стадухин О.М. 1979. О цикличности численности грызунов и землероек в Свердловской области // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.65–67.
- Стариков В.П., Кузякин А.П. 1983. Учет мелких млекопитающих разными методами в условиях лесостепного Зауралья // Фауна и экология позвоночных Урала и их охрана. Челябинск. С.31–44.
- Стариков В.П., Слуту И.М. 2009. Динамика популяций лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) в северной тайге Западной Сибири // Вестн. Томск. гос. ун-та. Вып.319. С.203–206.
- Строганов С.У. 1957. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд. АН СССР. 267 с.
- Сучкова Н.Г. 1978. Экология мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Свердловск. 22 с.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В. 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.
- Тарасов М.А. 2004. Популяционная экология мелких млекопитающих Северо-Западного Кавказа. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та. 131 с.
- Тауринш Э.Я. 1964. Динамика размножения полевых мышевидных грызунов в Латвийской ССР с 1948 по 1962 г. // Сб. прогнозирования защиты растений от вредителей и болезней. Рига: Изд-во АН Латв.ССР. С.239–261.
- Телешева И.А. 2013. Сравнительная экология лесных полевок (*Craseomys rufocanus* Sund., 1846 и *Myodes rutilus* Pall., 1779) на хребте Хамар-Дабан. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Улан-Удэ. 21 с.
- Тембогов А.К. 1998. Как сохранить биоразнообразие горного Кавказа // Вестн. РАН. Т.68. № 8. С.741–745.
- Теплов В.П. 1943. Значение обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) и некоторых других позвоночных в питании хариуса (*Thymallus thymallus* L.) // Зоол. журн. Т.22. Вып.6. С.366–368.
- Теплов В.П. 1954. К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих // Зоол. журн. Т.33. Вып.1. С.174–179.
- Теплов В.П. 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во. Вып.8. С.5–222.

- Теплов В.П., Теплова Е.Н. 1947. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. М. Вып.5. С.3–85.
- Теплова В.П. 2010. Характеристика некоторых гидроклиматических показателей и явлений в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.178–188.
- Теплова Е.Н. 1952. О миграции лесного лемминга (*Myopus schisticolor vinogradovi* Sk. et Rajew) в районе среднего течения реки Уньи // Зоол. журн. Т.31. Вып.4. С.642–643.
- Тертица Т.К. 2015. Календарь природы равнинной части Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. Сыктывкар. Вып.17. С.172–177.
- Тестов Б.В. 1983. О связи динамики численности и полового состава микропопуляций красной полевки // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ.: Л., 25–28 янв. 1984 г. Л.: Наука. С.456–457.
- Тестов Б.В. 1987. Динамика численности и размножения красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на Урале // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах Европейского северо-востока СССР. Сыктывкар. С.77–84. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР. № 89).
- Тестов Б.В. 1993. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Екатеринбург. 35 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяциях. М.: Наука. 278 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. 1993. Продуктивность полевой мыши в разных частях ареала // Матер. VI совещ. “Вид и его продуктивность в ареале”. СПб.: Гидрометеоздат. С.65–67.
- Тишков А.А., Готфильд А.Б., Шефтель Б.И. 1978. Новые данные о питании лесного лемминга // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.83. Вып.4. С.22–26.
- Третьяков К.А. 2003. Влияние погоды на численность мелких млекопитающих на севере Новгородской области // Териофауна России и сопредельных территорий (VII Съезд Териол. о-ва): Матер. межд. совещ. М. С.356–357.
- Трушкова М.А. 2011. Структура сообществ мелких млекопитающих в ландшафтах различного ранга (на примере Нижегородского Поволжья). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Нижний Новгород. 26 с.
- Тупикова Н.В. 1959. Опыт картирования густоты заселенности территории водяной крысой по данным районных заготовок пушнины // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С.148–159.
- Тупикова Н.В. 1964. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина. С.154–191.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В. 1979. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во Моск. ун-та. 192 с.
- Тупикова Н.В., Коновалова З.А. 1971. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М. № 10. С.145–171.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.Ф. 1970. Определение возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.9. С.160–167.
- Тупикова Н.В., Швецов Ю.Г. 1956. Размножение водяной крысы в Волго-Актюбинской пойме // Зоол. журн. Т.35. Вып.1. С.130–140.
- Турьева В.В. 1953. Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР // Тр. Коми фил. АН СССР. Вып.1. С.1–36.
- Турьева В.В. 1956. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием вырубок // Тр. Коми фил. АН СССР. Вып.4. С.112–115.
- Турьева В.В. 1959. К распространению лесного лемминга в Коми АССР // Изв. Коми фил. ВГО. Вып.5. С.187.
- Турьева В.В. 1963. Новые данные по распространению лесного лемминга в Коми АССР // Изв. Коми фил. ВГО. Вып.8. С.87.

- Турьева В.В. 1977. Эколого-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар. С.30–43. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 34).
- Турьева В.В., Балибасов В.П. 1982. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной тайги // Фауна и экология птиц и млекопитающих европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар. С.67–73. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 51).
- Тюрина Н.А., Габитова А.Т. 1992. Обыкновенная бурозубка гор Южного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. С.52–63.
- Уильямсон М. 1975. Анализ биологических популяций. М.: Мир. 271 с.
- Уланова Н.Г., Чередниченко О.В. 2012. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Изв. Самарск. научн. центра РАН. Т.14. № 1(5). С.1399–1402.
- Урал и Приуралье. 1968. М.: Наука. 461 с.
- Федина А.Е. 1981. Физико-географическое районирование. М.: Изд-во Моск. ун-та. 127 с.
- Федоров В.Б. 1992. Аллозимный полиморфизм, соотношение полов и структура популяции лесного лемминга. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 23 с.
- Ферестер Э., Ренц Б. 1988. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика. 302 с.
- Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц. 1968. М.: Изд-во Моск. ун-та. 576 с.
- Флеров К.К. 1933. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. № 3. Отд. матем. и естест. С.445–472.
- Фокин И.М. 1978. Тушканчики. Л.: ЛГУ. 184 с.
- Фолитарек С.С., Максимов А.А., Квитницкая Г.В., Владимирский Н.И., Благовещенский Н.И. 1951. Водяная крыса и способы ее истребления. Новосибирск: Новосибир. обл. гос. изд-во. 120 с.
- Формозов А.Н. 1934. Хищные птицы и грызуны некоторые малоизученные вопросы экологии пернатых хищников // Зоол. журн. Т.13. № 4. С.664–700.
- Формозов А.Н. 1937. Программа и методика работы наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // Уч. зап. МГУ. Т.11. 101 с.
- Формозов А.Н. 1946. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Наука. 152 с.
- Формозов А.Н. 1947. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии // Материалы по грызунам. М.: Моск. о-во испыт. прир. Вып.1. 94 с.
- Формозов А.Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. (К вопросу о факторах, определяющих движение численности *Microtammalia* в северных лесах) // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. прир. Вып.3. С.3–110.
- Формозов А.Н. 1951. Количественный подход в зоогеографии наземных позвоночных животных // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 2. С.62–70.
- Формозов А.Н. 1976. Звери и птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 309 с.
- Хабаева Г.М., Доржиев Ц.З. 1982. О популяционных особенностях экологии лесных полевок на хребтах Западного Забайкалья // Экология горных млекопитающих (информ. матер.). Свердловск. С.129–130.
- Хански И. 2010. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Т-во научн. изданий КМК. 340 с.
- Хворенков А.В., Бернштейн А.Д., Жигальский О.А. 2003. Особенности репродуктивного процесса у рыжей полевки в оптимуме ареала // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териолог. об-ва). Матер. межд. совещ. М. С.372–373.
- Хелевина С.А., Окулова Н.М. 1988. Экология и морфология лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) Ивановской области // Тушканчики фауны СССР. Тез. Всесоюз. совещ. Ташкент: Фан. С.116–119.

- Хлебников А.И. 1980. Зимнее размножение мышевидных грызунов в Западном Саяне // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука. С.294–295.
- Ходашева К.С. 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С.7–37.
- Ходашева К.С., Елисеева В.И. 1992. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука. 112 с.
- Холлендер М., Вульф Д.А. 1983. Непараметрические методы статистики. М.: Финансы и статистика. 518 с.
- Хорошев А.В., Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н. 2006. Современное состояние ландшафтной экологии // Изв. РАН. Сер. геогр. № 5. С.12–21.
- Цветкова А.А. 1979. Биологические особенности двух видов мышовок (*Sicista subtilis* Pall., 1733 и *Sicista betulina* Pall., 1775) в районах их совместного обитания. Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Свердловск. 142 с.
- Цветкова А.А. 1978. Особенности размножения степной и лесной мышовок на Южном Урале // Экология. № 3. С.90–92.
- Цветкова А.А. 1990. Динамика численности и особенности воспроизводства двух видов полевков с различной экологической специализацией // Экология. № 1. С.36–44.
- Цветкова А.А., Стадучин О.В. 1976. Лесная мышовка в Свердловской области // Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск. С.29–30.
- Чепраков М.И. 2013. Влияние плотности популяции и других факторов на половое созревание сеголеток (на примере рыжей полевки — *Clethrionomys glareolus* Schreber) // Вестн. Томск. ун-та. Биология. 2013. № 3(23). С.73–82.
- Чернов Г.А. 1940. Аллювиальные отложения Верхней Печоры и Илыча // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. М. Вып.1. С.215–291.
- Черных Д.В. 2011. Количественная оценка сложности и разнообразия ландшафтного покрова Русского Алтая // Изв. Алтайск. ун-та. № 3–2. С.60–65.
- Черных Д.В., Булатов В.И. 2002. Горные ландшафты: пространственная организация и экологическая специфика. Аналитический обзор. Новосибирск: ГПНТБ, ИВЭП СО РАН. 83 с. (Сер. Экология. Вып.65).
- Чернышев Н.В., Демин Д.В. 1992. Данные по экспериментальному кормлению бурозубок в неволе // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомыхных млекопитающих. М. С.164–165.
- Чернышев Н.В., Шварц Е.А., Жигарев И.А., Попов И.Ю. 1986. Материалы к характеристике роли мелких млекопитающих в экосистемах ельников-кисличников Валдая // Структура и функционирование экосистем южной тайги. М. С.269–285.
- Чернявская С.И. 1959. Млекопитающие заповедника “Денежкин Камень” // Тр. гос. запов. “Денежкин Камень”. Свердловск. Вып.1. С.87–113.
- Чернявский Ф.Б. 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 388 с.
- Чернявский Ф.Б. 2002. Популяционная динамика леммингов // Зоол. журн. Т.81. № 9. С.1135–1165.
- Чернявский Ф.Б. 2007. Исследования популяционных циклов леммингов и лесных полевков в восточном секторе Субарктики // Вестн. ДВО РАН. Биология. № 3. С.23–33.
- Чернявский Ф.Б., Короленко Г.Е. 1979. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на Крайнем Северо-Востоке Сибири // Экология. № 1. С.80–86.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. 1985. О динамике численности и демографии красной и красносерой полевки в Северном Приохотье // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.109–118.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. 2004. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 150 с.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука. 164 с.

- Чибилев А.А., Чибилев А.А. 2012. Природное районирование Урала с учётом широтной зональности, высотной поясности и вертикальной дифференциации ландшафтов // Изв. Самарск. научн. центра РАН. Т.14. № 1(6). С.1660–1666.
- Шадрин Е.Г., Вольперт Я.Л. 1990. Экология полевки-экономки в подзоне северного редколесья (низовья реки Индигирки) // История фауны и экологии млекопитающих Якутии. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР. С.61–76.
- Шакиров А.В. 2011. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 617 с.
- Шарова Л.П. 1980. О влияние метода отлова зверьков на результаты популяционного анализа землероек // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск. С.82–88.
- Шарова Л.П. 1981. Видовой состав землероек (сем. Soricidae) и их распространение в фаунистических комплексах Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. Вып 9. С.13–27.
- Шарова Л.П. 1985. Некоторые биологические особенности малой бурозубки на Урале // Исследования мелких млекопитающих на Урале (Проблемы териологии на Урале). Свердловск: УНЦ АН СССР. С.41–42.
- Шарова Л.П. 1987. Особенности размножения обыкновенной бурозубки в горах Северного Урала // Экология и охрана горных видов млекопитающих. Матер. III Всесоюз. школы. М. С.197–198.
- Шарова Л.П. 1988а. Оценка динамики численности обыкновенной бурозубки при разной технике отлова зверьков в горах Северного Урала // Вопр. динамики популяций млекопитающих (Информ. матер.). Свердловск: УрО АН СССР. С.68–70.
- Шарова Л.П. 1988б. Продуктивность средней бурозубки в горных районах Урала // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. V Всесоюз. совещ. Вильнюс. С.75–77.
- Шарова Л.П. 1990. Водяная кутора в горных районах Урала и прилегающих равнин // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. С.121–122.
- Шарова Л.П. 1992. Фауна землероек Урала и прилегающих территорий // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. С.3–51.
- Шашков М.П., Камаев И.О. 2010. Население дождевых червей темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожная (приток р. Печора) // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.204–207.
- Шварц Е.А. 1985. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.90. Вып.3. С.25–31.
- Шварц Е.А. 1989. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып.17. С.115–143.
- Шварц Е.А. 2004. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Т-во научн. изданий КМК. 112 с.
- Шварц Е.А., Демин Д.В. 1986. О факторах сосуществования родственных видов в местах симпатрии ареалов (на примере Soricidae) // Докл. АН СССР. Т.289. № 1. С.253–256.
- Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолотчиков Д.Г. 1992. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука. 127 с.
- Шварц Е.А., Замолотчиков Д.Г. 1991. Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности // Зоол. журн. Т.79. № 4. С.113–124.
- Шварц Е.А., Чернышев Н.В., Попов И.Ю. 1986. Оценка роли землероек-бурозубок в ельниках-кисличниках Валдая // Изучение воздействия биогических и абиотических факторов на флору и фауну СССР: Докл. Моск. о-ва испыт. прир. Зоология и ботаника. 1984. М.: Наука. С.82–85.
- Шварц С.С. 1955. Биология землероек лесостепного Зауралья // Зоол. журн. Т.34. Вып.3. С.915–927.

- Шварц С.С. 1959. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере // Тр. Салехард. стационара УФАН СССР. Свердловск. Вып.1. С.231–254.
- Шварц С.С. 1962. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Вып.29. С.45–51.
- Шварц С.С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т.1. Млекопитающие. Свердловск. 131 с. (Тр. Ин-та биологии Уральск. филиала АН СССР. Вып.33).
- Шварц С.С. 1965. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы) // Зоол. журн. Т.44. № 10. С.1443–1453.
- Шварц С.С. 1967. Популяционная структура вида // Зоол. журн. Т.46. Вып.10. С.1456–1469.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шварц С.С., Большаков В.Н., Пястолова О.А. 1964. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоол. журн. Т.43. Вып.4. С.483–487.
- Шварц С.С., Покровский А.В., Ищенко В.Г., Оленев В.Г., Овчинникова Н.А., Пястолова О.А. 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. Т.25. № 6. С.417–434.
- Шварц С.С., Пястолова О.А. 1971. Полевка Миддендорфа // Млекопитающие Ямала и Приполярного Урала. Свердловск. Т.1. С.108–126.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 387 с.
- Швецов Ю.Г. 1977. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск. 158 с.
- Шенброт Г.И. 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных. Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоология позвоночных. Т.14. С.5–70.
- Шенников А.П. 1923. Краткий очерк района верховий р. Печоры // Север. Кн.3–4. С.1–12.
- Шепель А.И. 1997. Хищные птицы и совы в экосистемах лесной зоны. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург. 37 с.
- Шефтель Б.И. 1985. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 23 с.
- Шефтель Б.И. 1988. Особенности экологии обыкновенной бурозубки на северо-востоке ареала // Вид и его продуктивность в ареале: Матер. V Всесоюз. совещ. Вильнюс. С.77–79.
- Шефтель Б.И. 1990. Анализ пространственного распределения землероек в средней Енисейской тайге // Экологическая организация и сообщества. М.: Наука. С.15–31.
- Шефтель Б.И. 2014. Циклическая динамика популяций мелких млекопитающих и глобальные климатические изменения // Млекопитающие Северной Евразии: жизнь в северных широтах. Матер. межд. науч. конф. (6–10 апр. 2014 г., Сургут). Сургут: ИЦ СурГУ. С.19.
- Шеффе Г. 1980. Дисперсионный анализ. М.:Наука. 512 с.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд- во МГУ. 262 с.
- Шилов И.А. 1984. Стресс как экологическое явление // Зоол. журн. Т.63. № 6. С.805–812.
- Шилов И.А. 1991. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука. С.151–172.
- Шилов И.А. 1998. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Шилов И.А., Калецкая М.Л., Ивашкина И.Н., Сoddатова А.Н. 1977. Динамика численности полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.82. № 5. С.10–20.
- Шихов А.Н. 2013. Исследование последствий сильных шквалов и смерчей в Пермском крае с применением данных дистанционного зондирования Земли // Геогр. вестн. № 1(24). С.78–87.

- Шкилев В.В. 1966. О размножении и численности водяных крыс в туляремийных очагах Якутии // Изв. Иркутск. противочумн. ин-та. Т.26. С.245–252.
- Шляпникова М.С. 1980. Экспериментальные данные по экологии красно-серой полевки // Грызуны: Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука. С.307–308.
- Шляпникова М.С. 1985. Опыт использования красно-серой полевки в качестве модели для лабораторных исследований // Исследования мелких млекопитающих на Урале (Проблемы териологии на Урале). Свердловск: УНЦ АН СССР. С.42–44.
- Шмидт-Ниельсен К. 1982. Физиология животных. М.: Мир. Т.1. 412 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Штайнлехнер С., Пухальский В. 1999. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих // Сиб. экол. журн. № 1. С.23–35.
- Штильмарк Ф.Р. 1965. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука. С.5–52.
- Шубин Н.Г. 1991. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 263 с.
- Шубин Н.Г., Сучкова Н.Г. 1973. Зимнее размножение мышевидных грызунов в Западной Сибири // Зоол. журн. Т.52. № 5. С.790–791.
- Щепотьев Н.В., Спицын Н.А. 1965. Опыт картирования размещения и численности вида на границе ареала (рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) в Нижнем Поволжье) // Зоол. журн. Т.44. № 1. С.142–145.
- Щипанов Н.А., Александров Д.Ю., Александрова А.В. 2006. Распространение спор микроскопических грибов мелкими млекопитающими // Зоол. журн. Т.85. № 1. С.101–113.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б. 2001. Использование пространства средней бурозубкой, *Sorex caecutiens* (Insectivora, Mammalia). Характеристики участков и дальних перемещений // Зоол. журн. Т.80. № 5. С.576–585.
- Щипанов Н.А., Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В., Калинин А.А., Тумасян Ф.А., Щипанов А.Н. 2010. Опыт применения живоловок для мониторинга популяций мелких млекопитающих // Тр. Печоро-Илычск. гос. запов. Сыктывкар. Вып.16. С.208–221.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.В., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В. 2008. Нерезидентность и расселение у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. Т.87. № 3. С.331–343.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. Т.82. № 10. С.1258–1265.
- Эфрон К.М. 1962. К экологии куторы (*Neomys fodiens* P.) на Среднем Урале // Вопр. экологии. М. Т.6. С.178.
- Юдин Б.С. 1962. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск. С.33–134. (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Вып.8).
- Юдин Б.С. 1988. Закономерности распространения насекомоядных млекопитающих Западной Сибири // Общая и региональная териогеография. М.: Наука. С.133–164. (Вопр. териологии).
- Юдин Б.С., Барсова Л.И. 1967. Землеройки кедровых лесов Прителецкого очага клещевого энцефалита // Очаги клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С.51–59.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. 1976. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 269 с.
- Юдин Б.С., Москвитина Н.С., Власов В.В. 1972. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих на изолированной площади // Экология. № 2. С.95–98.
- Юдин Б.С., Потапкина А.Ф. 1977. Территориальные группировки мелких млекопитающих (Micromammalia) в Кузнецком Алатау и Западном Саяне // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С.32–59.

- Юргенсон П.Б. 1939. К методике учета мышевидных грызунов в лесах // Науч.-методич. зап. Главного управления по заповедникам. М. Вып.4. С.36–39.
- Якимова А.Е. 2008а. Размножение рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Shreb.) в Карелии // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. № 3(94). С.59–64.
- Якимова А.Е. 2008б. Численность и размножение редких видов мелких млекопитающих в Карелии // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. межд. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та. Ч.2. С.306–308.
- Якимова А.Е. 2011. Особенности экологии водяной полевки на Европейском Севере // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. о-ва при РАН). М.: Т-во научн. изданий КМК. С.539.
- Яковлев Ф.Г., Луковцев Ю.С., Охлопков И.М. 1992. Биотопическое и высотное распределение насекомоядных в осевой зоне Центрального Верхоянья // I Всесоюзн. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М. С.176–178.
- Ямборко А.В. 2012. Размножение лесных полевок (*Clethrionomys*) на Северо-Востоке Азии // Актуальные проблемы современной териологии: Тез. докл. (18–22 сент. 2012 г., Новосибирск). Новосибирск: ООО “Сибрегион Инфо”. С.138.
- Ямборко А.В., Киселев С.В. 2009. О синхронности флуктуаций лесных полевок (*Clethrionomys*, *Rodentia*) и землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) // Вестн. Северо-Восточн. гос. ун-та. Вып.11. С.94–95.
- Aars J., Andreassen H.P., Ims R.A. 1995. Root voles: Litter sex ratio variation in fragmented habitat // *J. Anim. Ecol.* Vol.64. No.4. P.459–472.
- Aars J., Ims R.A. 2000. Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy populations // *Am. Nat.* Vol.155. No.2. P.252–265.
- Aars J., Ims R.A. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles // *Ecology*. Vol.83. No.12. P.3449–3456.
- Achby K.R. 1967. Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghale Wood, Durham // *J. Zool. Lond.* Vol.152. No.4. P.389–513.
- Agrell J., Erlinge S., Nelson J., Sandell M. 1992. Body weight and population dynamics: cyclic demography in a noncyclic population of the field vole (*Microtus agrestis*) // *Can. J. Zool.* Vol.70. No.3. P.494–501.
- Agrell J., Wolff J.O., Ylönen H. 1998. Counter-strategies to infanticide in mammals: costs and consequences // *Oikos*. Vol.83. No.3. P.507–517.
- Akçakaya H.R. 1992. Population cycles of mammals: evidence for a ratio-dependent predation hypothesis // *Ecol. Monogr.* Vol.62. No.1. P.119–142.
- Alibhai S.K. 1982. Persistence of placental scars in the Bank vole, *Clethrionomys glareolus* // *J. Zool.* Vol.197. P.300–303.
- Allen A.W. 1983. [Электронный ресурс] Habitat suitability index models: Southern red-backed vole (Western United States). U.S. Dept. Int., Fish Wildl. Serv. FWS/OBS-82/10.42. 14 p. <http://www.nwrc.usgs.gov/wdb/pub/hsi/hsi-042.pdf>
- Amarasekare P. 2004. The role of density-dependent dispersal in source-sink dynamics // *J. Theor. Biol.* Vol.226. No.2. P.159–168.
- Anderson J.L., Boonstra R. 1979. Some aspects of reproduction in the vole *Microtus townsendii* // *Can. J. Zool.* Vol.57. No.1. P.18–24.
- Andersson M., Erlinge S. 1977. Influence of predation on rodent populations // *Oikos*. Vol.29. No.3. P.591–597.
- Anderson R.M., May R.M. 1979. Population biology of infectious diseases. Part I // *Nature*. Vol.280. No.5721. P.316–367.
- Anderson R.M., May R.M. 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects // *Science*. Vol.210. No.4470. P.658–661.

- Andreassen H.P., Glorvigen P., Remy A., Ims R.A. 2013. New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles // *Oikos*. Vol.122. No.4. P.507–515.
- Andreassen H.P., Ims R.A. 1990. Responses of female gray-sided voles *Clethrionomys rufocanus* to malnutrition: a combined laboratory and field experiment // *Oikos*. Vol.59. No.1. P.107–114.
- Andreassen, H.P., Stenseth N.C., Ims R.A. 2002. Dispersal behaviour and population dynamics of vertebrates // J.M. Bullock, R.E. Kenward, R.S. Hails (eds.). *Dispersal ecology*. Cambridge Univ. Press. P.237–256.
- Andren H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis // *Oikos*. Vol.76. No.2. P.235–242.
- Andrzejewski R. 1975. Supplementary food and the winter dynamics of bank vole population // *Acta Theriol.* Vol.20. P.23–40.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Lundberg H. 2001. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia // *Ecography*. Vol.24. No.3. P.298–308.
- Anthony R.G., Simpson D.A., Kelly G.M., Storm G.L. 1986. Dynamics of pine vole populations in two Pennsylvania orchards // *Amer. Midl. Natur.* Vol.116. No.1. P.108–117.
- Aulak W. 1973. Production and energy requirements in a population of the bank vole in deciduous forest of Circaeo-alnetum type // *Acta Theriol.* Vol.18. No.8. P.167–190.
- Aulak W. 1970. Small mammal communities of the Bialowieza National Park // *Acta Theriol.* Vol.15. No.29. P.465–515.
- Baddaloo E.G.Y., Clulow F.V. 1981. Effects of the male on growth, sexual maturation, and ovulation of young female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* // *Can. J. Zool.* Vol.59. No.3. P.415–421.
- Badyaev A.V., Ghalambor C.K. 2001. Evolution of life histories along elevational gradients: trade off between parental care and fecundity // *Ecology*. Vol.82. No.10. P.2948–2960.
- Bahn V., O'Connor R.J., Krohn W.B. 2006. Effect of dispersal at range edges on the structure of species ranges // *Oikos*. Vol.115. No.1. P.89–96.
- Baird D., Timm R., Nordquist G. 1983. Reproduction in the arctic shrew, *Sorex arcticus* // *J. Mammal.* Vol.64. No.2. P.298–301.
- Baláž I. 2010. Somatic characteristics and reproduction of common vole, *Microtus arvalis* (Mammalia: Rodentia) populations in Slovakia // *Biologia. Section Zoology*. Vol.65. No.6. P.1064–1071.
- Balciauskas L., Balciauskiene L., Janonyte A. 2012. Reproduction of the root vole (*Microtus oeconomus*) at the edge of its distribution range // *Turk. J. Zool.* Vol.36. No.5. P.668–675.
- Banks P., Powell F. 2004. Does maternal condition or predation risk influence small mammal population dynamics? // *Oikos*. Vol.106. No.1. P.176–184.
- Barbehenn K.R. 1955. A field study of growth in *Microtus pennsylvanicus* // *J. Mammal.* Vol.36. No.4. P.533–543.
- Barnett, A., Dutton, J. 1995. Expedition field techniques: small mammals (excluding bats). Expedition Advisory Centre: Royal geographical society with the Institute of British Geographers. No.1. London. 126 p.
- Barraquand F., Pinot F., Yoccoz N.G., Bretagnolle V. 2014. Overcompensation and phase effects in a cyclic common vole population: between first and second-order cycles // *J. Anim. Ecol.* Vol.83. No.6. P.1367–1378.
- Barrett G.W., Peles J.D. 1999. Small mammal ecology: A landscape perspective // G.W. Barrett, J.D. Pelles (eds.). *Landscape Ecology of Small Mammals Landscape ecology of small mammals*. New York: Springer-Verlag. P.1–8.
- Batzli G.O. 1975. The role of small mammals in arctic ecosystems // *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P.243–268.
- Batzli G.O. 1986. Nutritional ecology of the California vole: Effects of food quality on reproduction // *Ecology*. Vol.67. No.2. P.406–412.
- Batzli G.O. 1992. Dynamics of small mammal populations: a review // *Wildlife 2001: populations*. London: Elsevier Applied Sciences. P.831–850.

- Batzli G.O. 1996. Population cycles revisited // Trends in Ecology and Evolution. Vol.11. No.12. P.448–449.
- Batzli G.O., Getz L.L., Nurley S.S. 1977. Suppression of growth and reproduction of Microtine rodents by social factors // J. Mammal. Vol.58. No.3. P.583–591.
- Batzli G.O., Pitelka F.A. 1970. Influence of meadow mouse populations on California grassland // Ecology. Vol.51. No.6. P.1027–1039.
- Batzli G.O., Pitelka F.A. 1975. Vole cycles: test of another hypothesis // Amer. Natur. Vol.109. No.968. P.482–486.
- Baxby D., Bennett M. 1999. Cowpox virus (Poxviridae) // R.G. Webster, A. Granoff (eds.). Encyclopedia of virology. 2nd ed. London: Academic Press. P.298–304.
- Beacham T.D., Krebs C. 1980. Pitfall versus live-trap enumeration of fluctuating populations of *Microtus townsendii* // J. Mammal. Vol.61. No.3. P.486–499.
- Beauvais G.P., Dark-Smiley D.N. 2003. [Электронный ресурс]. Species assessment for dwarf shrew (*Sorex nanus*) in Wyoming. Wyoming. 27 p. <http://uwadmnweb.uwoyo.edu/wyndd/Species%20Assessments/Dwarf%20Shrew%20%20Fina%>.
- Beckerman A.P., Benton T.G., Lapsley C.T., Koesters N. 2006. How effective are maternal effects at having effects? // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.273. No.1585. P.485–493.
- Begon M. 2003. Disease: Health effects on humans, population effects on rodents // G.R. Singleton, L.A. Hinds, C.J. Krebs, D.M. Spratt (eds.). Rats, mice and people: rodent biology and management. Canberra: Australian centre for international agricultural research. P.13–19.
- Bellocq M.I., Smith S.M. 2003. Population dynamics and foraging of *Sorex cinereus* (masked shrew) in the boreal forest of eastern Canada // Ann. Zool. Fennici. Vol.40. No.1. P.27–34.
- Bellows A.S., Pagels J.F., Mitchell J.C. 2001. Macrohabitat and microhabitat affinities of small mammals in a fragmented landscape on the upper Coastal Plain of Virginia // Am. Midl. Nat. Vol.146. No.2. P.345–360.
- Bernshstein A.D., Zhigalsky O.A., Panina T.V. 1989. Multi-annual fluctuations in the size of a population of the bank vole in the European part of the Soviet Union // Acta Theriol. Vol.34. No.30. P.409–438.
- Berryman A.A. 2002. Population cycles: causes and analysis // A.A. Berryman (ed.). Population cycles: the case for trophic interactions. Oxford: Oxford Univ. Press. P.3–28.
- Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J., Lima M., McAdam A.G., Pettorelli N., Réale D., Saitoh T., Tkadlec E., Weladji R.B., Stenseth N.Chr. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // Clim. Res. Vol.32. No.2. P.151–158.
- Bian J.-H., Wu Y., Getz L.L., Cao Y.-F., Chen F., Yang L. 2011. Does maternal stress influence winter survival of offspring in root voles, *Microtus oeconomus*? A field experiment // Oikos. Vol.120. No.1. P.47–56.
- Bieberich C., Olson L. 2007. [Электронный ресурс]. *Microtus oeconomus* (Online). http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Microtus_oeconomus.html. Accessed 29 May 2011.
- Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X. 2006. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // Am. Nat. Vol.167. No.4. P.583–590.
- Bilodeau F., Reid D.G., Gauthier G., Krebs C.J., Berteaux D., Kenney A.J. 2013. Demographic response of tundra small mammals to a snow fencing experiment // Oikos. Vol.122. No.8. P.1167–1176.
- Bjørnstad O.N. 2000. Cycles and synchrony: two historical “experiments” and one experience // J. Anim. Ecol. Vol.69. No.5. P.869–873.
- Bjørnstad O.N., Falck W., Stenseft N.C. 1995. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.262. No.1364. P.127–133.
- Bjørnstad O.N., Grenfell B.T. 2001. Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals // Science. Vol.293. No.5530. P.638–643.
- Bjørnstad O.N., Ims R.A., Lambin X. 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony // Trends Ecol. Evol. Vol.14. No.11. P.427–431.

- Bjørnstad O.N., Grenfell B.T. 2001. Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals // *Science*. Vol.293. No.5530. P.638–643.
- Blackburn G.S., Wilson D.J., Krebs C.J. 1998. Dispersal of juvenile collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) in a high-density population // *Can. J. Zool.* Vol.76. No.12. P.2255–2261.
- Blasius B., Huppert A., Stone L. 1999. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended systems // *Nature*. Vol.399. No.6734. P.354–359.
- Block W.M., Brennan L.A. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications // *Current Ornithology*. Vol.11. P.35–91.
- Blumstein D.T. 1997. Infanticide among golden marmots (*Marmota caudata aurea*) // *Ethol. Ecol. Evol.* Vol.9. No.2. P.169–173.
- Bock C.E., Jones Z.F. 2004. Avian habitat evaluation: Should counting birds count? // *Front. Ecol. Environ.* Vol.2. No.8. P.403–410.
- Bond M.L., Wolff J.O., Krackow S. 2003. Recruitment sex ratios in gray-tailed voles (*Microtus canicaudus*) in response to density, sex ratio, and season // *Can. J. Zool.* Vol.81. No.8. P.1306–1311.
- Bondrup-Nielsen S. 1987. Demography of *Clethrionomys gapperi* in different habitats // *Can. J. Zool.* Vol.65. No.2. P.277–283.
- Bondrup-Nielsen S. 1993. Food preference and diet of the wood lemming (*Myopus schisticolor*) // *The biology of lemmings*. Linnean Society Symposium. Academic Press. Ser. No.15. P.303–309.
- Bondrup-Nielsen S. 1986. Investigation of spacing behaviour of *Clethrionomys gapperi* by experimentation // *J. Animal Ecol.* Vol.55. No.1. P.269–280.
- Bondrup-Nielsen S., Foley P.M. 1993. Long-term effects of malnutrition on reproduction: a laboratory study with meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and red-backed voles, *Clethrionomys gapperi* // *Can. J. Zool.* Vol.72. No.2. P.232–238.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A. 1988. Demography during a population crash of the wood lemming, *Myopus schisticolor* // *Can. J. Zool.* Vol.66. No.11. P.2442–2448.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A. 1988. Predicting stable and cyclic populations of *Clethrionomys* // *Oikos*. Vol.52. No.2. P.178–185.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A. 1986. Reproduction and spacing behaviour of females in peak density population of *Clethrionomys glareolus* // *Holarct. Ecol.* Vol.9. No.2. P.109–112.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A., Fredriksson R., Fredga K. 1993. Demography of the wood lemming (*Myopus schisticolor*) // *The Biology of Lemmings*. Linnean Society Symposium. Academic Press. Ser. No.15. P.493–507.
- Boone R.B., Krohn W.B. 2000. Predicting broad-scale occurrences of vertebrates in patchy landscapes // *Landscape Ecology*. Vol.15. No.1. P.63–74.
- Boonstra R. 1989. Life history variation in maturation in a fluctuating meadow vole population (*Microtus pennsylvanicus*) // *Oikos*. Vol.54. No.3. P.265–274.
- Boonstra R. 1994. Population cycles in microtine: the senescence hypothesis // *Evol. Ecol.* Vol.8. No.2. P.196–219.
- Boonstra R., Barker J.M., Castillo J., Fletcher Q.E. 2007. The role of the stress axis in life-history adaptations // J.O. Wolff, P.W. Sherman (eds.). *Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective*. University of Chicago Press. P.139–155.
- Boonstra R., Boag P.T. 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones // *J. Anim. Ecol.* Vol.61. No.2. P.339–352.
- Boonstra R., Dantzer B., Delehanty B., Fletcher Q.E., Sheriff M.J. 2014. Equipped for life in the boreal forest: The role of the stress axis in mammals // *Arctic*. Vol.67. No.5. P.82–97.
- Boonstra R., Krebs C.J. 1977. A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii* // *Can. J. Zool.* Vol.55. No.7. P.1166–1175.
- Boonstra R., Krebs C.J. 2006. Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada // *J. Anim. Ecol.* Vol.75. No.6. P.1269–1284.
- Boonstra R., Krebs C.J. 2012. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // *Oecologia*. Vol.168. No.3. P.601–620.

- Boonstra R., Krebs C.J., Stenseth N.C. 1998. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase // *Ecology*. Vol.79. No.5. P.1479–1488.
- Boonstra R., Rodd F.H. 1983. Regulation of breeding density in *Microtus pennsylvanicus* // *J. Anim. Ecol.* Vol.52. No.3. P.757–780.
- Boos J.D., Watt W.R. 1997. [Электронный ресурс]. Small mammal habitat associations in the Lake Abitibi model forest of Northeastern Ontario. OMNR, Northeast Science & Technology. 48 p. <http://www.mnr.gov.on.ca/stdprodconsume/groups/lr/@mnr/@lueps/>
- Borkowska A., Borowski, Z., Krysiuk K. 2009. Multiple paternity in free-living root voles (*Microtus oeconomus*) // *Behav. Processes*. Vol.82. No.2. P.211–213.
- Borowski S., Dehnel A. 1952. Materiały do biologii Soricidae // *Annals. Univ. Mariae Curle-Sklodowska. Sect.C*. Vol.7. No.6. P.305–448.
- Borowski Z. 2011. The impact of predation on small rodent population dynamics as exemplified by the root vole (*Microtus oeconomus*) // VIth European Congress of Mammalogy. P.114.
- Boutin S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future // *Can. J. Zool.* Vol.68. No.2. P.203–220.
- Bowers M.A., Matter S.F. 1997. Landscape ecology of mammals: Relationships between density and patch size // *J. Mammal.* Vol.78. No.4. P.999–1013.
- Bowler D.E., Benton T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // *Biol. Rev.* Vol.80. No.2. P.205–225.
- Bowman J., Forbes G., Dilworth T. 2001. Landscape context and small-mammal abundance in a managed forest // *For. Ecol. Manage.* Vol.140. No.2–3. P.249–255.
- Bowman J., Phoenix R.D., Sugar A., Dawson F.N., Holborn G. 2008. Spatial and temporal dynamics of small mammals at a regional scale in Canadian boreal forest // *J. Mammal.* Vol.89. No.2. P.381–387.
- Bowman J.C., Sleep D., Forbes G.J., Edwards M. 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales // *For. Ecol. Manag.* Vol.129. No 1–3. P.119–124.
- Bowyer R.T., Kie J.G. 2006. Effects of scale on interpreting life-history characteristics of ungulates and carnivores // *Diversity Distrib.* Vol.12. No.3. P.244–257
- Boyce M.S. 2006. Scale for resource selection functions // *Diversity Distrib.* Vol.12. No.3. P.269–276.
- Bradshaw W.E., Holzapfel C.M. 2006. Evolutionary response to rapid climate change // *Science*. Vol.312. No.5779. P.1477–1478.
- Brambell F.W., Hall K. 1939. Reproduction of the field vole, *Microtus agrestis hirtus* Bellamy // *Proc. Zool. Soc. Lond. Ser.A*. Vol.109. No.2–3. P.133–138.
- Brandt M.J., Lambin X. 2007. Movement patterns of a specialist predator, the weasel *Mustela nivalis* exploiting asynchronous cyclic field vole *Microtus agrestis* populations // *Acta Theriol.* Vol.52. No.1. P.13–25.
- Breed W.G. 1969. Oestrus and ovarian histology in the lactating vole (*Microtus agrestis*) // *J. Reprod. Fert.* Vol.18. No.1. P.33–42.
- Brommer J.E., Pietiäinen H., Kolunen H. 2002. Reproduction and survival in a variable environment: the Ural owl and the three year vole cycle // *The Auk*. Vol.119. No.2. P.544–550.
- Brommer J.E., Pietiäinen H., Ahola K., Karell P., Karstinen T., Kolunen H. 2010. The return of the vole cycle in southern Finland refutes the generality of the loss of cycles through “climatic forcing” // *Global Change Biol.* Vol.16. No.2. P.577–586.
- Bronson F.H. 1985. Mammalian reproduction: an ecological perspective // *Biol. Reprod.* Vol.32. No.1. P.634–26.
- Bronson F.H. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. Chicago: University of Chicago Press. 325 p.
- Bronson F.H. 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals // *Phil. Trans. R. Soc. Ser.B*. Vol.364. No.1534. P.3331–3340.
- Bronson F.H, Manning J.M. 1991. The energetic regulation of ovulation: a realistic role of body fat // *Biol. Reprod.* Vol.44. No.6. P.945–950.
- Bronson F.H., Heideman P.D. 1994. Seasonal regulation of reproduction in mammals // E. Knobil, J.D. Neill (eds.). *The physiology of reproduction*. 2nd ed. New York: Raven Press. P.541–583.

- Brook B.W., Bradshaw C.J.A. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species // *Ecology*. Vol.87. No.6. P.1445–1451.
- Brown J.H., Mehlman D.W., Stevens G.C. 1995. Spatial Variation in Abundance // *Ecology*. Vol.76. No.7. P.2028–2043.
- Brown J.H., Stevens G.C., Kaufman D.M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol.27. No.1. P.597–623.
- Brown L.N. 1967. Ecological distribution of six species of shrews and comparison of sampling methods in the central Rocky Mountains // *J. Mammal.* Vol.48. No.4. P.617–623.
- Bryja J., Nesvadbová J., Heroldová M., Jánová E., Losík J., Tkadlec E. 2005. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation // *Can. J. Zool.* Vol.83. No.11. P.1391–1399.
- Bujalska G. 1970. Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // *Acta Theriol.* Vol.15. No.25. P.381–412.
- Bujalska G. 1975. Reproduction and mortality of bank vole and the changes in the size of island population // *Acta Theriol.* Vol.20. No.3. P.41–56.
- Bujalska G. 1983. Reproduction // *Ecology of the bank vole*. *Acta Theriol.* Vol.28. Suppl.1. P.148–161.
- Bujalska G. 1985a. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *Clethrionomys glareolus* // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.22. No.3. P.331–342.
- Bujalska G. 1985b. Population dynamics of an island population of *Clethrionomys glareolus* // *Acta Zool. Fennici.* No.173. P.29–34.
- Bujalska G. 1989. Trap line and trap grid as methods of estimation of population parameters in the bank vole inhabiting Crabapple Island // *Acta Theriol.* Vol.34. No.23. P.325–337.
- Bujalska G. 1996. Population dynamics in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // *European mammals. Proceedings of the I-th European congress of mammalogy*. Lisboa: Museu Bocage. P.163–176.
- Burger J.R., Chesh A.S., Castro R.A., Ortiz Tolhuysen L., Torre I., Ebensperger L.A., Hayes L.D. 2009. The influence of trap type on evaluating population structure of the semifossorial and social rodent *Octodon degus* // *Acta Theriol.* Vol.54. No.4. P.311–320.
- Burthe S., Telfer S., Begon M., Bennett M., Smith A., Lambin X. 2008. Cowpox virus infection in natural field vole *Microtus agrestis* populations: significant negative impacts on survival // *J. Anim. Ecol.* Vol.77. No.1. P.110–119.
- Burthe S., Telfer S., Lambin X., Bennett M., Carlsak D., Smith A., Begon M. 2006. Cowpox virus infection in natural field vole *Microtus agrestis* populations delayed density dependence and individual risk // *J. Anim. Ecol.* Vol.75. No.6. P.1416–1425.
- Bush E.R., Buesching C.D., Slade E.M., Macdonald D.W. 2012. Woodland recovery after suppression of deer: Cascade effects for small mammals, wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Myodes glareolus*) // *PLoS ONE*. Vol.7. No.2. e31404. P.1–9.
- Butler M.P., Trumbull J.J., Turner K.W., Zucker I. 2007. Timing of puberty and synchronization of seasonal rhythms by simulated natural photoperiods in female *Siberian hamsters* // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* Vol.293. No.1. R413–R420.
- Butterfield J., Coulson J.C., Wanless S. 1981. Studies on the distribution, food, breeding biology and relative abundance of the Pygmy and Common shrews (*Sorex minutus* and *S. araneus*) in upland areas of northern England // *J. Zool.* Vol.195. No.2. P.169–180.
- Calder W.A. 1983. An allometric approach to population cycles of mammals // *J. Theor. Biol.* Vol.100. No.2. P.275–282.
- Cameron E.Z. 2004. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers–Willard hypothesis: evidence for a mechanism // *Proc. R. Soc. Lond. Ser.B.* Vol.271. No.1549. P.1723–1728.
- Campbell M.T., Slade N.A. 1995. The effect of maternal mass on litter size and offspring survival in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) // *Can. J. Zool.* Vol.73. No.1. P.133–140.
- Carey A.B., Harrington C.A. 2001. Small mammals in young forests: implications for management for sustainability // *For. Ecol. Manag.* Vol.154. No.1. P.289–309.

- Carey A.B., Kershner J., Biswell B. de Toledo L.D. 1999. Ecological scale and forest development: squirrels, dietary fungi, and vascular plants in managed and unmanaged forests // Wildl. Monogr. No.142. P.3–71.
- Carleton M.D., Gardner A.L., Pavlinov I.Ya., Musser G.G. 2014. The valid generic name for red-backed voles (Muroidea: Cricetidae: Arvicolinae): restatement of the case for *Myodes* Pallas, 1811 // J. Mammal. Vol.95. No.5. P.943–959.
- Carleton M.D., Musser G.G., Pavlinov I.Ya. 2003. *Myodes* Pallas, 1811, is the valid name for the genus of red-backed voles // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб. С.96–98.
- Carslake D., Cornulier T., Inchausti P., Bretagnolle V. 2011. Spatio-temporal covariation in abundance between the cyclic common vole *Microtus arvalis* and other small mammal prey species // Ecography. Vol.34. No.2. P.327–335.
- Castién E., Gosálbez J. 1998. Breeding, abundance and population structure of the Bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in the western Pyrenees // Misc. Zool. Vol.21. No.2. P.25–34.
- Castién E., Gosálbez J. 1999. Habitat and food preferences in a guild of insectivorous mammals in the Western Pyrenees // Acta Theriol. Vol.44. No.1. P.1–13.
- Castleberry S.B., Wood P.B., Ford W.M., Castleberry N.L., Mengak M.T. 2002. Summer microhabitat selection by foraging Allegheny woodrats (*Neotoma magister*) in a managed forest // Am. Midl. Nat. Vol.147. No.1. P.93–101.
- Cavanagh R.D., Lambin X., Ergon T., Bennett M., Graham I.M., van Sooling D., Begon M. 2004. Disease dynamics in cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis*): cowpox virus and vole tuberculosis (*Mycobacterium microti*) // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.271. No.1541. P.859–867.
- Čermák P., Ježek J. 2005. Effect of tree seed crop on small mammal populations and communities in oak and beech forests in the Drahaný Upland (Czech Republic) // J. For. Sci. Vol.51. No.1. P.6–14.
- Charbonnel N., Chaval Y., Berthier K., Deter J., Morand S., Palme R., Cosson J.-F. 2008. Stress and demographic decline: A potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations // Physiol. Biochem. Zool. Vol.81. No.1. P.63–73.
- Charnov E.L., Finerty J.P. 1980. Vole population cycles: A case for kin-selection // Oecologia. Vol.45. No.1. P.1–2.
- Chelkowska H. 1967. An attempt at comparing two methods of trapping small rodents (in pitfalls and live traps) // Ekol. Polska. A.15. No.40. P.779–785.
- Cheveau M., Drapeau P., Imbeau L., Bergeron Y. 2004. Owl winter irruptions as an indicator of small mammal population cycles in the boreal forest of eastern North America // Oikos. Vol.107. No.1. P.190–198.
- Chitty D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. Vol.38. No.1. P.99–113.
- Chitty D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // Proc. Ecol. Soc. Austral. Vol.2. P.51–78.
- Christensen P. 2006. [Электронный ресурс]. The long-term decline of the grey-sided vole (*Clethrionomys rufocanus*) in boreal Sweden: importance of focal forest patch and matrix. Doctor. dissert. Umeå University. <http://umu.diva-portal.org/smash/get/diva2:144846/FULLTEXT01>
- Christensen P., Ecke F., Sandstrom P., Nilsson M., Hornfeldt B. 2008. Can landscape properties predict occurrence of grey-sided voles? // Popul. Ecol. Vol.50. No.2. P.169–179.
- Christian J.J. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. Vol.31. No.3. P.241–259.
- Christian J.J. 1980. Endocrine factors in population regulation // M.N. Cohen, R.S. Malpass, H.G. Klein (eds.). Biosocial mechanisms of population regulation. New Haven: Yale Univ. Press. P.55–115.
- Christian J.J., Davis D.E. 1964. Endocrines, behavior and populations // Science. Vol.146. No.3651. P.1550–1560.
- Churchfield S. 1980. Population dynamics and seasonal fluctuations in numbers of the common shrew in Britain // Acta Theriol. Vol.25. No.37. P.415–424.
- Churchfield S. 1990. The Natural History of Shrews. Comstock Publishing Associates. Ithica, New York. 178 p.

- Churchfield S., Hollier J., Brown V.K. 1995. Population dynamics and survivorship patterns in the common shrew *Sorex araneus* in southern England // *Acta Theriol.* Vol.40. No.1. P.53–68.
- Churchfield S., Sheftel B.I., Moraleva N.V., Shvarts E.A. 1997. Habitat occurrence and prey distribution of a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // *J. Zool.* Vol.241. No.1. P.55–71.
- Clarke J.R., Hellwing S. 1983. Fertility of the post-partum bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // *J. Reprod. Fertil.* Vol.68. No.1. P.241–246.
- Clough G.C. 1963. Biology of the Arctic shrew, *Sorex arcticus* // *Am. Midl. Nat.* Vol.69. No.1. P.69–81.
- Clutton-Brock T. Sheldon B.C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology // *Trends Ecol. Evol.* Vol.25. No.10. P.562–573.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.F. 1981. Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals // *Nature.* Vol.289. No.5797. P.487–489.
- Clutton-Brock T.H., Iason G.R. 1986. Sex ratio variation in mammals // *Q. Rev. Biol.* Vol.61. No.3. P.339–374.
- Cockburn A., Legge S., Double M.C. 2002. Sex ratios in birds and mammals: can the hypotheses be disentangled? // I.C.W. Hardy (ed.). *Sex Ratios: Concepts and Research Methods.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. P.266–286.
- Cole F.R., Batzli G.O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population // *J. Mammal.* Vol.59. No.4. P.809–819.
- Cole F.R., Batzli G.O. 1979. Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois // *J. Anim. Ecol.* Vol.48. No.2. P.455–470.
- Coppeto S.A., Kelt D.A., Van Vuren D.H., Wilson J.A., Bigelow S. 2006. Habitat associations of small mammals at two spatial scales in the northern Sierra Nevada // *J. Mammal.* Vol.87. No.2. P.402–413.
- Corkum C.V. 1999. [Электронный ресурс]. Response of small mammals to landscape structure at multiple spatial scales. M.Sc. Thesis. Edmonton: University of Alberta. 87 p. <http://www.collectionscanada.gc.ca/obj/s4/f2/dsk2/ftp01/MQ47018.pdf>
- Cornulier T., Yoccoz N.G., Bretagnolle V., Brommer J.E., Butet A., Ecke F., Elston D.A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Huitu O., Imholt C., Ims R.A., Jacob J., Jędrzejewska B., Millon A., Petty S.J., Pietiäinen H., Tkadlec E., Zub K., Lambin X. 2013. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // *Science.* Vol.340. No.6128. P.63–66.
- Corthum K.W. 1967. Reproduction and duration of placental scars in the prairie vole and the eastern vole // *J. Mammal.* Vol.48. No.2. P.287–292.
- Côté M., Ferron J., Gagnon R. 2003. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce // *Can. J. For. Res.* Vol.33. No.12. P.2362–2371.
- Creel S. 2001. Social dominance and stress hormones // *Trends Ecol. Evol.* Vol.16. No.9. P.491–497.
- Crowcroft P. 1956. On the life span of the common shrew (*Sorex araneus* L.) // *Proc. Zool. Soc. Lond.* Vol.127. No.2. P.285–292.
- Crowcroft P. 1957. The life of the shrew. London: Max Reinhardt. 166 p.
- Cudworth N.L., Koprowski J.L. 2010. *Microtus californicus* (Rodentia: Cricetidae) // *Mammalian Species.* Vol.42. No.1. P.230–243. (American Society of Mammalogists).
- Cushman S.A., Evans J., McGarigal K. 2010. Landscape ecology: past, present and future // S. Cushman, F. Huettmann (eds.). *Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation.* New York: Springer-Verlag. P.65–82.
- Dahlgren J., Oksanen L., Sjödin M., Olofsson J. 2007. Interactions between gray-sided voles (*Clethrionomys rufocanus*) and bilberry (*Vaccinium myrtillus*), their main winter food plant // *Oecologia.* Vol.152. No.3. P.525–532.
- Davidson A.D., Detling J.K., Brown J.H. 2012. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands // *Front. Ecol. Environ.* Vol.10. No.9. P.477–486.
- Dehnel A. 1949. Studies of the genus *Sorex* L. // *Ann. UMCS. Sectio C.* Vol.4. No.2. S.17–102.

- Dehnel A. 1952. The biology of breeding the common shrew (*Sorex araneus* L.) in laboratory conditions // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sect.C. Vol.7. No.6. P.359–376.
- Deitloff J., Falcy M.R., Krenz J.D., McMillan B.R. 2010. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years // J. Mammal. Vol.91. No.1. P.193–199.
- Delattre P., De Sousa B., Fichet-Calvet E., Quere J.P., Giraudoux P. 1999. Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis* // Landscape Ecol. Vol.14. P.401–412.
- Delattre P., Giraudoux P., Baudry J., Musard P., Toussaint M., Truchetet D., Stahl P., Lazarine-Poule M., Artois M., Damange, J.P., Quere, J.P. 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics // Agriculture, Ecosyst. Env. Vol.39. No.3–4. P.153–169.
- Delattre P., Giraudoux P., Baudry J., Quere J.P., Fichet E. 1996. Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales // Landscape Ecol. Vol.11. No.5. P.279–288.
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G., Van Dyck H. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint // Oikos. Vol.102. No.2. P.417–426.
- Díaz M., Torre I., Arrizabalaga A. 2010. Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations // Acta Theriol. Vol.55. No.3. P.251–260.
- Diekmail C.R. 1999. Rodent-ecosystem relationships: a review // G. Singelton, L. Hids, H. Leirs, Z. Zhang (eds.). Ecologically based rodent managment. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Reseach. P.113–133.
- Dobson F.S., Murie J.O. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns: evidence from Columbian ground squirrels // Am. Nat. Vol.129. No.3. P.382–397.
- Dobson F.S., Myers P. 1989. The seasonal decline in the litter size of meadow voles // J. Mammal. Vol.70. No.1. P.142–152.
- Dokuchaev N.E. 1989. Population ecology of *Sorex* shrews in North-East Siberia // Ann. Zool. Fennici. Vol.26. No.4. P.371–379.
- Douglas R.J. 1976. Spatial interactions and microhabitat selections of two locally sympatric voles, *Microtus montanus* and *Microtus pennsylvanicus* // Ecology. Vol.57. No.2. P.346–352.
- Doyle A.T. 1987. Microhabitat separation among sympatric microtines, *Clethrionomys californicus*, *Microtus oregoni* and *M. richardsoni* // Am. Midl. Nat. Vol.118. No.2. P.258–265.
- Doyon F., Higgelke P.E., MacLeod H.L. 2000. [Электронный ресурс]. Southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*). Prepared for Millar Western Forest Products' Biodiversity Assessment Project. KBM Forestry Consultants Inc. Thunder Bay, Ontario. 13 p. http://isfort.uqo.ca/sites/isfort.uqo.ca/files/fichiers/publications_IQAFF/southern_red_backed_vole_HSM.pdf
- Duchesne D., Gauthier G., Berteaux D. 2011. Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic // Oecologica. Vol.167. No.4. P.967–980.
- Dueser R.D., Hallett J.G. 1979. Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna // Oikos. Vol.35. No.3. P.293–297.
- Dueser R.D., Shugart H.H. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna // Ecology. Vol.59. No.1. P.89–98.
- Duhamel R., Quere J.-P., Delattre P., Giraudoux P. 2000. Landscape effects on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris* Sherman) // Landscape Ecol. Vol.15. No.2. P.89–98.
- Dunmire W.W. 1960. An altitudinal survey of reproduction in *Peromyscus maniculatus* // Ecology. Vol.41. No.1. P.174–182.
- Ebenhard T. 1990. A colonization strategy in field voles (*Microtus agrestis*): Reproductive traits and body size // Ecology. Vol.71. No.5. P.1833–1848.
- Ebensperger L.A., Blumstein D.T. 2007. Nonparental infanticide // J.O. Wolff, P.W. Sherman (eds.). Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. P.267–279.

- Eccard J.A., Ylönen H. 2006. Adaptive food choice of bank voles in a novel environment: choices enhance reproductive status in winter and spring // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.43. P.2–8.
- Eccard J.A., Jokinen I., Ylönen H. 2011. [Электронный ресурс]. Loss of density-dependence and incomplete control by dominant breeders in a territorial species with density outbreaks // *BMC Ecology*. 11:16. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/11/16/>
- Eccard J.A., Ylönen H. 2001. Initiation of breeding after winter in bank voles: effects of food and population density // *Can. J. Zool.* Vol.79. No.10. P.1743–1753.
- Ecke F. 2003. [Электронный ресурс]. Effects of landscape patterns on small mammal abundance. Luleå: Luleå univ. Technol. 25 p. <http://epubl.ltu.se/1402-1544/2003/30/LTU-DT-0330-SE.pdf>
- Ecke F., Christensen P., Sandstrom P., Hornfeldt B. 2006. Identification of landscape elements related to local declines of a boreal grey-sided vole population // *Landscape Ecol.* Vol.21. No.4. P.485–497.
- Ekerholm P., Oksanen L., Oksanen T. 2001. Long-term dynamics of voles and lemmings at the timberline and above the willow limit as a test of hypothesis on trophic interactions // *Ecography*. Vol.24. No.5. P.555–568.
- Ekerholm P., Oksanen L., Oksanen T., Schneider M. 2004. The impact of short-term predator removal on vole dynamics in an arctic-alpine landscape // *Oikos*. Vol.106. No.3. P.457–468.
- Elias S.P., Witham J.W., Hunter M.L. 2006. A cyclic red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) population and seedfall over 22 years in Maine // *J. Mammal.* Vol.87. No.3. P.440–445.
- Elkinton J.S., Liebhold A.M., Muzika R-M. 2004. Effects of alternative prey on predation by small mammals on gypsy moth pupae // *Popul. Ecol.* Vol.46. No.2. P.171–178.
- Elmhagen B., Hellstrom P., Angerbjorn A., Kindberg J. 2011. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.48. No.3. P.167–179.
- Elton C.S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // *Br. J. Exper. Biol.* Vol.2. P.119–163.
- Elton C., Ford E.B., Baker J.R., Gardner A.D. 1931. The health and parasites of a wild mouse population // *Proc. Zool. Soc. Lond.* Vol.101. No.3. P.657–721.
- Engen S., Saether B.-E. 2005. Generalizations of the Moran effect explaining spatial synchrony // *Am. Nat.* Vol.166. No.5. P.603–612.
- Ergon T. 2007. Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: When should overwintering small rodents start breeding? // *Ecoscience*. Vol.14. No.3. P.330–346.
- Ergon T., Ergon R., Begon M., Telfer S., Lambin X. 2011. Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles // *Oikos*. Vol.120. No.6. P.934–940.
- Ergon T., MacKinnon J.L., Stenseth N.C., Boonstra R., Lambin X. 2001. Mechanisms for delayed density-dependent reproductive traits in field voles, *Microtus agrestis*: the importance of inherited environmental effects // *Oikos*. Vol.95. No.2. P.185–197.
- Ergon T., Speakman J.R., Scantlebury M., Cavanagh R., Lambin X. 2004. Optimal body size and energy expenditure during winter: why are voles smaller in declining populations? // *Am. Nat.* Vol.163. No.3. P.442–457.
- Eriksson M. 1984. Winter breeding in three rodent species, the bank vole *Clethrionomys glareolus*, the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* and the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in southern Sweden // *Ecography*. Vol.7. No.4. P.428–429.
- Erlinge S., Danell K., Frodin P., Hasselquist D., Nilsson P., Olofsson E.B., Svensson M. 1999. Asynchronous population dynamics of Siberian lemmings across the Palaearctic tundra // *Oecologia*. Vol.119. No.4. P.493–500.
- Eskelinen O. 2004. [Электронный ресурс]. Studies on the ecology of the wood lemming, *Myopus schisticolor*. PhD Dissertations in Biology. Joensuu: University of Joensuu. 74 p. <https://www2.uef.fi/documents/1054012/1063814/eskelinen.pdf/bed6715c-bbd8-40fa-b832-1e30c1ba1957>
- Eskelinen O. 2002. Diet of the wood lemming *Myopus schisticolor* // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.39. No.1. P.49–57.
- Eskelinen O., Sulkava P., Sulkava R. 2004. Population fluctuations of the wood lemming *Myopus schisticolor* in eastern and western Finland // *Acta Theriol.* Vol.49. No.2. P.191–202.

- Esther A., Imholt C., Perner J., Schumacher J., Jacob J. 2014. Correlations between weather conditions and common vole (*Microtus arvalis*) densities identified by regression tree analysis // Basic Appl. Ecol. Vol.15. No.1. P.75–84.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. Vol.34. P.487–515.
- Falck W., Bjørnstad O.N., Stenseth N.C. 1995. Voles and lemmings — chaos and uncertainty in fluctuating populations // Proc. R. Soc. Lond. B. Vol.262. No.1365. P.363–370.
- Falls J.B., Falls E.A., Fryxell J.M. 2007. Fluctuations of deer mice in Ontario in relation to seed crops // Ecol. Monogr. Vol.77. No.1. P.19–32.
- Farina A. 2007. Principles and methods in landscape ecology: towards a science of the landscapes. Dordrecht; London: Springer. 412 p. (Landscape series. Vol.3).
- Fasola M., Canova L. 2000. Asymmetrical competition between the bank vole and the wood mouse, a removal experiment // Acta Theriol. Vol.45. No.3. P.353–365.
- Feore S.M., Bennett M., Chantrey J., Jones T., Baxby D., Begon M. 1997. The effect of cowpox virus infection on fecundity in bank voles and wood-mice // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.264. No.1387. P.1457–1461.
- Fernandez F.A.S., Evans P.R., Dunstone N. 1994. Local variation in rodent communities of Sitka spruce plantations — the interplay of successional stage and site-specific habitat parameters // Ecography. Vol.17. No.4. P.305–313.
- Fichet-Calvet E., Pradier B., Quére J.P., Giraudoux P., Delattre P. 2000. Landscape composition and vole outbreaks: evidence from an eight year study of *Arvicola terrestris* // Ecography. Vol.23. No.6. P.659–668.
- Finch O.-D., Van der Kooij J. 2005. The discovery of the masked shrew (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) in southern Norway provides a further suggestion for the post-glacial colonisation of Scandinavia // Mammal. Biol. Vol.70. No.5. P.307–311.
- Fisher J.T. 2010. [Электронный ресурс]. Cross-Scale habitat selection by terrestrial and marine mammals. Dissert. University of Victoria. 178 p. <http://web.uvic.ca/~serg/papers/Jason%20T%20Fisher%20PhD%20Dissertation.pdf>
- Fisher J.T., Boutin S., Hannon S.J. 2005. The protean relationship between boreal forest landscape structure and red squirrel distribution at multiple spatial scales // Landscape Ecol. Vol.20. No.1. P.73–82.
- Flowerdew J.R. 1985. The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice // Symposium of the Zoological Society of London. Vol.55. P.315–338.
- Flowerdew J.R., Shore R.F., Poulton S.M.C., Sparks T.H. 2004. Live trapping to monitor small mammals in Britain // Mammal. Rev. Vol.34. No.1–2. P.31–50.
- Forbes K.M., Stuart P., Mappes T., Hoset K.S., Henttonen H., Huitu O. 2014. Diet quality limits summer growth of field vole populations // PLoS One. 9(3). e91113.
- Forman R.T.T., Godron M. 1986. Landscape Ecology. New York: John Wiley & Sons. 620 p.
- Frank S.A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol.21. No.1. P.13–55.
- Fraser D. 2000. Species at the Edge: The Case for Listing of Peripheral Species // L.M. Darling (ed.). Proceedings of a Conference on the Biology and Management of Species and Habitats at Risk. Kamloops. Vol.1. P.49–53.
- Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. 1976. Fertile XX- and XY-type females in the wood lemmings *Myopus schisticolor* // Nature. Vol.261. No.5557. P.225–227.
- Freeland W.J. 1974. Vole cycles: another hypothesis // Am. Natur. Vol.108. No.960. P.238–245.
- Frisch R.E. 1984. Body fat, puberty and fertility // Biol. Rev. Vol.59. No.2. P.161–188.
- Fuller W.A. 1969. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, N.W.T. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory // Ann. Zool. Fennici. Vol.6. No.1. P.113–144.
- Fuller W.A. 1977. Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: Numbers and survival // Can. J. Zool. Vol.55. No.1. P.42–51.

- Gaines M.S., Robinson G.R., Diffendorfer J.E., Holt R.D., Johnson M.L. 1992. The effects of habitat fragmentation on small mammal populations // D.R. McCullough, R.H. Barret (eds.). *Wildlife 2001: Populations*. London, U.K.: Elsevier Applied Science. P.875–885.
- Gaines M.S., Stenseth N.D., Johnson M.L., Ims R.A., Bondrup-Nielsen S. 1991. A response to solving the enigma of population cycles with a multifactorial perspective // *J. Mammal.* Vol.72. No.3. P.627–631.
- Gashwiler J.S. 1977. Reproduction of the California red-backed vole in Western oregon // *Northwest Science*. Vol.51. No.1. P.56–59.
- Gauthier G., Berteaux D., Krebs C.J., Reid D. 2009. Arctic lemmings are not simply food limited — a comment on Oksanen et al. // *Evol. Ecol. Res.* Vol.11. No.3. P.483–484
- Genoud M. 1988. Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications // *Mamm. Rev.* Vol.18. No.4. P.173–193.
- George S.B., Choate J.R., Hugh H. 1986. *Blarina brevicauda* // *Mammalian Species*. No.261. P.1–9. (American Society of Mammalogists).
- Getz L.L. 1968. Influence of water balance and microclimate on the local distribution of the redback vole and white-footed mouse // *Ecology*. Vol.49. No.2. P.276–285.
- Getz L.L. 1985. Habitats // R.H. Tamarin (ed.). *Biology of new world Microtus*. Special publication. No.8. (American Society of Mammalogists). P.286–309.
- Getz L.L. 1989. A 14-year study of *Blarina brevicauda* populations in East-Central Illinois // *J. Mammal.* Vol.70. No.1. P.58–66.
- Getz L.L., Hofmann J.E., McGuire B., Dolan T.W. 2001. Twenty-five years of population fluctuations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in three habitats in east-central Illinois // *J. Mammal.* Vol.82. No.1. P.22–34.
- Getz L.L., Hofmann J.E., McGuire B., Oli M.K. 2004. Population dynamics of the northern short-tailed shrew, *Blarina brevicauda*: insights from a 25-year study // *Can. J. Zool.* Vol.82. No.11. P.1679–1686.
- Getz L.L., Oli M.K., Hofmann J.E., McGuire B. 2005. The influence of immigration on demography of sympatric voles // *Acta Theriol.* Vol.50. No.3. P.323–342.
- Getz L.L., Oli M.K., Hofmann J.E., McGuire B. 2006. Vole population fluctuations: factors that initiate and determine fluctuations and the intervals between fluctuations of *Microtus ochrogaster* // *J. Mammal.* Vol.87. No.2. P.387–393.
- Getz L.L., Oli M.K., Hofmann J.E., McGuire B. 2007. Vole population dynamics: factors affecting peak densities and amplitudes of annual population fluctuations of *Microtus pennsylvanicus* // *Acta Theriol.* Vol.52. No.2. P.159–170.
- Getz L.L., Ozgul A., Oli M.K., Hofmann J.E., McGuire B. 2006. Dynamics of vole populations: An experimental evaluation of the influence of food resources // *Acta Theriol. Sinica*. Vol.26. No.2. P.114–122.
- Getz L.L., Ozgul A., Oli M.K., Hofmann J.E., McGuire B. 2007. Dynamics of sympatric vole populations: influence of interspecific competition // *Acta Zool. Sinica*. Vol.53. No.5. P.800–811.
- Getz L.L., Simms L.E., McGuire B. 2000. Nestling survival and population cycles in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Can. J. Zool.* Vol.78. No.10. P.1723–1731.
- Gilbert B.S., Krebs C.J. 1991. Population dynamics of *Clethrionomys* and *Peromyscus* in southwestern Yukon 1973–1989 // *Holarct. Ecol.* Vol.14. No.4. P.250–259.
- Gilbert B.S., Krebs C.J., Talarico D., Cichowski D.B. 1986. Do *Clethrionomys rutilus* females suppress maturation in juvenile females? // *J. Anim. Ecol.* Vol.55. No.2. P.543–552.
- Gilg O., Sittler B., Hanski I. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic // *Global Change Biol.* Vol.15. No.11. P.2634–2652.
- Gilg O., Sittler B., Hurstel A., Delattre P., Hanski I. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland // *Oikos*. Vol.113. No.2. P.193–216.
- Gillis E.A., Hik D.S., Boonstra R., Karels T.J., Krebs C.J. 2005. Being high is better: effects of elevation and habitat on arctic ground squirrel demography // *Oikos*. Vol.108. No.2. P.231–240.

- Ginzburg L. 1998. Inertial growth, population dynamics based on maternal effects // T.A. Mousseau, C.W. Fox (eds.). *Maternal effects as adaptations*. New York: Oxford Univ. Press. P.42–53.
- Ginzburg L., Taneyhill D. 1994. Population cycles of forest Lepidoptera, a maternal effects hypothesis // *J. Anim. Ecol.* Vol.63. No.1. P.79–92.
- Gittleman J.Z., Thompson S.D. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction // *Amer. Zool.* Vol.28. No.3. P.863–875.
- Glen P. 1990. Food, sex, time and effort in small mammals: energy allocation strategies for survival and reproduction // *Behavior*. Vol.114. No.1–4. P.191–205.
- Gliwicz J. 1975. Age structure and dynamics of number in an island population of bank voles // *Acta Theriol.* Vol.20. No.4. P.57–69.
- Gliwicz J. 1983. Age structure // *Acta Theriol.* Vol.28. Suppl.1. P.111–117.
- Gliwicz J. 1990a. Habitat-dependent reproductive success in bank voles // R.H. Tamarin, R.S. Ostfeld, S.R. Pugh, G. Bujalska (eds.). *Social systems and population cycles in voles*. Basel: Birkhauser Verlag. P.169–179.
- Gliwicz J. 1990b. The first born, their dispersal and vole cycles // *Oecologia*. Vol.83. No.4. P.519–522.
- Gliwicz J. 1996. Life history of voles: growth and maturation in seasonal cohorts of the root vole // *Misc. Zool.* Vol.19. No.1. P.1–12.
- Gliwicz J., Andrzejewski R., Bujalska G., Petruszewicz D.K. 1968. Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). I. Dynamics of cohorts // *Acta Theriol.* Vol.13. No.23. P.401–413.
- Gliwicz J., Taylor J.R.E. 2002. Comparing life histories of shrews and rodents // *Acta Theriol.* Vol.47. Suppl.1. P.185–208.
- Glorvigen P. 2012. [Электронный ресурс]. Vole population cycles and the role of colonization. A dissertation for the degree of Philosophiae Doctor. University of Tromsø. 36 p. <http://munin.uit.no/bitstream/handle/10037/4655/thesis.pdf?sequence=2>
- Gockel J., Ruf T. 2001. Alternative seasonal reproductive strategies in wild rodent populations // *J. Mammal.* Vol.82. No.4. P.1034–1046.
- Goheen J.R., Kaufman G.A., Kaufman D.W. 2003. Effect of body size on reproductive characteristics of the northern grasshopper mouse in north-central Kansas // *Southwest. Nat.* Vol. 48. No.3. P.427–431.
- Golley F.B., Ryzkowski L., Sokur J.T. 1975. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields // *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P.223–242.
- Gorecki A. 1965. Energy values of body in small mammals // *Acta Theriol.* Vol.10. No.23. P.469–488.
- Gorini L., Linnell J.D.C., Boitani L., Hauptmann U., Odden M., Wegge P., Nilsen E.B. 2011. Guild composition and habitat use of voles in 2 forest landscapes in south-eastern Norway // *Integr. Zool.* Vol.6. No.4. P.299–310.
- Goswami V.R., Getz L.L., Hostetler J.A., Ozgul A., Oli M.K. 2011. Synergistic influences of phase, density, and climatic variation on the dynamics of fluctuating populations // *Ecology*. Vol.92. No.8. P.1680–1690.
- Graham I.M., Lambin X. 2002. The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted // *J. Anim. Ecol.* Vol.71. No 6. P.946–956.
- Grant V.J. 2003. The maternal dominance hypothesis: questioning Trivers and Willard // *Evol. Psychol.* Vol.1. No.1. P.96–107.
- Greenberg C.H. 2002. Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps // *For. Ecol. Manage.* Vol.164. No.1–3. P.57–66.
- Grimnes A., Semb-Johansson A. 1988. Duration and reliability of placental scars in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.) // *Fauna norv. Ser.A.* Vol.9. No.5. P.53–57.
- Grodzinski W., Sawicka-Kapusta K. 1970. Energy values of tree-seeds eaten by small mammals // *Oikos*. Vol.21. No.1. P.52–58.

- Gruyer N., Gauthier G., Berteaux D. 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada // *Can. J. Zool.* Vol.86. No.8. P.910–917.
- Guo Q., Taper M., Schoenberger M., Brandle J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: From centre to margin // *Oikos*. Vol.108. No.1. P.47–57.
- Gustafsson T.O., Andersson C.B., Westlin L.M. 1982. Determining the age of bank voles – a laboratory study // *Acta Theriol.* Vol.27. No.20. P.275–82.
- Gustafsson T.O., Andersson C.B., Nyholm N.E.I. 1983. Comparison of sensitivity of social suppression of sexual maturation in captive bank voles *Clethrionomys glareolus*, originating from different degree of cyclicity // *Oikos*. Vol.41. No.2. P.250–254.
- Gustafsson T.O., Andersson C.B., Westlin L.M. 1983. Reproduction in laboratory colonies of bank vole, *Clethrionomys glareolus*, originating from populations with different degrees of cyclicity // *Oikos*. Vol.40. No.2. P.182–188.
- Gustafsson T.O., Batzli G.O. 1985. Effects of diet and origin on breeding of *Clethrionomys glareolus* // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.22. P.273–276.
- Haapakoski M., Sundell J., Ylönen H. 2012. Predation risk and food: opposite effects on overwintering survival and onset of breeding in a boreal rodent // *J. Anim. Ecol.* Vol.81. No.6. P.1183–1192.
- Hall L.S., Krausman P.R., Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology // *Wildlife Soc. Bull.* Vol.25. No.1. P.173–182.
- Hallett J.G., O'Connell M.A., Honeycutt R.L. 1983. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals // *Oikos*. Vol.40. No.2. P.175–181.
- Hallett T.B., Coulson T., Pilkington J.G., Clutton-Brock T.H., Pemberton J.M., Grenfell B.T. 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather // *Nature*. Vol.430. No.6995. P.71–75.
- Hamilton W.J. 1937. The biology of Microtine cycles // *J. Agric. Res.* Vol.54. No.10. P.779–790.
- Hansen T.F., Stenseth N.C., Henttonen H. 1999. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density-dependence // *Am. Natur.* Vol.154. No.2. P.129–139.
- Hanski I. 1984. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*Sorex* and *Neomys*) // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.21. P.157–165.
- Hanski I. 1985. What does a shrew do in an energy crisis? // *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour: the 25th Symposium of the British Ecological Society, 1984.* Oxford: Blackwell. P.247–252.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology.* Oxford: Oxford University Press. 328 p.
- Hanski I., Hansson L., Henttonen H. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the Microtine rodent cycle // *J. Anim. Ecol.* Vol.60. No.1. P.353–367.
- Hanski I., Henttonen H. 1996. Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns // *J. Anim. Ecol.* Vol.65. No.2. P.220–232.
- Hanski I., Henttonen H., Korpimäki E., Oksanen L., Turchin P. 2001. Small-rodent dynamics and predation // *Ecology*. Vol.82. No.6. P.1505–1520.
- Hanski I., Kaikusalo A. 1989. Distribution and habitat selection of shrews in Finland // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.26. No.4. P.339–348.
- Hanski I., Korpimäki E. 1995. Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator–prey interaction // *Ecology*. Vol.76. No.3. P.840–850.
- Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos // *Nature*. Vol.364. No.6434. P.232–235.
- Hansson L. 1967. Index line catches as a basis of population studies on small mammals // *Oikos*. Vol.18. No.2. P.262–276.
- Hansson L. 1971. Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia // *Oikos*. Vol.22. No.2. P.183–198.
- Hansson L. 1978. Sex ratio in small mammal populations as affected by the pattern of fluctuations // *Acta Theriol.* Vol.23. No.10. P.203–212.

- Hansson L. 1983. Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Mirotus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus* // *Oikos*. Vol.40. No.2. P.258–266.
- Hansson L. 1984a. Composition in cyclic and non-cyclic vole populations: on the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden // *Oecologia*. Vol.63. No.2. P.199–206.
- Hansson L. 1984b. Predation as the factor causing extended low densities in microtine cycles // *Oikos*. Vol.43. No.2. P.255–256.
- Hansson L. 1984c. Winter reproduction of small mammals in relation to food condition and population dynamics // *Special Publication Carnegie Museum of Natural History*. No.10. P.225–234.
- Hansson L. 1985. Geographic differences in bank voles *Clethrionomys glareolus* in relation to ecogeographical rules and possible demographic and nutritive strategies // *Ann. zool. fenn.* Vol.22. No.3. P.319–328.
- Hansson L. 1987. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions // *Oikos*. Vol.50. No.3. P.308–318.
- Hansson L. 1990. Ultimate factors in the winter weight depression of small mammals // *Mammalia*. Vol.54. No.3. P.397–404.
- Hansson L. 1992. Fitness and life history correlates of weight variations in small mammals // *Oikos*. Vol.64. No.3. P.479–484.
- Hansson L. 1999. Intraspecific variation in dynamics: small rodents between food and predation in changing landscapes // *Oikos*. Vol.86. No.1. P.159–169.
- Hansson L. 2002a. Cycles and traveling waves in rodent dynamics: a comparison // *Acta Theriol.* Vol.47. No.1. P.9–22.
- Hansson L. 2002b. Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation? // *Oecologia*. Vol.130. No.2. P.259–266.
- Hansson L., Henttonen H. 1985a. Gradient in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia*. Vol.67. No.3. P.394–402.
- Hansson L., Henttonen H. 1985b. Regional differences in cyclicity and reproduction in *Clethrionomys* spp.: are they related? // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.22. No.3. P.277–288.
- Hansson L., Henttonen H. 1988. Rodent dynamics as a community process // *Trends Ecol. Evol.* Vol.3. No.8. P.195–200.
- Hardy I.C.W. 1997. Possible factors influencing vertebrate sex ratios: an introductory overview // *Appl. Anim. Behav. Sci.* Vol.51. No.3–4. P.217–241.
- Harper J.M., Austad S.N. 2004. Fecal corticosteroid levels in free-living populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and southern redbacked voles (*Clethrionomys gapperi*) // *Am. Midl. Nat.* Vol.152. No.2. P.400–409.
- Harris S., Morris P., Wray S., Yalden D. 1995. A review of British mammals: population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee. 168 pp.
- Hasler J.F. 1975. A review of reproduction and sexual maturation in the microtine rodents // *Biologist*. Vol.57. P.52–86.
- Havelka M.A., Millar J.S. 2004. Maternal age drives seasonal variation in litter size of *Peromyscus leucopus* // *J. Mammal.* Vol.85. No.5. P.940–947.
- Hayssen V. 2008. Reproductive effort in squirrels: ecological, phylogenetic, allometric, and latitudinal patterns // *J. Mammal.* Vol.89. No.3. P.582–606.
- Hayward G.F., Phillipson J. 1979. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems // D.M. Stoddart (ed.). *Ecology of small mammals*. London: Chapman & Hall. P.135–211.
- Heikkilä J., Below A., Hanski I. 1994. Synchronous dynamics of microtine rodent populations on Islands in Lake Inari in Northern Fennoscandia — evidence for regulation by mustelid predators // *Oikos*. Vol.70. No.2. P.245–252.
- Heikura K. 1984. The population dynamics and the influence of winter on the common shrew (*Sorex araneus* L.) // *Winter ecology of small mammals*. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. Vol.10. P.343–361.

- Helle S., Laaksonen T., Adamsson A., Paranko J., Huitu O. 2008. Female field voles with high testosterone and glucose levels produce male-biased litters // *Anim. Behav.* Vol.75. No.3. P.1031–1039.
- Henden J.-A., Ims R.A., Yoccoz N.G. 2009. Nonstationary spatio-temporal small rodent dynamics: evidence from long-term Norwegian fox bounty data // *J. Anim. Ecol.* Vol.78. No.3. P.636–645.
- Hengeveld R., Haeck J. 1982. The distribution of abundance. I. Measurements // *J. Biogeogr.* Vol.9. No.4. P.303–316.
- Henttonen H. 2000. Long-term dynamics of the bank vole *Clethrionomys glareolus* at Pallasjarvi, northern Finnish taiga // *Pol. J. Ecol.* Vol.48. Suppl. P.87–96.
- Henttonen H., Haukialmi V., Kaikusalo A., Korpimäki E., Norrdahl K., Skarén U.A.P. 1989. Long-term population dynamics of the common shrew *Sorex araneus* in Finland // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.26. No.4. P.349–355.
- Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. 1977. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // *Oikos.* Vol.29. No.3. P.581–590.
- Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. 1985. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.22. No.3. P.221–227.
- Henttonen H., Oksanen T., Jortikka A., Haukialmi V. 1987. How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? // *Oikos.* Vol.50. No.3. P.353–365.
- Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. 1984. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // *Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn.* Vol.60. No.3. P.84–92.
- Henttonen H., Viitala J. 1982. *Clethrionomys rufocanus* // J. Niethammer, F. Krapp (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas.* Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. S.147–164.
- Herrando-Pérez S., Delean S., Brook B.W., Cassey P., Bradshaw C.J.A. 2014. Spatial climate patterns explain negligible variation in strength of compensatory density feedbacks in birds and mammals // *PLoS ONE.* 9(3): e91536.
- Hille S.M., Mortelliti A. 2010. Microhabitat partitioning of *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus* in the sub-montane Alps: a preliminary assessment // *Hystrix It. J. Mamm.* Vol.21. No.2. P.157–163.
- Hipkiss T., Stefansson O., Hornfeldt B. 2008. Effect of cyclic and declining food supply on great grey owls in boreal Sweden // *Can. J. Zool.* Vol.86. No.12. P.1426–1431.
- Hlůška L., Saniga M. 2005. Community structure of small mammals (Insectivora, Rodentia) in the Kľačianska Magura National Nature Reserve (Malá Fatra Mts., Western Carpathians) // *Folia oecol.* Vol.32. No.35. P.59–67.
- Hogstedt G., Seldal T., Bristol A. 2005. Period length in cyclic animal populations // *Ecology.* Vol.86. No.2. P.373–378.
- Holbrook S.J. 1979. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in East-central Arizona // *Ecology.* Vol.60. No.4. P.758–769.
- Holt R.D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges // *Evol. Ecol. Res.* Vol.5. No.2. P.159–178.
- Hoogland J.L. 1995. *The black-tailed prairie dog: social life of a burrowing mammal.* Chicago: Univ. of Chicago Press. 557 p.
- Hörnfeldt B. 2004. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // *Oikos.* Vol.107. No.2. P.376–392.
- Hornfeldt B., Carlsson B.-G., Lofgren O., Eklund U. 1990. Effects of cyclic food supply on breeding performance in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) // *Can. J. Zool.* Vol.68. No.3. P.522–530.
- Hornfeldt B., Christensen P., Sandstrom P., Ecke F. 2006. Long-term decline and local extinction of *Clethrionomys rufocanus* in boreal Sweden // *Landscape Ecol.* Vol.21. No.7. P.1135–1150.
- Hornfeldt B., Hipkiss T., Eklund U. 2005. Fading out of vole and predator cycles? // *Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Biol. Sci.* Vol.272. No.1576. P.2045–2049.
- Hoset K.S., Steen H. 2007. Relaxed competition during winter may explain the coexistence of two sympatric *Microtus* species // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.44. No.6. P.415–424.

- Hostetler J.A., Kneip E., Van Vuren D.H., Oli M.K. 2012. Stochastic population dynamics of a montane ground-dwelling squirrel // PLoS One. 7(3): e34379.
- Hudson P.J., Cattadori I.M. 1999. The Moran effect: a cause of population synchrony // Trends Ecol. Evol. Vol.14. No.1. P.1–2.
- Huffaker C.B., Berryman A.F., Turchin P. 1999. Dynamics and regulation of insect populations // C.B. Huffaker, A.P. Gutiérrez (eds.). Ecological entomology. New York: Academic Press. P.269–312.
- Huitu O., Norrdahl K., Korpimäki E. 2003. Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations // Oecologia. Vol.135. No.2. P.209–220.
- Huitu O., Laaksonen J., Norrdahl K., Korpimäki E. 2005. Spatial synchrony in vole population fluctuations — a field experiment // Oikos. Vol.109. No.3. P.583–593.
- Huitu O., Norrdahl K., Korpimäki E. 2004. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities // Ecography. Vol.27. No.2. P.197–206.
- Humphries M.M., Boutin S., Thomas D.W., Ryan J.D., Selman C., McAdam A.G., Berteaux D., Speakman J.R. 2005. Expenditure freeze: the metabolic response of small mammals to cold environments // Ecology Letters. Vol.8. No.12. P.1326–1333.
- Hyvärinen H. 1984. Winter strategy of voles and shrews in Finland // J.F. Merritt (ed.). Winter ecology of small mammals. Pittsburgh. P.139–148. (Special publication Carnegie museum of natural history).
- Ilmen M., Lahti S. 1968. Reproduction, growth and behaviour in the captive wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb.) // Ann. Zool. Fennici. Vol.5. No.2. P.207–219.
- Imholt C., Reil D., Eccard J.A., Jacob D., Hempelmann N., Jacob J. 2015. Quantifying the past and future impact of climate on outbreak patterns of bank voles (*Myodes glareolus*) // Pest Manag. Sci. Vol.71. No.2. P.166–172.
- Ims R.A. 1987. Differential reproductive success in a peak population of the grey-sided vole *Clethrionomys rufocanus* // Oikos. Vol.50. No.1. P.103–113.
- Ims R.A. 1997. Determinants of geographic variation in growth and reproductive traits in the Root vole // Ecology. Vol.78. No.2. P.461–470.
- Ims R.A., Andreassen H.P. 2000. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds // Nature. Vol.408. No.6809. P.194–196.
- Ims R.A., Bondrup-Nielsen S., Fredricsson R., Fredga K. 1993. Habitat use and spatial distribution of the wood lemming (*Myopus schisticolor*) // N.C. Stenseth, R.A. Ims (eds.). The biology of lemmings. London: Academic Press. P.509–518. (Linnean Society Symposium; Vol.15).
- Ims R.A., Fuglei E. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // Bioscience. Vol.55. No.4. P.311–322.
- Ims R.A., Henden J., Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles // Trends Ecol. Evol. Vol.23. No.2. P.79–86.
- Ims R.A., Yoccoz N.G., Killengreen S.T. 2011. Determinants of lemming outbreaks // Proc. Natl Acad. Sci. Vol.108. No.5. P.1970–1974.
- Ims R.A., Andreassen H.P. 2005. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics // Proc. R. Soc. Ser.B. Vol.272. No.1804. P.913–918.
- Inchausti P., Carslake D., Attie C., Bretagnolle V. 2009. Is there direct and delayed density dependent variation in population structure in a temperate European cyclic vole population? // Oikos. Vol.118. No.8. P.1201–1211.
- Inchausti P., Ginzburg L. 1998. Small mammals cycles in Northern Europe, patterns and evidence for a maternal effects hypothesis // J. Anim. Ecol. Vol.67. No.2. P.180–194.
- Inchausti P., Ginzburg L.R. 2009. Maternal effects mechanism of population cycling: a formidable competitor to the traditional predator–prey view // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser.B. Biol. Sci. Vol.364. No.1520. P.1117–1124.
- Innes D.G.L. 1978. A reexamination of litter size in some North American microtines // Can. J. Zool. Vol.56. No.7. P.1488–1496.

- Innes D.G.L. 1994. Life histories of the Soricidae: a review // J.F. Merritt, G.L.Jr. Kirkland, R.K. Rose (eds.). *Advances in the biology of shrews*. Pittsburgh. P.111–136. (Special publication of the Carnegie museum of natural history; No.18).
- Innes D.G.L., Millar J.S. 1981. Body weight, litter size and energetics of reproduction in *Clethrionomus gapperi* and *Microtus pennsylvanicus* // *Can. J. Zool.* Vol.59. No.5. P.759–789.
- Innes D.G.L., Millar J.S. 1990. Numbers of litters, litter size and survival in two species of microtines at two elevations // *Holarctic Ecology*. Vol.13. No.3. P.207–216.
- Innes D.G.L., Millar J.S. 1993. Factors affecting litter size in *Clethrionomys gapperi* // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.30. No.3. P.239–245.
- Innes D.G.L., Millar J.S. 1994. Life histories of *Clethrionomys* and *Microtus* (Microtinae) // *Mammal Rev.* Vol.24. No.2. P.179–207.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* / T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (eds.). Cambridge: Cambridge University Press. 1535 p.
- Jackson D.M., Trayhurn P., Speakman J.R. 2001. Associations between energetics and over-winter survival in the short-tailed field vole *Microtus agrestis* // *J. Anim. Ecol.* Vol.70. No.4. P.633–640.
- Jacobs J.D., Wingfield J.C. 2000. Endocrine control of life-cycle stages: a constraint on response to the environment? // *Condor*. Vol.102. P.35–51.
- Janeczko A., Skoczowski A. 2005. Mammalian sex hormones in plants // *Folia Histochem. Cyto.* Vol.43. No.2. P.71–79.
- Janova E., Heroldova M., Bryja J. 2008. Conspicuous demographic and individual changes in a population of the common vole in a set-aside alfalfa field // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.45. No.1. P.39–54.
- Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic // *Acta Theriol.* Vol.41. No.1. P.1–34.
- Jensen T.S. 1982a. Habitat distribution, home range and movements of rodents in mature forest and reforestation // *Acta. Zool. Fennici*. Vol.171. P.305–307.
- Jensen T.S. 1982b. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests // *Oecologia*. Vol.54. No.2. P.184–192.
- Jensen T.S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* // *Oikos*. Vol.44. No.1. P.149–156.
- Johannesen E., Mauritzen M. 1999. Habitat selection of grey-sided voles and bank voles in two subalpine populations in southern Norway // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.36. No.4. P.215–222.
- Johnson C.J., Parker K.L., Heard D.C., Gillingham M.P. 2002. Movement parameters of ungulates and scale-specific response to the environment // *J. Anim. Ecol.* Vol.71. No.2. P.225–235.
- Johnson C.N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi // *Trends Ecol. Evol.* Vol.11. No.12. P.503–507.
- Johnson D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference // *Ecology*. Vol.61. No.1. P.65–71.
- Johnson D.M., Bjørnstad O.N., Liebhold A.M. 2004. Landscape geometry and travelling waves in the larch budmoth // *Ecology Letters*. Vol.7. No.10. P.967–974.
- Jones C.G., Ostfeld R.S., Richard M.P., Schaubert E.M., Wolff J.O. 1998. Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk // *Science*. Vol.279. No.5353. P.1023–1026.
- Jonsson P., Hartikainen T., Koskela E., Mappes T. 2002. Determinants of reproductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation // *Evolutionary Ecology*. Vol.16. No.5. P.455–467.
- Jorgensen E.E. 2004. Small mammal use of microhabitat reviewed // *J. Mammal.* Vol.85. No.3. P.531–539.
- Jorgensen E.E., Demarais S. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use // *J. Mammal.* Vol.80. No.2. P.421–429.

- Kaczmarek F. 1966. Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole // *Acta Theriol.* Vol.11. No.19. P.409–417.
- Kaikusalo A. 1972. Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.9. No.4. P.219–224.
- Kaikusalo A., Hanski H. 1985. Population dynamics of *Sorex araneus* and *S. caecutiens* in Finnish Lapland // *Acta Zool. Fennica.* Vol.173. P.283–285.
- Kaikusalo A., Tast J. 1984. Winter breeding of Microtine rodents at Kilpisjärvi, Finnish Lapland // J.F. Merritt (ed.). *Winter ecology of small mammals.* Pittsburgh. P.243–252. (Special publication Carnegie museum of natural history; No.10).
- Kaikusalo A., Tast J. 1994. Latitudinal variation in the life histories of *Sorex araneus* and *S. caecutiens* in Finland // J.F. Merritt, G.L., Jr. Kirkland, R.K. Rose (eds.). *Advances in the biology of shrews.* Pittsburgh P.1–13. (Special publication of the Carnegie museum of natural history; No.18).
- Kaitala V., Ranta E., Lindstrom J. 1996. External perturbations and cyclic dynamics in stable populations // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.33. No.2. P.275–282.
- Kalcounis-Rueppell M.C., Millar J.S., Herdman E.J. 2002. Beating the odds: effects of weather on a short-season population of deer mice // *Can. J. Zool.* Vol.80. No.9. P.1594–1601.
- Kalela O. 1957. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser.A IV. Biologica.* Vol.34. P.1–60.
- Kalela O. 1962. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser.A IV. Biologica.* Vol.66. P.1–38.
- Kalela O. 1963a. Die geographische Verbreitung des Waldlemmings und seine Massenvorkommen in Finnland // *Arch. Soc. Zool. Botan. Fennicae “Vanamo”.* Bd.18 (suppl.). S.9–16.
- Kalela O. 1963b. Zum Vergleich der Wanderungen des Walds und Berglemmings // *Arch. Soc. Zool. Botan. Fennicae “Vanamo”.* Bd.18 (suppl.) S.81–96.
- Kalela O. 1971. Seasonal trends in the sex ratio of the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // *Ann. Zool. Fenn.* Vol.8. No.4. P.452–455.
- Kalela O., Lind E.A., Aho J. 1963. Zur Biotopwahl des Waldlemmings in der Gegend von Rovaniemi, Nordfinnland // *Arch. Soc. Zool. Botan. Fennicae “Vanamo”.* Bd.18 (suppl.). S.39–46.
- Kalela O., Oksala T. 1966. Sex ratio in wood lemming *Myopus schisticolor* (Lill.) in nature and captivity // *Ann. Univ. Turku. Ser.A 2.* Vol.37. P.5–24.
- Kallio E.R., Voutilainen L., Vapalahti O., Vaehri A., Henttonen H., Koskela E., Mappes T. 2007. Endemic hantavirus infection impairs the winter survival of its rodent host // *Ecology.* Vol.88. No.8. P.1911–1916.
- Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N.C., Bjørnstad O.N. 1998. The biology of the vole *Clethrionomys rufocanus*: a review // *Res. Popul. Ecol.* Vol.40. No.1. P.21–37.
- Kaufman D.M. 1995. Diversity of New World mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans // *J. Mammal.* Vol.76. No.2. P.322–334.
- Kaufman D.W., Kaufman G.A. 1987. Reproduction by *Peromyscus polionotus*: number, size, and survival of offspring // *J. Mammal.* Vol.68. No.2. P.275–280.
- Kausrud K.L., Myserud A., Steen H., Vik J.O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A.M., Myserud I., Solhøy T. Stenseth N.C. 2008. Linking climate change to lemming cycles // *Nature.* Vol.456. P.93–97.
- Keinath D.A., Hayward G.D. 2003. Red-backed vole *Clethrionomys gapperi* response to disturbance in subalpine forests: use of regenerating patches // *J. Mammal.* Vol.84. No.3. P.956–966.
- Keller B.L., Krebs C.J. 1970. Microtus population biology. III. Reproductive changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana, 1965–67 // *Ecol. Monogr.* Vol.40. No.3. P.263–294.
- Kelt D.A., Meserve P.L., Patterson B.D., Lang B.K. 1999. Scale dependence and scale independence in habitat associations of small mammals in southern temperate rainforest // *Oikos.* Vol.85. No.2. P.320–334.
- Kendall B.E., Prendergast J., Bjørnstad O.N. 1998. The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles // *Ecology Letters.* Vol.1. No.3. P.160–164.

- King C.M. 1980. The weasel *Mustela nivalis* and its prey in an English woodland // J. Anim. Ecol. Vol.49. No.1. P.127–159.
- Kirkland G.L., Sheppard P.K., Shaughnessy M.J., Wolesslagle B.A. 1998. Factors influencing perceived community structures in nearctic forest small mammals // Acta Theriol. Vol.43. No.2. C.121–135.
- Klemola T., Koivula M., Korpimäki E., Norrdahl K. 1997. Small mustelid predation slows population growth of *Microtus* voles: a predator reduction experiment // J. Anim. Ecol. Vol.66. No.5. P.607–614.
- Klemola T., Koivula M., Korpimäki E., Norrdahl K. 2000. Experimental tests of predation and food hypotheses for population cycles of voles // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.267. No.1441. P.351–356.
- Klemola T., Pettersen T., Stenseth N.C. 2003. Trophic interactions in population cycles of voles and lemmings: A model-based synthesis // Adv. Ecol. Res. Vol.33. P.75–160.
- Klomp H. 1962. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations // Arch. Neerland. Zool. Vol.15. No.1. P.68–109.
- Knappe J., Valpine P. 2011. Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series // Proc. R. Soc. Ser.B. Vol.278. No.1708. P.985–992.
- Koenig W.D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena // Trends Ecol. Evol. Vol.14. No.1. P.22–26.
- Koerner C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research // Trends Ecol. Evol. Vol.22. No.11. P.569–574.
- Koivula M., Koskela E., Mappes T., Oksanen T.A. 2003. Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole // Ecology. Vol.84. No.2. P.398–405.
- Kollberg I., Bylund H., Huitu O., Björkman C. 2014. Regulation of forest defoliating insects through small mammal predation: reconsidering the mechanisms // Oecologia. Vol.176. No.4. P.975–983.
- Korn H., Taitt M.J. 1987. Initiation of early breeding in a population of *Microtus townsendii* (Rodentia) with the secondary plan compound 6-MBOA // Oecologia. Vol.71. No.4. P.593–596.
- Körner C. 2003. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Heidelberg: Springer. 220 p.
- Korpela K. 2014. [Электронный ресурс]. Biological interactions in the boreal ecosystem under climate change – are the vole and predator cycles disappearing? Jyväskylä: University of Jyväskylä 57 p. https://jyx.jyu.fi/dspace/bitstream/handle/123456789/44382/978-951-39-5846-6_vaitos10102014.pdf?sequence=3
- Korpela K., Delgado M., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiäinen H., Sundell J., Yoccoz N.G. & Huitu O. 2013. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles // Glob. Change Biol. Vol.19. No.3. P.697–710.
- Korpela K., Helle P., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiäinen H., Sundell J., Valkama J., Huitu O. 2014. Predator-vole interactions in northern Europe: the role of small mustelids revised // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.281. No.1797. P.2014–2119.
- Korpimäki E. 1985. Rapid tracking of microtine populations by their avian predators: possible evidence for stabilizing predation // Oikos. Vol.45. No.2. P.281–284.
- Korpimäki E. 1986. Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland // Oikos. Vol.46. No.1. P.124–127.
- Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? // BioScience. Vol.54. No.12. P.1071–1079.
- Korpimäki E., Klemola T., Norrdahl K., Oksanen L., Oksanen T., Banks P.B., Batzli G.O., Henttonen H. 2003. Vole cycles and predation // Trends Ecol. Evol. Vol.18. No.10. P.494–495.
- Korpimäki E., Norrdahl K. 1987. Low proportion of shrews in diet of small mustelids in western Finland // Z. Säugetierk. Vol.52. No.4. P.257–260.
- Korpimäki E., Norrdahl K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-eared Owls, and Long-eared Owls to vole densities // Ecology. Vol.72. No.3. P. 814–826.
- Korpimäki E., Norrdahl K. 1998. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small rodent cycles // Ecology. Vol.79. No.7. P.2448–2455.

- Korpimäki E., Norrdahl K., Huitu O., Klemola T. 2005. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Biol. Sci. Vol.272. No.1559. P.193–202.
- Korpimäki E., Norrdahl K., Rinta-Jaskari T. 1991. Responses of stoats and least weasels to fluctuating food abundances: is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation // Oecologia. Vol.88. No.4. P.552–561.
- Korpimäki E., Norrdahl K., Klemola T., Pettersen T., Stenseth N.C. 2002. Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Biol. Sci. Vol.269. No.1495. P.991–997.
- Korpimäki E., Oksanen L., Oksanen T., Klemola T., Norrdahl K., Banks P.B. 2005. Vole cycles and predation in temperate and boreal zones of Europe // J. Anim. Ecol. Vol.74. No.6. P.1150–1159.
- Korslund L., Steen H. 2006. Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources // J. Anim. Ecol. Vol.75. No.1. P.156–166.
- Koskela E., Huitu O., Koivula M., Korpimäki E., Mappes T. 2004. Sex-biased maternal investment in voles: importance of environmental conditions // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.271. No.1546. P.1385–1391.
- Koskela E., Jonsson P., Hartikainen T., Mappes T. 1998. Food limitation on reproductive success: an experiment in bank vole *Clethrionomys glareolus* // Proc. Roy. Soc. Lon. Ser.B. Vol.265. P.1129–1134.
- Koskela E., Mappes T., Niskanen T., Rutkowska J. 2009. Maternal investment in relation to sex ratio and offspring number in a small mammal — a case for Trivers and Willard theory? // J. Anim. Ecol. Vol.78. No.5. P.1007–1014.
- Koteja P., Weiner J. 1993. Mice, voles and hamsters: metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents // Oikos. Vol.66. No.3. P.505–514.
- Kozłowski J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity // Trends Ecol. Evol. Vol.7. No.1. P.15–19.
- Krausman P.R. 1999. Some basic principles of habitat use // K.L. Launchbaugh, K.D. Sander, J.C. Mosley (eds.). Grazing behavior of livestock and wildlife. Moscow, USA: University of Idaho. P.85–90.
- Krebs C.J. 1992. The role of dispersal in cyclic rodent populations // N.C. Stenseth, W.Z. Lidicker, Jr. (eds.). Animal dispersal: small mammals as a model. New York: Chapman and Hall. P.199–224.
- Krebs C.J. 1993. Are lemmings large *Microtus* or small reindeer? A review of lemming cycles after 25 years and recommendations for future work // N.C. Stenseth, R.A. Ims (eds.). The biology of lemmings. London: Academic Press. P.247–260.
- Krebs C.J. 1996. Population cycles revisited // J. Mammal. Vol.77. No.1. P.8–24.
- Krebs C.J. 1998. Whither small rodent population studies? // Res. Popul. Ecol. T.40. No.1. P.123–125.
- Krebs C.J. 2001. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 5 edition. San Francisco: Benjamin Cummings. 695 p.
- Krebs C.J. 2002. Two complementary paradigms for analysing population dynamics // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.357. No.1425. P.1211–1219.
- Krebs C.J. 2009. Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley's grand vision // Wildlife Research. Vol.36. No.1. P.1–7
- Krebs C.J. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada // Proc. R. Soc. Lond. Ser.B. Vol.278. No.1705. P.481–489.
- Krebs C.J. 2013. Population fluctuations in rodents. Chicago: Univ. of Chicago Press. 306 p.
- Krebs C.J., Berteaux D. 2006. Problems and pitfalls in relating climate variability to population dynamics // Clim. Res. Vol.32. No.2. P.143–149.
- Krebs C.J., Boonstra R., Boutin S., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M., Gilbert B.S., Martin K., O'Donoghue M., Turkington R. 2014. Trophic dynamics of the boreal forests of the kluane region // Arctic. Vol.67. No.5. P.71–81.
- Krebs C.J., Boonstra R., Kenney A.J. 1995. Population dynamics of the collared lemming and the tundra vole at Pearce Point, Northwest Territories, Canada // Oecologia. Vol.103. No.4. P.481–489.

- Krebs C.J., Cowcill K., Boonstra R., Kenney A.J. 2010. Do changes in berry crops drive population fluctuations in small rodents in the southwestern Yukon? // *J. Mammal.* Vol.91. No.2. P.500–509.
- Krebs C.J., Gaines M.S., Keller B.L., Myers J.H., Tamarin R.H. 1973. Population cycles in small rodents // *Science.* Vol.179. No.4068. P.35–41.
- Krebs C.J., Keller B.L., Tamarin R.H. 1969. *Microtus* population biology demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana // *Ecology.* Vol.50. No.4. P.587–607.
- Krebs C.J., Kenney A.J., Gilbert S., Danell K., Angerbjorn A., Erlinge S., Bromley R.G., Shank C., Carriere S. 2002. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic // *Can. J. Zool.* Vol.80. No.8. P.1323–1333.
- Krebs C.J., Myers J.H. 1974. Population cycles in small mammals // *Adv. Ecol. Res.* Vol.8. P.267–399.
- Krebs C.J., Reid D., Kenney A.J., Gilbert S. 2011. Fluctuations in lemming populations in north Yukon Canada, 2007–2010 // *Can. J. Zool.* Vol.89. No.4. P.297–306.
- Krebs C.J., Wingate I., LeDuc J., Redfield J.A., Taitt M.J., Hilborn R. 1976. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations on *M. townsendii* // *Can. J. Zool.* Vol.54. No.1. P.79–95.
- Kreuzer M.P., Jr., Huntly N.J. 2003. Habitat-specific demography: evidence for source-sink population structure in a mammal, the pika // *Oecologia.* Vol.134. No.3. P.343–349
- Krohne D.T. 1980. Intraspecific litter size variation in *Microtus californicus*. II. Variation between populations // *Evolution.* Vol.34. No.6. P.1174–1182.
- Krohne D.T. 1981. Intraspecific litter size variation in *Microtus californicus*: variation within populations // *J. Mammal.* Vol.62. No.1. P.29–40.
- Kruczek M., Marchlewska-Koj A. 1986. Puberty delay of bank vole females in a high-density population // *Biol. Reprod.* Vol.35. No.3. P.537–541.
- Kunz T.H., Orrell K.S. 2004. Energy costs of reproduction // C. Cleveland (ed.). *Encyclopedia of energy.* Oxford: Elsevier. P.423–442.
- Kurta A. 1995. *Mammals of the great lakes region.* Revised edition. Ann Arbor: The University of Michigan Press. 376 p.
- Kuznetsov V.A., Tchabovsky A.V., Kolosova I.E., Moshkin M.P. 2004. Effect of habitat type and population density on the stress level of Midday gerbils (*Meriones meridanus* Pall.) in free-living populations // *Biol. Bull.* Vol.31. No.6. P.628–632.
- Lack D. 1954. *The natural regulation of animal numbers.* Oxford: Clarendon Press. 279 p.
- Laine K., Henttonen H. 1983. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia // *Oikos.* Vol.40. No.3. P.407–414.
- Lambin X. 1994. Changes in sex allocation and female philopatry in voles // *J. Anim. Ecol.* Vol.63. No.4. P.945–953.
- Lambin X., Aars J., Piertney S.B. 2001. Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence // J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt, J.D. Nichols (eds.). *Dispersal.* New York: Oxford Univ. Press. P.110–122.
- Lambin X., Bretagnolle V., Yoccoz N.G. 2006. Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern // *J. Anim. Ecol.* Vol.75. No.2. P.340–349.
- Lambin X., Elston D.A., Petty S.J., MacKinnon J.L. 1998. Spatial asynchrony and periodic traveling waves in cyclic populations of field voles // *Proc. R. Soc. Lond. Ser.B.* Vol.265. No.1405. P.1491–1496.
- Lambin X., Petty S.J., MacKinnon J.L. 2000. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation // *J. Anim. Ecol.* Vol.69. No.1. P.106–118.
- Larsson T.-B., Hansson L., Nyholm E. 1973. Winter reproduction in small rodents in Sweden // *Oikos.* Vol. 24. No. 3. P.475–476.
- Lauckhart J.B. 1957. Animal cycles and food // *J. Wildl. Manag.* Vol.21. No.2. P.230–234.
- Lee A.K., McDonald I.R. 1985. Stress and population regulation in small mammals // *Oxf. Rev. Reprod. Biol.* Vol.7. P.261–304.

- Lehmkuhl K. 2002. Wildlife in miniature: A biologist on the trail of the yellow-cheeked vole // Arctic Research. Vol.16. P.48–54.
- Leis S.A., Leslie D.M., Jr., Engle D.M., Fehmi J.S. 2008. Small mammals as indicators of short-term and long-term disturbance in mixed prairie // Environ. Monit. Assess. Vol.137. No.1–3. P.75–84.
- Lerchl A. 1999. Sex ratios at birth and environmental temperatures // Naturwissenschaften. Vol.86. No.7. P.340–342.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology // Ecology. Vol.73. No.6. P.1943–1967.
- Lewontin R.C. 1966. On the measurement of relative variability // Syst. Zool. Vol.15. No.2. P.141–142.
- Lidicker W.Z. 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity // Am. Nat. Vol.96. No.1. P.29–33.
- Lidicker W.Z. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals // F.B. Golley, K. Petruszewicz, L. Ryszkowski (eds.). Small mammals: their productivity and population dynamics. London: Cambridge University Press. P.103–128.
- Lidicker W.Z. 1978. Regulation of numbers in small mammal populations — historical reflections and a synthesis // D. Snyder (eds.). Populations of small mammals under natural conditions. Pittsburgh: Univ. of Pittsburgh Press. P.122–141.
- Lidicker W. 1988. Solving the enigma of microtine cycles // J. Mammal. Vol.69. No.2. P.225–235.
- Lidicker W.Z. 1991. In defense of a multifactor perspective in population ecology // J. Mammal. Vol.72. No.3. P.631–635.
- Lidicker W.Z. 1995. The landscape concept: something old, something new // W.Z. Lidicker (ed.). Landscape Approches in Mammalian Ecology and Conservation. Minneapolis: Univ. of Minnesota Press. P.3–19.
- Lidicker W.Z.J., Wolff J.O., Mowrey R.A. 2000. Genetic change in a cyclic population of snowshoe hares // Ecoscience. Vol.7. No.3. P.247–255.
- Liebholt A.M., Elkinton J.S., Williams D., Muzika R.M. 2000. What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? // Popul. Ecol. Vol.42. No.3. P.257–266.
- Liebholt A., Koenig W.D., Bjørnstad O.N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. Vol.35. No.1. P.467–490.
- Lima M., Merritt J.F., Bozinovic F. 2002. Numerical fluctuations in the northern short-tailed shrew: evidence of nonlinear feedback signatures on population and demography // J. Anim. Ecol. Vol.71. No.2. P.159–172.
- Lin Y.K., Batzli G.O. 2001. The influence of habitat quality on dispersal, demography and population dynamics of voles // Ecol. Monogr. Vol.71. No.2. P.245–275.
- Lindstrom J., Ranta E., Kokko H., Lundberg P., Kaitala V. 2001. From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology // Biol. Rev. Vol.76. No.1. P.129–158.
- Lobo N. 2014. Conifer seed predation by terrestrial small mammals: A review of the patterns, implications, and limitations of top-down and bottom-up interactions // For. Ecol. Manag. Vol.328. P.45–54.
- Löfgren O., Hörnfeldt B., Eklund U. 1996. Effect of supplemental food on a cyclic *Clethrionomys glareolus* population at peak density // Acta Theriol. Vol.41. No.4. P.383–394.
- Loman J. 2008. Small rodent population synchrony in western Sweden. Effects of landscape structure // Web Ecology. Vol.8. No.1. P.14–21.
- Long C.A. 1964. Comments on reproduction in the deer mouse of Wyoming // Trans. Kansas Acad. Sci. Vol.67. No.1. P.148–153.
- Long C.A. 1996. Ecological replacement of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*, by the white-footed mouse, *P. leucopus*, in the Great Lakes Region // Can. Field-Nat. Vol.110. P.271–277.
- Lord R.D. 1960. Litter size and latitude in North American mammals // Am. Midl. Nat. Vol.64. No.2. P.488–499.
- Lovegrove B.G. 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate // Am. Nat. Vol.156. No.2. P.201–219.
- Lundquist L., Nilsson A., Hansson L. 1973. Winter breeding observed in Northern red-backed mouse // Fauna. No.26. P.216–217.

- MacArthur R.H. 1984. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Princeton Univ. Press. 288 p.
- MacKinnon J.L., Petty S.J., Elston D.A., Thomas C.J., Sherrat T.N., Lambin X. 2001. Scale invariant spatio-temporal patterns of field vole density // *J. Anim. Ecol.* Vol.70. No.1. P.101–111.
- Mackin-Rogalska R., Nabaglo L. 1990. Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis* // *Oikos*. Vol.59. No.3. P.343–348.
- Maddock A.D. 1992. Comparison of two methods for trapping rodents and shrews // *Israel J. Zool.* Vol.38. No.3–4. P.333–340.
- Magnusson M., Bergsten A., Ecke F., Bodin O., Bodin L., Hornfeldt B. 2013. Predicting grey-sided vole occurrence in northern Sweden at multiple spatial scales // *Ecol. Evol.* Vol.3. No.13. P.4365–4376.
- Manning A.D., Lindenmayer D.B., Nix H.A. 2004. Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes // *Oikos*. Vol.104. No.3. P.621–628.
- Mappes T., Koivula M., Koskela E., Oksanen T., Savolainen T., Sinervo B. 2008. Frequency and density-dependent selection on life-history strategies — a field experiment // *PLoS ONE*. Vol.3. No.2. e1687.
- Mappes T., Ylönen H., Koskela E. 1995. Higher reproductive success among kin groups of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // *Ecology*. Vol.76. No.4. P.1276–1282.
- Marchand P.J. 1996. Life in the cold: An introduction to winter ecology. University Press of New England. 320 p.
- Marcot B.G., Aubry K.B. 2003. The functional diversity of mammals in coniferous forests of western North America // C.J. Zabel, R.G. Antony (eds.). Mammal community dynamics. Management and conservation in the coniferous forests of western North America. Cambridge Univ. Press. P. 631–664.
- Maron J.L., Pearson D.E., Fletcher R.J., Jr. 2010. Counterintuitive effects of large-scale predator removal on a midlatitude rodent community // *Ecology*. Vol.91. No.12. P.3719–3728.
- Martell A.M. 1983. Demography of southern red-backed voles (*Clethrionomys gapperi*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*) after logging in north-central Ontario // *Can. J. Zool.* Vol.61. No.5. P.958–969.
- Martell A.M., Fuller W.A. 1979. Comparative demography of *Clethrionomys rutilus* in taiga and tundra in the low arctic // *Can. J. Zool.* Vol.57. No.11. P.2106–2120.
- Martin K.J., McComb W.C. 2002. Small mammal habitat associations at patch and landscape scales in Oregon // *Forest Science*. Vol.48. No.2. P.255–264.
- Martin N. 2010. [Электронный ресурс]. Effects of climate change on the distribution of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*), an ecologically and epidemiologically important species. PhD Thesis. University of Michigan. 24 p. https://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/78212/NadiaMartin_SNREthesis.pdf?sequence=1
- Martinsson B., Hansson L., Angelstam P. 1993. Small mammal dynamics in adjacent landscapes with varying predator communities // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.30. No.1. P.31–42.
- Maser C., Maser Z. 1988a. Interactions among squirrels, mycorrhizal fungi, and coniferous forests in Oregon // *Great Basin Naturalist*. Vol.48. No.3. P.358–369.
- Maser C., Maser Z. 1988b. Mycophagy of red-backed voles, *Clethrionomys californicus* and *C. gapperi* // *Great Basin Naturalist*. Vol.48. No.2. P.269–273.
- Massey F.P., Smith M.J., Lambin X., Hartley S.E. 2008. Are silica defences in grasses driving vole population cycles? // *Biol. Lett.* Vol.4. No.4. P.419–422.
- Matlack R.S., Kaufman D.W., Kaufman G.A. 2002. Long-term variation in abundance of Elliot's short-tailed shrew (*Blarina hylophaga*) in tallgrass prairie // *J. Mammal.* Vol.83. No.1. P.2980–2989.
- Matthysen E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals // *Ecography*. Vol.28. No.3. P.403–416.
- Mayor S.J., Schaefer J.A., Schneider D.C., Mahoney S.P. 2007. Spectrum of selection: new approaches to detecting the scale-dependent response to habitat // *Ecology*. Vol.88. No.7. P.1634–1640.

- Mayor S.J., Schneider D.C., Schaefer J.A., Mahoney S.P. 2009. Habitat selection at multiple scales // *Ecoscience*. Vol.16. No.2. P.238–247.
- Mazurkiewicz M. 1991. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands // *Acta Theriol.* Vol.36. No.3–4. P.207–227.
- Mazurkiewicz M. 1994. Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats // *Acta Theriol.* Vol.39. No.2. P.113–126.
- Mazurkiewicz M., Rajska-Jurgiel E. 1978. Size and structure of rodent community of various forest stand types // *Bull. Ac. Pol. Biol.* Vol.10. P.669–677.
- McAdam A.G., Millar J.S. 1999. Dietary protein constraint in age at maturity: an experimental test with wild deer mice // *J. Anim. Ecol.* Vol.68. No.4. P.733–740.
- McCoy E.D., Bell S.S. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic // S.S. Bell, E.D. McCoy, H.R. Mushinsky (eds.). *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. New York: Chapman and Hall. P.3–27.
- McCracken K.E., Witham J.W., Hunter M.L. 1999. Relationships between seed fall of three species and *Peromyscus leucopus* and *Clethrionomys gapperi* during 10 years in an oak-pine forest // *J. Mammal.* Vol.80. No.4. P.1288–1296.
- McDermid G.J., Franklin S.E., LeDrew E.F. 2005. Remote sensing for large-area habitat mapping // *Prog. in Phys. Geogr.* Vol.29. No.4. P.449–474.
- McGuire B., Getz L.L., Hofmann J.E., Pizzuto T., Frase B. 1993. Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.32. No.5. P.293–302.
- McKelvey K.S., Pearson D.E. 2001. Population estimation with sparse data: the role of estimators versus indices revisited // *Can. J. Zool.* Vol.79. No.10. P.1754–1765.
- McManus J.J. 1974. Bioenergetics and water requirements of the redback vole *Clethrionomys gapperi* // *J. Mammal.* Vol.55. No.1. P.30–44
- McMillan B.R., Kaufman G.A., Kaufman D.W. 2005. Factors influencing persistence of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // *Prairie Naturalist*. Vol.37. No.1. P.29–40.
- McNab B.K. 1980. Food habits, energetics and the population biology of mammals // *Am. Nat.* Vol.116. No.1. P.106–124.
- McNab B.K. 1991. The energy expenditure of shrews // J.S. Findley, T.L. Yates (eds.). *The biology of the Soricidae*. Spec. Publ. Mus. Southwestern Biol. No.1. P.35–45.
- McShea W.J. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations // *Ecology*. Vol.81. No.1. P.228–238.
- McShea W.J., Madison D.M. 1986. Sex ratio shifts within litters of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.18. P.431–436.
- Melo G.L., Miotto B., Peres B., Cáceres N.C. 2013. Microhabitat of small mammals at ground and understorey levels in a deciduous, southern Atlantic forest // *An. Acad. Bras. Cienc.* Vol.85. No.2. P.727–736.
- Menyushina I.E., Ehrlich D., Henden J.A., Ims R.A., Ovsyanikov N.G. 2012. The nature of lemming cycles on Wrangel: an island without small mustelids // *Oecologia*. Vol.170. No.2. P.363–371.
- Merritt J.F. 1981. *Clethrionomys gapperi* // *Mammalian Species*. No.146. P.1–9. (American Society of Mammalogists).
- Merritt J.F. (ed.). 1984. Winter ecology of small mammals // *Special Publication of Carnegie Museum of Natural History*. Pittsburgh. No.10. 380 p.
- Merritt J.F. 1985. Influence of snowcover on survival of *Clethrionomys gapperi* inhabiting the appalachian and rocky mountains of North America // *Acta Zool. Fennica*. Vol.173. P.73–74.
- Merritt J.F. 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in an appalachian montane forest // *J. Mammal.* Vol.67. No.3. P. 450–464.
- Merritt J.F., Lima M., Bozinovic F. 2001. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate // *Oikos*. Vol.94. No.3. P.505–514.
- Merritt J.F., Merritt J.M. 1978. Population ecology and energy relationships of *Clethrionomys gapperi* in a Colorado subalpine forest // *J. Mammal.* Vol.59. No.3. P.576–598.

- Merson M.H., Kirkpatrick R.L. 1981. Relative sensitivity of reproductive activity and body-fat level to food restriction in white-footed mice // Amer. Midl. Nat. Vol.106. No.2. P.305–312.
- Meylan A. 1977. Fossorial forms of the water vole, *Arvicola terrestris* (L.), in Europe // EPPO Bull. Vol.7. No.2. P.209–221.
- Michielsen N.S. 1966. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* // Arch. Neerland. Zool. Vol.17. No.1. P.73–174.
- Mihok S., Schwartz B., Iverson S.L. 1985. Ecology of red-backed voles (*Clethrionomys gapperi*) in a gradient of gamma radiation // Ann. Zool. Fennici. Vol.22. P.257–271.
- Mihok S., Turner B.N., Iverson S.J. 1985. The characterization of vole population dynamics // Ecol. Monogr. Vol.55. No.4. P.399–420.
- Miklos P., Ziak D. 2002. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest // Folia Zool. Vol.51. No.4. P.275–288.
- Millar J.S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction // Evolution. Vol.31. No.2. P.370–386.
- Millar J.S. 1978. Energetics of reproduction in *Peromyscus leucopus*: the cost of lactation // Ecology. Vol.59. No.5. P.1055–1061.
- Millar J.S. 1984. The role of design constraints in the evolution of mammalian reproduction // Acta Zool. Fennica. No.171. P.133–136.
- Millar J.S. 2001. On reproduction in lemmings // Ecoscience. Vol.8. No.2. P.145–150.
- Millar J.S., Innes D.G.L. 1985. Breeding by *Peromyscus maniculatus* over an elevational gradient // Can. J. Zool. Vol.63. No.1. P.124–129.
- Millar J.S., McAdam A.G. 2001. Life on the edge: the demography of short-season populations of deer mice // Oikos. Vol.93. No.1. P.69–76.
- Miller D.H., Getz L.L. 1973. Factors influencing the local distribution of the redback vole *Clethrionomys gapperi* in New England. II. Vegetation cover, soil moisture, and debris cover. Univ. Conn. Occas. Pap. Vol.2. No.11. P.159–180. (Biol. Sci. Ser.).
- Mohammadi S. 2010. Microhabitat selection by small mammals // Adv. Biol. Res. Vol.4. No.5. P.283–287.
- Moran P.A.P. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // Aust. J. Zool. Vol.1. No.2. P.291–298.
- Morin P., Berteaux D., Klvana I. 2005. Hierarchical habitat selection by North American porcupines in southern boreal forest // Can. J. Zool. Vol.83. No.10. P.1333–1342.
- Moritz C., Patton J.L., Conroy C.J., Parra J.L., White G.C., Beissinger S.R. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA // Science. Vol.322. No.5899. P.261–264.
- Morris D.W. 1984a. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone small mammal faunas // Can. J. Zool. Vol.62. No.8. P.1540–1547.
- Morris D.W. 1984b. Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags // Oecologia. Vol.64. No.1. P.8–13.
- Morris D.W. 1987. Ecological scale and habitat use // Ecology. Vol.68. No.2. P.362–369.
- Morris D.W. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure // Evol. Ecol. Vol.2. No.3. P.253–269.
- Morris D.W. 1989a. Density-dependent habitat selection: testing the theory with fitness data // Evol. Ecol. Vol.3. No.1. P.80–94.
- Morris D.W. 1989b. The effect of spatial scale on patterns of habitat use: red-backed voles as an empirical model of local abundance for northern mammals // D.W. Morris, S. Abramsky, B.J. Fox, M.R. Willig (eds.). Patterns in the structure of mammalian communities. Lubbock, Texas: Museum, Texas Tech Univ. P.23–32. (Spec. Publ. No.28).
- Morris D.W. 1996a. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection // Ecology. Vol.77. No.8. P.2352–2364.
- Morris D.W. 1996b. State-dependent life histories, Mountford's hypothesis, and the evolution of brood size // J. Anim. Ecol. Vol.65. No.1. P.43–51.
- Morris D.W. 1998. State-dependent optimization of litter size // Oikos. Vol.83. No.3. P.518–528.

- Morris D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection // *Oecologia*. Vol.136. No.1. P.1–13.
- Morris D.W. 2005. On the roles of time, space, and habitat in a boreal small-mammal assemblage: predictably stochastic assembly // *Oikos*. Vol.109. No.2. P.223–238.
- Morris D.W., MacEachern J.T. 2010. Active density-dependent habitat selection in a controlled population of small mammals // *Ecology*. Vol.91. No.11. P.3131–3137.
- Morrison M.L. 2001. A proposed research emphasis to overcome the limits of wildlife-habitat relationship studies // *J. Wildl. Manage.* Vol.65. No.4. P.613–623.
- Morrison M.L. 2002. Role of temporal and spatial scale // J.M. Scott, P.J. Heglund, M.L. Morrison et al. (eds.). *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*. Washington: Island Press. P.123–124.
- Morrison P., Dieterich R., Preston D. 1976. Breeding and reproduction of fifteen wild rodents maintained as laboratory colonies // *Lab. Anim. Sci.* Vol.26. No.2. P.237–243.
- Moses R.A., Boutin S. 2001. The influence of clear-cut logging and residual leave material on small mammal populations in aspen-dominated boreal mixed woods // *Can. J. For. Res.* Vol.31. No.3. P.483–495.
- Mustonen A.M., Nieminen P., Hyvarinen H. 2002. Melatonin and the wintering strategy of the tundra vole, *Microtus oeconomus* // *Zool. Sci.* Vol.19. No.6. P.683–687.
- Myers J.H., Krebs C.J. 1971. Sex ratios in open and enclosed vole populations: demographic implications // *Am. Nat.* Vol.105. No.944. P.325–344.
- Myers P., Lundrigan B.L., Hoffman S.M.G., Haraminac A.P., Seto S.H. 2009. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region // *Glob. Change Biol.* Vol.15. No.6. P.1434–1454.
- Myers P., Lundrigan B.L., Kopple R.V. 2005. Climate change and the distribution of *Peromyscus* in Michigan: is global warming already having an impact? // University of California Publications in Zoology. Vol.133. P.101–125.
- Myers P., Master L.L. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise // *J. Mammal.* Vol.64. No.1. P.1–18.
- Myllymäki A. 1970. Population ecology and its application to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO publ. Ser. A. No.58. P.7–48.
- Myllymäki A. 1977a. Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole *Microtus agrestis* // *Oikos*. Vol.29. No.3. P.468–493.
- Myllymäki A. 1977b. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis* // *Oikos*. Vol.29. No.3. P.553–569.
- Myllymäki A. 1977c. Interaction between the field vole *Microtus agrestis* and its Microtine competitors in central Scandinavian populations // *Oikos*. Vol.29. No.3. P.570–580.
- Mysterud I. 1966. Winter breeding in the wood lemming (*Myopus schisticolor*) in Norway // *Fauna*. No.19. P.79–83.
- Nakata K. 1984. Factors affecting litter size in the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, with special emphasis on population phase // *Res. Popul. Ecol.* Vol.26. No.2. P.221–234.
- Navara K.J. 2010. Programming of offspring sex ratios by maternal stress in humans: assessment of physiological mechanisms using a comparative approach // *J. Comp. Physiol. Ser.B.* Vol.180. No.6. P.785–796.
- Negus N.C., Berger P.J. 1977. Experimental triggering of reproduction in a natural population of *Microtus montanus* // *Science*. Vol.196. No.4295. P.1230–1231.
- Nelson R.J. 1987. Photoperiod-nonresponsive morphs: A possible variable in Microtine population-density fluctuations // *Am. Nat.* Vol.130. No.3. P.350–369.
- Newman C., Macdonald D.W. 2013. [Электронный ресурс]. The Implications of climate change for terrestrial UK Mammals // *Terrestrial biodiversity Climate change impacts report card Technical paper*. WildCRU, Zoology, University of Oxford. 40 p. <http://www.lwec.org.uk/sites/default/files/Mammals.pdf>

- Newson R. 1963. Differences in numbers, reproduction and survival between two neighboring populations of bank voles *Clethrionomys glareolus* // Ecology. Vol.44. No.1. P.110–120.
- Niklasson B., Nyholm E., Feinstein R.E., Samsioe A., Hornfeldt B. 2006. Diabetes and myocarditis in voles and lemmings at cyclic peak densities — induced by Ljungan virus? // Oecologia. Vol.150. No.2. P.1–7.
- Nordyke K.A., Buskirk S.W. 1988. [Электронный ресурс]. Evaluation of small mammals as ecological indicators of old-growth conditions // R.C. Szaro, K.E. Severson, D.R. Patton (tech. coords.). Management of amphibians, reptiles, and small mammals in North America. General Technical Report RM-166. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins. P. 353–358. <http://andrewsforest.oregonstate.edu/pubs/pdf/pub943.pdf>
- Nordyke K.A., Buskirk S.W. 1991. Southern red-backed vole *Clethrionomys gapperi* populations in relation to stand succession and old-growth character in the central Rocky Mountains // Can. Field-Nat. Vol.105. No.3. P.330–334.
- Norén K., Angerbjörn A. 2014. Genetic perspectives on northern population cycles: bridging the gap between theory and empirical studies // Biol. Rev. Vol.89. No.2. P.493–510.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 1995. Does predation risk constrain maturation in cyclic vole populations? // Oikos. Vol.72. No.2. P.263–272.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 1996. Do nomadic avian predators synchronize population fluctuations of small mammals? A field experiment // Oecologia. Vol.107. No.4. P.478–483.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 2000. Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators // Oikos. Vol.91. No.3. P.528–540.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 2002a. Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations // Ecography. Vol.25. No.4. P.428–438.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 2002b. Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles // Oecologia. Vol.130. No.2. P.239–249.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 2002c. Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles // Oikos. Vol.96. No.2. P.331–345.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 2005. Survival through bottlenecks of vole cycles: refuge or chance events? // Evol. Ecol. Vol.19. No.4. P.339–361.
- Novikov E., Moshkin M. 1998. Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* Pall. // Mammalia. Vol.62. No.4. P.529–540.
- Ochocińska D., Taylor J.R.E. 2003. Bergmann's rule in shrews: geographical variation of body size in Palearctic *Sorex* species // Biol. J. Linn. Soc. Vol.78. No.3. P.365–381.
- Ochocińska D., Taylor J.R.E. 2005. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiol. Biochem. Zool. Vol.78. No.5. P.808–818.
- Odden M., Ims R.A., Støen O.G., Swenson J.E., Andreassen H.P. 2014. Bears are simply voles writ large: social structure determines the mechanisms of intrinsic population regulation in mammals // Oecologia. Vol.175. No.1. P.1–10.
- Oksanen T., Oksanen L., Dahlgren J., Ofsson J. 2008. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives // Evol. Ecol. Res. Vol.10. No.3. P.415–434.
- Oli M.K. 2003a. Population cycles of small rodents are caused by specialist predators: or are they? // Trends Ecol. Evol. Vol.18. No.3. P.105–107
- Oli M.K. 2003b. Response to Korpimäki et al.: Vole cycles and predation // Trends Ecol. Evol. Vol.18. No.10. P.495–496.
- Oli M.K., Armitage K.B. 2004. Yellow-bellied marmot population dynamics: demographic mechanisms of growth and decline // Ecology. Vol.85. No.9. P.2446–2455.
- Oli M.K., Dobson F.S. 1999. Population cycles in small mammals: the role of age at sexual maturity // Oikos. Vol.86. No.3. P.557–565.
- Oli M.K., Dobson F.S. 2001. Population cycles in small mammals: The α -hypothesis // J. Mammal. Vol.82. No.2. P.573–581.

- Olsson G.E., White N., Hjältén J., Palo R.T., Ahlm C. 2005. Habitat factors associated with bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and concomitant hantavirus in northern Sweden // Vector Borne Zoonotic Dis. Vol.5. No.4. P.315–323.
- Orrock J., Pagels J. 2002. Fungus consumption by the southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) in the southern appalachians // Am. Midl. Nat. Vol.147. No.2. P.413–418.
- Orrock J.L., Pagels J.F., McShea W.J., Harper E.K. 2000. Predicting presence and abundance of small mammal species: the effect of scale and resolution // Ecol. Appl. Vol.10. No.5. P.1356–1366.
- Ostfeld R.S. 1985. Limited resources and territoriality in microtine rodents // Am. Nat. Vol.126. No.1. P.1–15.
- Ostfeld R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals // Trends Ecol. Evol. Vol.5. No.12. P.411–415.
- Ostfeld R.S. 2008. Parasites as weapons of mouse destruction // J. Anim. Ecol. Vol.77. No.2. P.201–204.
- Ostfeld R.S., Keesing F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems // Trends Ecol. Evol. Vol.15. No.6. P.232–237.
- Ozgul A., Getz L.L., Oli M.K. 2004. Demography of fluctuating populations: temporal and phase-related changes in vital rates of *Microtus ochrogaster* // J. Anim. Ecol. Vol.73. No.2. P.201–215.
- Pankakoski E. 1979. The cone trap — a useful tool for index trapping of small mammals // Ann. Zool. Fennici. Vol.16. No.2. P.144–150.
- Pankakoski E. 1985. Relationship between some meteorological factors and population dynamics of *Sorex araneus* in southern Finland // Acta Zool. Fennici. Vol.173. P.287–289.
- Pankakoski E. 1989. Variation in the tooth wear of the shrews *Sorex araneus* and *S. minutus* // Ann. Zool. Fennici. Vol.26. No.4. P.445–457.
- Paradis E., Baillie S.R., Sutherland W.J., Gregory R.D. 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics // Ecol. Lett. Vol.2. No.2. P.114–120.
- Paul M.J., Zucker I., Schwartz W.J. 2008. Tracking the seasons: the internal calendars of vertebrates // Phil. Trans. R. Soc. Ser.B. Vol.363. No.1490. P.341–361.
- Pearce J., Venier L. 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management // For. Ecol. Manag. Vol.208. No.1. P.153–175.
- Pearson D.E. 1994. Habitat use by the southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*): Response of an old-growth associated species to succession. Missoula: Univ. of Montana. 210 p.
- Pearson O.P. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance // J. Anim. Ecol. Vol.35. No.1. P.217–233.
- Pedersen A.B., Greives T.J. 2008. The interaction of parasites and resources causes crashes in a wild mouse population // J. Anim. Ecol. Vol.77. No.7. P.370–377.
- Pelikan J. 1972. *Arvicola terrestris* indexes of reproduction in Czechoslovakia // Acta Sci. Natur. Vol.6. No.11. P.1–50.
- Pelikan J., Zejda J., Holišova V. 1975. Influence of trap spacing on the catch size of dominant species of small forest mammals // Zool. Listy. Vol.24. No.4. P.313–324.
- Peltonen M., Liebhold A., Bjørnstad O.N., Williams D.W. 2002. Variation in spatial synchrony among forest insect species: roles of regional stochasticity and dispersal // Ecology. Vol.83. P.3120–3129.
- Pernetta J. 1977. Population ecology of british shrews in grassland // Acta Theriol. Vol.22. No.20. P.20–29.
- Peters S.H., Macdonald S.E., Boutin S., Moses R. 2004. Postdispersal seed predation of white spruce in cutblocks in the boreal mixedwoods: a short-term experimental study // Can. J. For. Res. Vol.34. No.4. P.907–915.
- Peterson A.T., Soberon J., Sanchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time // Science. Vol.285. No.5431. P.1265–1267.
- Peterson R.O., Page R.E., Dodge K.M. 1984. Wolves, moose, and the allometry of population cycles // Science. Vol.224. No.4655. P.1350–1352.
- Petty S.J., Lambin X., Sherratt T.N., Thomas C.J., Mackinnon J.L., Coles C.F., Davison M., Little B. 2000. Spatial synchrony in field vole *Microtus agrestis* abundance in a coniferous forest in northern England: the role of vole-eating raptors // J. Appl. Ecol. Vol.37 (Suppl.1). P.136–147.

- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems // *Science*. Vol.269. No.5222. P.331–334.
- Pilot M., Dabrowski M.J., Jancewicz E., Schtickzelle N., Gliwicz J. 2010. Temporally stable genetic variability and dynamic kinship structure in a fluctuating population of the root vole *Microtus oeconomus* // *Mol. Ecol.* Vol.19. No.13. P.2800–2812.
- Pinot A., Gauffre B., Bretagnolle V. 2014. The interplay between seasonality and density: consequences for female breeding decisions in a small cyclic herbivore // *BMC Ecol.* Vol.14. No.1. P.17–33.
- Pita R., Mira A., Beja P. 2011. Assessing habitat differentiation between coexisting species: The role of spatial scale // *Acta Oecologica*. Vol.37. No.2. P.124–132.
- Pitelka F.A. 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic Microtine cycles // D.L. Crisp (ed.). *Grazing in terrestrial and marine environments*. Oxford: Oxford Univ. Press. P.55–56.
- Place N.J., Cruickshank J. 2009. Graded response to short photoperiod during development and early adulthood in Siberian hamsters and the effects on reproduction as females age // *Horm. Behav.* Vol.55. P.390–397.
- Plėšak T. 1989. Zur Ernährung des Hermelins *Mustela erminea* der südlichen Taiga // *Wiss. Beitr. M.-Luther-Univ., Halle-Wittenberg*. Bd.39. Teil 2. S.579–584.
- Pokki J. 1981. Distribution, demography and dispersal of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in the Tvärminne archipelago, Finland // *Acta Zool. Fennica*. Vol.164. P.1–48.
- Post E., Forchhammer M.C. 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate // *Nature*. Vol.420. No.6912. P.168–171.
- Predavec M., Krebs C.J., Danell K., Hyndman R. 2001. Cycles and synchrony in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in Arctic North America // *Oecologia*. Vol.126. No.2. P.216–224.
- Prendergast B.J., Kriegsfeld L.J., Nelson R.J. 2001. Photoperiodic polyphenisms in rodents: neuroendocrine mechanisms, costs, and functions // *Q. Rev. Biol.* Vol.76. No.3. P.293–325.
- Previtali M.A., Lima M., Meserve P.L., Kelt D.A., Gutierrez J.R. 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation // *Ecology*. Vol.90. No.7. P.1996–2006.
- Pucek M. 1983. Habitat preference // K. Petruszewicz (ed.) *Ecology of the bank vole*. *Acta Theriol.* Vol.28. Suppl.1. P.31–40.
- Pucek Z. 1960. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex L.*) of life // *Acta Theriol.* Vol.3. No.12. P.269–296.
- Pucek Z. 1969. Trap response and estimation of numbers of shrews in removal catches // *Acta Theriol.* Vol.14. No.28. P.403–426.
- Pucek Z., Jedrzejewski W., Jedrzejewaka B., Pucek M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation // *Acta Theriol.* Vol.38. No.2. P.199–232.
- Pulfer T.L. 2007. [Электронный ресурс]. Habitat selection by the red-backed vole (*Myodes gapperi*) in the boreal forest of northern Ontario. Guelph, Ont.: University of Guelph. 35 p. http://www.forestresearch.ca/Projects/Sustain/Tanya_Pulfer_MSc_thesis_2007.pdf
- Pusenius J., Viitala J. 1993. Demography and regulation of breeding density in the field vole, *Microtus agrestis* // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.30. No.2. P.133–142.
- Randolph P.A., Randolph J.C., Mattingly K., Foster M.M. 1977. Energy costs of reproduction in the cotton rat *Sigmodon hispidus* // *Ecology*. Vol.58. No.1. P.31–45.
- Ranta E., Kaitala V. 1997. Travelling waves in vole population dynamics // *Nature*. Vol.390. No.6659. P.456–456.
- Ranta E., Kaitala V., Lindström J., Helle E. 1997. The Moran effect and synchrony in population dynamics // *Oikos*. Vol.78. No.1. P.136–142.
- Ranta E., Kaitala V., Lundberg P. 1998. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations // *Oikos*. Vol.83. No.2. P.376–382.

- Räsänen K., Kruuk L. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time scales // *Func. Ecol.* Vol.21. No.3. P.408–421.
- Read A.F., Harvey P.H. 1989. Life history differences among the eutherian radiations // *J. Zool.* Vol.219. No.2. P.329–353.
- Redpath C.J., Thirgood S.J., Redpath S.M. 1995. Evaluation of methods to estimate field vole *Microtus agrestis* abundance in upland habitats // *J. Zool.* Vol.237. No.1. P.49–55.
- Reed A.W., Kaufman G.A., Sandercock B.K. 2007. Demographic response of a grassland rodent to environmental variability // *J. Mammal.* Vol.88. No.4. P.982–988.
- Reed A.W., Kaufman G.A., Sandercock B.K. 2007. Demographic response of a grassland rodent to environmental variability // *J. Mammal.* Vol.88. No.4. P.982–988.
- Reid D.G., Krebs C.J. 1996. Limitation to collared lemming population growth in winter // *Can. J. Zool.* Vol.74. No.7. P.1284–1291.
- Reid D.G., Krebs C.J., Kenney A.J. 1997. Patterns of predation on noncyclic lemmings // *Ecol. Monogr.* Vol.67. P.89–108.
- Rettie W.J., Messier F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors // *Ecography.* Vol.23. No.4. P.466–478.
- Reynolds J.J.H., Lambin X., Massey F.P., Reidinger S., Sherratt J.A., Smith M.J., White A., Hartley S.E. 2012. Delayed induced silica defences in grasses and their potential for destabilising herbivore population dynamics // *Oecologia.* Vol.170. No.2. P.445–456.
- Rikalainen K., Aspi J., Galarza J.A., Koskela E., Mappes T. 2012. Maintenance of genetic diversity in cyclic populations — a longitudinal analysis in *Myodes glareolus* // *Ecol. Evol.* Vol.2. No.7. P.1491–1502.
- Robbins C.T. 1993. *Wildlife Feeding and Nutrition*. 2nd ed. San Diego: Academic Press. 353 p.
- Rodd F.H., Boonstra R. 1988. Effects of adult meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, on young conspecifics in field populations // *J. Anim. Ecol.* Vol.57. No.3. P.755–770.
- Rood J.P. 1965. Observation on population structure, reproduction and moult of the scilly shrew // *J. Mammals.* Vol.46. No.3. P.426–433.
- Rosenfeld C.S., Roberts R.M. 2004. Maternal diet and other factors affecting offspring sex ratio: a review // *Biol. Reprod.* Vol.71. No.4. P.1063–1070.
- Rosenzweig M.L. 1981. A theory of habitat selection // *Ecology.* Vol.62. No.2. P.327–335.
- Rosenzweig M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism // *Am. Nat.* Vol.137. P.5–28.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1980. Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity // *Oikos.* Vol.34. No.2. P.141–146.
- Row J.R., Wilson P.J., Murray D.L. 2014. Anatomy of a population cycle: the role of density dependence and demographic variability on numerical instability and periodicity // *J. Anim. Ecol.* Vol.83. No.4. P.800–812.
- Rowe R.J., Finarelli J.A., Rickart E.A. 2010. Range dynamics of small mammals along an elevational gradient over an 80-year interval // *Glob. Change Biol.* Vol.16. No.11. P.2930–2943.
- Rowe R.J., Terry R.C., Rickart E.A. 2011. Environmental change and declining resource availability for small-mammal communities in the Great Basin // *Ecology.* Vol.92. No.6. P.1366–1375.
- Royama T. 1992. *Analytical population dynamics*. London: Chapman & Hall. 371 p. (Population and community biology series. Vol. 10).
- Royama T. 2005. Moran effect on nonlinear population processes // *Ecol. Monogr.* Vol.75. No.2. P.277–293.
- Roy-Dufresne E., Logan T., Simon J.A., Chmura G.L., Millien V. 2013. Poleward expansion of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) under climate change: implications for the spread of lyme disease // *PLoS ONE.* Vol.8. No.11. e80724.
- Rubidge E.M., Monahan W.B., Parra J.L., Cameron S.E., Brashares J.S. 2010. The role of climate, habitat, and species co-occurrence as drivers of change in small mammal distributions over the past century // *Glob. Change Biol.* Vol.17. No.2. P.696–708.

- Ruscoe W.A., Elkinton J.S., Choquenot D., Allen R.B. 2005. Predation of beech seed by mice: effects of numerical and functional responses // *J. Anim. Ecol.* Vol.74. No.6. P.1005–1019.
- Ryan C.P., Anderson W.G., Gardiner L.E., Harea J.F. 2011. Stress-induced sex ratios in ground squirrels: support for a mechanistic hypothesis // *Behav. Ecol.* Vol.23. No.1. P.161–167.
- Rychlik L. 2000. Habitat preferences of four sympatric species of shrews // *Acta Theriol.* Vol.45. Suppl.1. P.173–190.
- Ryzkowski L. 1975. The ecosystem role of small mammals // *Ecol. Bull.* No.19. Biocontrol of rodents. P.139–145.
- Sagarin R.D., Gaines S.D. 2002. The ‘abundant center’ distribution: To what extent is it a biogeographical rule? // *Ecol. Lett.* Vol.5. No.1. P.137–147.
- Sagarin R.D., Gaines S.D., Gaylord B. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species // *Trends Ecol. Evol.* Vol.21. No.9. P.524–530.
- Saitoh T. 1981. Control of females maturation in high density population of red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // *J. Anim. Ecol.* Vol.50. No.1. P.79–87.
- Saitoh T. 1990. Lifetime reproductive success in reproductively suppressed female voles // *Res. Popul. Ecol.* Vol.32. No.2. P.391–406.
- Saitoh T., Bjørnstad O.N., Stenseth N.C. 1999. Density dependence in voles and mice: a comparative study // *Ecology.* Vol.80. No.2. P.638–650.
- Saitoh T., Cazelles B., Vik J.O., Viljugrein H., Stenseth N.Chr. 2006. Effects of regime shifts on the population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan // *Clim. Res.* Vol.32. No.2. P.109–118.
- Saitoh T., Stenseth N.Chr., Bjørnstad O.N. 1998. The population dynamics of the vole *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan // *Res. Popul. Ecol.* Vol.40. No.1. P.61–76.
- Sandell M., Agrell J., Erlinge S., Nelson J. 1991. Adult philopatry and dispersal in the field vole *Microtus agrestis* // *Oecologia.* Vol.86. No.2. P.153–158.
- Sandell M., Astrom M., Atlegrim O., Danell K., Edenius L., Hjalten J., Lundberg P., Polo T., Petterson K., Sjöberg G. 1991. “Cyclic” and “non-cyclic” small mammal populations: an artificial dichotomy // *Oikos.* Vol.61. No.2. P.281–284.
- Sanders E.H., Gardner P.D., Berger P.J., Negus N.C. 1981. 6-Methoxybenzoxazolinone: A plant derivative that stimulates reproduction in *Microtus montanus* // *Science.* Vol.214. No.4516. P.67–69.
- Sawin C.F. 1970. Sea-level and high-altitude breeding colonies of *Peromyscus maniculatus sonoriensis* // *Am. J. Physiol.* Vol.218. No.5. P.1263–1266.
- Schickmann S., Urban A., Krätzler K., Nopp-Mayr U., Hackländer K. 2012. The interrelationship of mycophagous small mammals and ectomycorrhizal fungi in primeval, disturbed and managed Central European mountainous forests // *Oecologia.* Vol.170. No.2. P.395–409.
- Schmidt R.H. 1994. [Электронный ресурс]. Shrews // S.E. Hygnstrom, R.M. Timm, G.E. Larson (eds.). Prevention and control of wildlife damage. Lincoln: Univ. of Nebraska. http://www.icwdm.org/Handbook/mammals/mam_d87
- Schneider J.E. 2004. Energy balance and reproduction // *Physiol. Behav.* Vol.81. No.2. P.289–317.
- Schneider J.E., Wade G.N. 1989. Availability of metabolic fuels controls estrous cyclicity of Syrian hamsters // *Science.* Vol.244. No.4910. P.1326–1328.
- Schnurr J.L., Ostfeld R.S., Canham C.D. 2002. Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival // *Oikos.* Vol.96. No.2. P.402–410.
- Schnurr J.L., Canham C.D., Ostfeld R.S., Inouye R.S. 2004. Neighborhood analyses of small-mammal dynamics: impacts on seed predation and seedling establishment // *Ecology.* Vol.85. No.3. P.741–755.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // *Science.* Vol.185. No.4145. P.27–39.
- Schoener T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition // *Am. Nat.* Vol.122. No.2. P.240–285.
- Schultz A.M. 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic Microtine cycles // *Grazing in terrestrial and marine environments.* Oxford: Oxford Univ. Press. P.57–64.

- Schwarz S.S., Pokrovski A.V., Istchenko V.G., Olenjev V.G., Ovtshinnikova N.A., Pjastolova O.A. 1964. Biological peculiarities of several generations of rodents with special reference to the problem of senescence in mammals // *Acta Theriol.* Vol.8. No.1. P.11–43.
- Schweiger S., Boutin S. 1995. The effects of winter food addition on the population dynamics of *Clethrionomys rutilus* // *Can. J. Zool.* Vol.73. No.3. P.419–426.
- Seagle S.W. 1985. Patterns of small mammal microhabitat utilization in cedar glade and deciduous forest habitats // *J. Mammal.* Vol.66. No.1. P.22–35.
- Sealander J.A. 1967. Reproductive status and adrenal size in the northern red-backed vole in relation to season // *J. Biometeorol.* Vol.11. No.2. P.213–220.
- Searle J.B. 1984. Breeding the common shrew (*Sorex araneus*) in captivity // *Lab. Anim.* Vol.18. No.4. P.359–363.
- Selås V. 2006. Explaining bank vole cycles in southern Norway 1980–2004 from bilberry reports 1932–1977 and climate // *Oecologia.* Vol.147. No.4. P.625–631.
- Selås V., Framstad E., Spidsø T.K. 2002. Effects of seed masting of bilberry, oak and spruce on sympatric populations of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in southern Norway // *J. Zool.* Vol.258. No.4. P.459–468.
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol.40. No.1. P.415–436.
- Sharkey C.A. 2008. [Электронный ресурс]. Small mammal communities and multicohort stand structure in boreal northeastern Ontario. Univ. of Toronto. 156 p. http://www.forestresearch.ca/images/stories/Sharkey_Charlotte_A_200806_MScF_Thesis.pdf
- Sheftel B.I. 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.26. No.4. P.357–369.
- Shelford V.E. 1943. The abundance of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* (Tr.) Var. *Richardsoni* Mer.) in the Churchill area, 1929 to 1940 // *Ecology.* Vol.24. No.4. P.472–484.
- Sherratt J.A. 2013. Generation of periodic travelling waves in cyclic populations by hostile boundaries // *Proc. R. Soc. Ser.A.* Vol.469. No.2154. Article Number: 20120756.
- Sherratt J.A., Lambin X., Sherratt T.N. 2003. The effects of the size and shape of landscape features on the formation of traveling waves in cyclic populations // *Am. Nat.* Vol.162. No.4. P.503–513.
- Sherratt T.N., Lambin X., Petty S.J., Mackinnon J.L., Coles C.F., Thomas C.J. 2000. Use of coupled oscillator models to understand synchrony and travelling waves in populations of the field vole *Microtus agrestis* in northern England // *J. Appl. Ecol.* Vol.37. (Suppl.1). P.148–158.
- Shore R.F., Myhill D.G., Lhotsky R., Mackenzie S. 1995. Capture success for pygmy and common shrews (*Sorex minutus* and *S. araneus*) in Longworth and pitfall traps on upland blanket bog // *J. Zool. Lond.* Vol. 237. No.4. P.657–662.
- Sibbald S., Carter P., Poulton S. 2006. Proposal for a national monitoring scheme for small mammals in the United Kingdom and the Republic of Eire // *The Mammal Society research report.* No.6. 90 p.
- Sieg C.H. 1987. [Электронный ресурс]. Small mammals: pests or vital components of the ecosystem // Paper presented at the 8th Wildlife Damage Control Workshop, April 26–30, 1987, Rapid City, South Dakota. <http://www.fs.fed.us/rmrs/docs/pubs/forest-grasslands-archive/smallmammals.pdf>
- Sikes R.S. 1995. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) // *J. Mammal.* Vol.76. No.2. P.348–357.
- Skaren U. 1963. Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings // *Arch. Soc. Zool. Botan. Fennicae* “Vanamo”. Helsinki. Bd.18. S.17–28.
- Skaren U. 1972. Fluctuations in small mammal populations in mossy forest of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.9. No.3. P.147–152.
- Skaren U. 1979. Variation, breeding and moulting in *Sorex isodon* Turov in Finland // *Acta Zool. Fennici.* Vol.159. P.1–30.
- Slade N.A., Blair S.M. 2000. An empirical test of using counts of individuals captured as indices of population size // *J. Mammal.* Vol.81. No.4. P.1035–1045.

- Smith J.E., Batzli G.O. 2006. Dispersal and mortality of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in fragmented landscapes: a field experiment // *Oikos*. Vol.112. No.1. P.209–217.
- Smith M.H., Gentry J.B., Pinder J. 1974. Annual fluctuations in small mammal populations in an eastern hardwood forest // *J. Mammal*. Vol.55. No.1. P.231–234.
- Smith M.H., McGinnis J.T. 1968. Relationships of latitude, altitude, and body size to litter size and mean annual production of offspring in *Peromyscus* // *Res. Popul. Ecol.* Vol.10. No.2. P.115–126.
- Smith M.J., White A., Lambing X., Sherratt J.A., Begon M. 2006. Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles // *Am. Nat.* Vol.167. No.5. P.695–704.
- Smith M.J., White A., Sherratt J.A., Telfer S., Begon M., Lambin X. 2008. Disease effects on reproduction can cause population cycles in seasonal environments // *J. Anim. Ecol.* Vol.77. No.2. P.378–389.
- Smith W.P., Gende S.M., Nichols J.V. 2005. Correlates of microhabitat use and density of *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus keeni* in temperate rain forests of Southeast Alaska // *Acta Zoolog. Sin.* Vol.51. No.6. P.973–988.
- Smith J.M., Stenseth N. Chr. 1978. On the evolutionary stability of the female-biased sex ratio in the wood lemming (*Myopus schisticolor*): the effect of inbreeding // *Heredity*. Vol.41. No.2. P.205–214
- Solonen T. 2004. Are vole-eating owls affected by mild winters in southern Finland? // *Ornis Fennica*. Vol.81. No.2. P.65–74.
- Solonen T., Ahol P. 2010. Intrinsic and extrinsic factors in the dynamics of local small-mammal populations // *Can. J. Zool.* Vol.88. No.2. P.178–185.
- Sonerud G.A. 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia // *Holarctic Ecol.* Vol.9. No.1. P.33–47.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? // *J. Anim. Ecol.* Vol.46. No.2. P.332–365.
- Soveri T., Henttonen H., Rudback E., Schildt R., Tanskanen R., Husu-Kallio J., Haukisalme V., Sukura A., Laakkonen J. 2000. Disease patterns in field and bank vole populations during a cyclic decline in central Finland // *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* Vol.23. No.2. P.73–89.
- Speakman J. 1997. Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals // *P. Nutr. Soc.* Vol.56. No.3. P.1119–1136.
- Speakman J.R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser.B. Biol. Sci.* Vol.363. No.1490. P.375–398.
- Spencer A.W., Steinhoff H.W. 1968. An explanation of geographic variation in litter size // *J. Mammal*. Vol.49. No.2. P.281–286.
- Spenser A.W., Pettus D. 1966. Habitat preferences of five sympatric species of long-tailed shrew // *Ecology*. Vol.47. No.4. P.677–683.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press. 249 p.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects // *The Science of Nature (Naturwissenschaften)*. Vol.87. No.11. P.476–486.
- Steen H., Ims R.A., Sonerud G.A. 1996. Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale // *Ecology*. Vol.77. No.8. P.2365–2372.
- Steinlechner S., Nikolowitz P. 1992. Impact of photoperiod and melatonin on reproduction in small mammals // *Animal Reprod.* Vol.30. No.1–3. P.1–28.
- Stenseth N.C. 1977. Evolutionary aspects of demographic cycles: The relevance of some models of cycles for Microtine fluctuations // *Oikos*. Vol.29. No.3. P.528–538.
- Stenseth N.C. 1978. Demographic strategies in fluctuating populations of small rodents // *Oecologia*. Vol.33. No.2. P.149–172.
- Stenseth N.C. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals // I.R. Swingland, P.J. Greenwood (eds.). *The ecology of animal movement*. Oxford: Clarendon Press. P.63–101.
- Stenseth N.C. 1999. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // *Oikos*. Vol.87. No.3. P.427–461.

- Stenseth N.C., Framstad E. 1980. Reproductive effort and optimal reproductive rates in small rodents // *Oikos*. Vol.34. No.1. P.23–34.
- Stenseth N.C., Gustafsson T.O. 1985. Reproductive rates, survival, dispersal and cyclicity in *Clethrionomys* species: Some theoretical considerations // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.22. P.289–301.
- Stenseth N.C., Gustafsson T.O., Hansson L., Ugland K.J. 1985. On the evolution of reproductive rates in microtine rodents // *Ecology*. Vol.66. No.6. P.1795–1808.
- Stenseth N.C., Ims R.A. 1993. Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation. An introduction // N.C. Stenseth, R.A. Ims (eds.). *The biology of lemmings*. London: Academic Press. P.61–96. (Linnean Society Symposium Series; No.15).
- Stenseth N.C., Mysterud A. 2005. Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology // *J. Anim. Ecol.* Vol.74. No.6. P.1195–1198.
- Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.S., Lima M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations // *Science*. Vol.297. No.5585. P.1292–1296.
- Stenseth N. C., Viljugrein H., Jędrzejewski W., Mysterud A., Pucek Z. 2002. Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence // *Acta Theriol.* Vol.47. Suppl.1. P.39–67.
- Stevenson K.T., van Tets I.G., Nay L.A.I. 2009. The seasonality of reproduction in photoperiod responsive and nonresponsive northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) in Alaska // *Can. J. Zool.* Vol.87. No.2. P.152–164.
- Stoddart D.M. 1971. Breeding and survival in a population of water voles // *J. Anim. Ecol.* Vol.40. No.2. P.487–494.
- Strann K-B., Yoccoz N.G., Ims R.A. 2002. Is the heart of Fennoscandian rodent cycle still beating? A 14-year study of small mammals and Tengmalm's owls in northern Norway // *Ecography*. Vol.25. No.1. P.81–87.
- Suchomel J. 2007. Contribution to the knowledge of *Clethrionomys glareolus* populations in forests of managed landscape in Southern Moravia (Czech Republic) // *J. For. Sci.* Vol.53. No.7. P.340–344.
- Sulkava S. 1999. *Sorex minutissimus* // A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralík, J. Zima (eds.). *The Atlas of European mammals*. London: Academic Press. P.52–53.
- Sullivan T. P., Sullivan D.S., Lindgren P.M.F., Ransome D.B. 2005. Long-term responses of ecosystem components to stand thinning in young lodgepole pine forest. II. Diversity and population dynamics of forest floor small mammals // *For. Ecol. Manage.* Vol.205. No.1–3. P.1–14.
- Sullivan T.P., Sullivan D.S., Lindgren P.M.F. 2000. Small mammals and stand structure in young pine, seed tree, and old-growth forest, southwest Canada // *Ecol. Appl.* Vol.10. No.5. P.1367–1383.
- Sundell J. 2003. Population dynamics of microtine rodents: an experimental test of the predation hypothesis // *Oikos*. Vol.101. No.2. P.416–427.
- Sundell J., Huitu O., Henttonen H., Kaikusalo A., Korpimäki E., Pietiäinen H., Saurola P., Hanski I. 2004. Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators // *J. Anim. Ecol.* Vol.73. No.1. P.167–178.
- Sundell J., Ylönen H. 2008. Specialist predator in a multi-species prey community: boreal voles and weasels // *Integr. Zool.* Vol.3. No.1. P.51–63.
- Sundell J., Hara R., Helle P., Hellstedt P., Henttonen H. 2013. Numerical response of small mustelids to vole abundance: delayed or not? // *Oikos*. Vol.122. No.7. P.1112–1120.
- Sureda M., Morrison M.L. 1999. Habitat characteristics of small mammals in southeastern Utah // *Great Basin Naturalist*. Vol.59. No.4. P.323–330.
- Sutherland W.J., Gill J.A., Norris K. 2002. Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences // J. Bullock (ed.). *Dispersal ecology* Cambridge Univ. Press. P.134–151.
- Swihart R.K., Atwood T.C., Goheen J.R., Scheiman D.M., Munroe K.E., Gehring T.M. 2003. Patch occupancy of North American mammals: is patchiness in the eye of the beholder? // *J. Biogeogr.* Vol.30. No.8. P.1–21.

- Taitt M.J., Krebs C.J. 1983. Predation, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii* // J. Anim. Ecol. Vol.52. No.3. P.837–848.
- Taitt M.J., Krebs C.J. 1985. Population dynamics and cycles // R.H. Tamarin (ed.). Biology of new world *Microtus*. Spec. Publ. Am. Soc. Mammal. No.8. P.567–620.
- Tallom D.A., Mills L.S. 1994. Use of logs within home ranges of California red-backed voles on a remnant of forest // J. Mammal. Vol.75. No.1. P.97–101.
- Tamarin R.H. 1977. Dispersal in island and mainland vole // Ecology. Vol.58. No.5. P.1044–1054.
- Tamarkin L., Baird C.J., Almeida O.F.X. 1985. Melatonin: a coordinating signal for mammalian reproduction? // Science. Vol.227. No.4688. P.714–720.
- Tarkowski A.K. 1956. Studies on reproduction and prenatal mortality of the common shrew (*Sorex araneus* L.). Part. I. Foetal regression // Ann. UMCS. Sectio C. Vol.9. P.387–429.
- Tast J. 1966. The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an inhabitant of seasonally flooded land // Ann. Zool. Fennici. Vol.3. No.3. P.127–171.
- Tast J. 1968. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in Northern Finland // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser.A. IV. Biol. Vol.4. No.136. P.1–23.
- Tast J., Kaikusalo A. 1976. Winter breeding of the root vole, *Microtus oeconomus*, in 1972/1973 at Kilpisjärvi // Ann. Zool. Fennici. Vol.13. No.3. P.174–178.
- Taylor A.K., Hellström P., Angerbjörn A. 2011. Effects of trap density and duration on vole abundance indices // Ann. Zool. Fennici. Vol.48. No.1. P.45–55.
- Taylor J.R.E. 1998. Evolution of energetic strategies in shrews // J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Evolution of shrews. Mammal. Res. Inst. Białowieża. P.309–346.
- Taylor R.A., White A., Sherratt J.A. 2013. How do variations in seasonality affect population cycles? // Proc. R. Soc. Ser.B. Vol.280. No.1754. P.2012–2714.
- Telfer S., Bennett M., Bown K., Carslake D., Cavanagh R., Hazel S., Jones T., Begon M. 2005. Infection with cowpox virus decreases female maturation rates in wild populations of woodland rodents // Oikos. Vol.109. No.2. P.317–322.
- Telfer S., Bennett M., Bown K., Cavanagh R., Crespin L., Hazel S., Jones T., Begon M. 2002. The effects of cowpox virus on survival in natural rodent populations: increases and decreases // J. Anim. Ecol. Vol.71. No.4. P.558–568.
- Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I. 2010. *Clethrionomys Tilesius*, 1850 is the valid generic name for red-backed voles and *Myodes* Pallas, 1811 is junior synonym of *Lemmus* Link, 1795 // Russian J. Theriol. Vol.9. No.2. P.83–86.
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielborger K., Wichmann M.C., Schwager M., Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures // J. Biogeogr. Vol.31. No.1. P.79–92.
- Therrien J.F., Gauthier G., Korpimäki E., Bêty J. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic // Ecology. Vol.95. No.1. P.56–67.
- Tkadlec E., Krejčová P. 2001. Age-specific effect of parity on litter size in the common vole (*Microtus arvalis*) // J. Mammal. Vol.82. No.2. P.545–550.
- Tkadlec E., Stenseth N.C. 2001. A new geographical gradient in vole population dynamics // Proc. Biol. Sci. Vol.268. No.1476. P.1547–1552.
- Tkadlec E., Suchomel J., Purchart L., Heroldová M., Čepelka L., Homolka M. 2011. Synchronous population fluctuations of forest and field voles: implications for population management // Julius-Kühn-Archiv. No.432. P.97–98. (8th European Vertebrate Pest Management Conference).
- Tkadlec E., Zejda J. 1998. Small rodent population fluctuations: the effects of age structure and seasonality // Evol. Ecol. Vol.12. No.2. P.191–210.
- Tomasi T.E., Horton T.H. 1992. Mammalian energetics interdisciplinary views of metabolism and reproduction. Ithaca, NY: Comstock. 276 p.
- Torre I., Arrizabalaga A. 2008. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range // Acta Theriol. Vol.53. No.3. P.241–250.

- Torre I., Díaz M., Arrizabalaga A. 2014. Additive effects of climate and vegetation structure on the altitudinal distribution of greater white-toothed shrews *Crocidura russula* in a Mediterranean mountain range // *Acta Theriol.* Vol.59. No.1. P.139–147.
- Travis J.M.J., Murrell D.J., Dytham C. 1999. The evolution of densitydependent dispersal // *Proc. R. Soc. Lond. Ser.B.* Vol.266. No.1431. P.1837–1842.
- Trebatická L., Suortti P., Sundell J., Ylönen H. 2012. Predation risk and reproduction in the bank vole // *Wildlife Research.* Vol.3. No.5. P.463–468.
- Trivers R.L., Willard D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring // *Science.* Vol.179. No.4068. P.90–92.
- Turchin P. 1993. Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from non-linear time-series analysis // *Oikos.* Vol.68. No.1. P.167–172.
- Turchin P. 1995. Chaos in microtine populations // *Proc. R. Soc. Lond. Ser.B.* Vol.262. No.1365. P.357–361.
- Turchin P. 1999. Population regulation: a synthetic view // *Oikos.* Vol.84. No.1. P.153–159.
- Turchin P. 2003. Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis // *Monographs in Population Biology.* Princeton Univ. Press. Vol.35. 450 p.
- Turchin P., Berryman A.A. 2000. Detecting cycles and delayed density dependence: a comment on Hunter and Price (1998) // *Ecol. Entomol.* Vol.25. No.1. P.119–121.
- Turchin P., Hanski I. 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics // *Am. Nat.* Vol.149. No.5. P.842–874.
- Turchin P., Hanski I. 2001. Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models // *Ecology Letters.* Vol.4. No.3. P.267–276.
- Turchin P., Oksanen L., Ekerholm P., Oksanen T., Henttonen H. 2000. Are lemmings prey or predators? // *Nature.* Vol.405. No.6786. P.562–565.
- Turner M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol.20. No.1. P.171–197.
- Turner M.G. 2005. Landscape ecology in North America: past, present, and future // *Ecology.* Vol.86. No.8. P.1967–1974.
- Ucitel D., Christian D.P., Graham J.M. 2003. Vole use of coarse woody debris and implications for habitat and fuel management // *J. Wildl. Manage.* Vol.67. No.1. P.65–72.
- Uino K. 1963. Die Wanderungen des Waldlemmings in Finland in den Jahren 1956 bis 1958 // *Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicae* “Vanamo”. Bd.18 (suppl). S.67–80.
- Ure D.C., Maser C. 1982. Mycophagy of red-backed voles in Oregon and Washington // *Can. J. Zool.* Vol.60. No.12. P.3307–3315.
- Vandenbergh J.G. 1994. Pheromones and mammalian reproduction // E. Knobil, J.D. Neill (eds). *The physiology of reproduction.* London: Raven Press. P.343–359.
- Vanderwel M.C., Malcolm J.R., Caspersen J.P., Newman M.A. 2010. Fine-scale habitat associations of red-backed voles in boreal mixedwood stands // *J. Wildl. Manag.* Vol.74. No.7. P.1492–1501.
- Vasseur D.A. 2007. Environmental colour intensifies the Moran effect when population dynamics are spatially heterogeneous // *Oikos.* Vol.116. No.10. P.1726–1736.
- Vaughan T.A. 1969. Reproduction and population densities of a montane small mammal fauna // J.K.Jr. Jones (ed.). *Contributions in mammalogy.* Mus. Nat. Hist.: Misc. Publ. Univ. Kansas Vol.51. P.51–74.
- Verner L., Getz L.L. 1985. Significance of dispersal in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // *J. Mammal.* Vol.66. No.2. P.338–347.
- Viitala J. 1977. Social organization in cyclic sybarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // *Ann. Zool. Fenn.* Vol.14. P.53–93.
- Viitala J., Hoffmeyer I. 1985. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: social odours, chemistry and biological effects // *Ann. Zool. Fennici.* Vol.22. No.3. P.359–371.
- Vinogradov V.V. 2009. Long-term dynamics of mouse-like rodents population size in dark coniferous forest of the East Sayan mountains // *Russian J. Theriol.* Vol.8. No.2. P.97–106.

- Wang H., Nagy J.D., Gilg O., Kuang Y. 2009. The roles of predator maturation delay and functional response in determining the periodicity of predator-prey cycles // *Math. Biosci.* Vol.221. No.1. P.1–10.
- Waser P.M. 1985. Does competition drive dispersal // *Ecology*. Vol.66. No.4. P.1170–1175.
- Wedekind C. 2002. Manipulating sex ratios for conservation: short-term risks and long-term benefits // *Animal Conservation*. Vol.5. No.1. P.13–20.
- Weins J.A., Stenseth N.C., Van Home B., Ims R.A. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology // *Oikos*. Vol.66. No.3. P.369–380.
- West S.D. 1982. Dynamics of colonization and abundance in central Alaskan populations of the northern redbacked vole, *Clethrionomys rutilus* // *J. Mammal.* Vol.63. No.1. P.128–143.
- West S.A., Reece S.E., Sheldon B.C. 2002. Sex ratios // *Heredity*. Vol.88. No.2. P.117–124.
- West S.A., Sheldon B.C. 2002. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment // *Science*. Vol.295. No.5560. P.1685–1688.
- Wheatley M., Johnson C. 2009. Factors limiting our understanding of ecological scale // *Ecological Complexity*. Vol.6. No.2. P.150–159.
- Wheatley M.T., Fisher J.T., Larsen K., Litke J., Boutin S. 2005. Using GIS to relate small mammal abundance and landscape structure at multiple spatial extents: the northern flying squirrel in Alberta, Canada // *J. Appl. Ecol.* Vol.42. No.3. P.577–586.
- Whitaker J.O. 2004. *Sorex cinereus* // *Mammalian Species*. No.743. P.1–9. (American Society of Mammalogists).
- White T.C.R. 2005. Why does the world stay green? Nutrition and survival of plant-eaters. Collingwood: CSIRO Publishing. 128 p.
- Whitney P. 1976. Population ecology of two sympatric species of subarctic microtine rodents // *Ecol. Monogr.* Vol.46. P.85–104.
- Whittaker J.C., Feldhamer G.A. 2005. Population dynamics and activity of southern short-tailed shrews (*Blarina carolinensis*) in Southern Illinois // *J. Mammal.* Vol.86. No.2. P.294–301.
- Wiens J.A. 1976. Population responses to patchy environments // *Annu. Rev.Ecol. Systemat.* Vol.7. No.1. P.81–120.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology // *Func. Ecol.* Vol.3. No.4. P.385–397.
- Wiens J.A., Rotenberry J.T., Van Horne B. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale // *Oikos*. Vol.48. No.2. P.132–147.
- Wiger R. 1979. Demography of cyclic population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // *Oikos*. Vol.33. No.3. P.373–385.
- Wiger R. 1982. Roles of self regulatory mechanisms in cyclic populations of *Clethrionomys* with special reference to *C. glareolus*: a hypothesis // *Oikos*. Vol.38. No.1. P.60–71.
- Wild G., West S.A. 2007. A sex allocation theory for vertebrates: combining local resource competition and condition-dependent allocation // *Am. Nat.* Vol.170. No.5. P.E112–E128.
- Williams D.F., Braun S.E. 1983. Comparison of pitfall and conventional traps for sampling small mammals populations // *J. Wildl. Manag.* Vol.47. No.3. P.841–845.
- Williams D.F. 1991. Habitats of shrews (genus *Sorex*) in forest communities of the western Sierra Nevada, California // J.S. Findley, T.L. Yates (eds.). *The Biology of the Soricidae*. Special publication the museum of southwestern biology. Albuquerque: Univ. of New Mexico. P.1–14.
- Wingfield J.C., Sapolsky R.M. 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how // *J. Neuroendocrinol.* Vol.15. No.8. P.711–24.
- Wolff J.O. 1985. Behavior // R.H. Tamarin (ed.). *Biology of new world Microtus*. P.340–372. (American Society of Mammalogists Special Publication; No.8).
- Wolff J.O. 1997. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective // *J. Anim. Ecol.* Vol.66. No.1. P.1–13.
- Wolff J.O., Edge W.D., Wang G. 2002. Effects of adult sex ratios on recruitment of juvenile gray-tailed voles, *Microtus canicaudus* // *J. Mammal.* Vol.83. No.4. P.947–956.
- Wolff J.O., Lidicker W.Z., Jr. 1980. Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska // *Can. J. Zool.* Vol.58. No.10. P.1800–1812.

- Wu J. 2006. Cross-disciplinarity, landscape ecology, and sustainability science // *Landscape Ecology*. Vol.21. No.1. P.1–4.
- Wywiałowski A.P., Smith G.W. 1988. Selection of microhabitat by the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi* // *Great Basin Naturalist*. Vol.48. No.2. P.216–223.
- Ydenberg R.C. 1987. Nomadic predators and geographical synchrony in microtine population cycles // *Oikos*. Vol.50. No.2. P.270–272.
- Yin B.F., Hegab I.M., Wang A.Q., Wei W.H. 2011. Every rose has its own thorns? A study on Trivers-Willard hypothesis in Plateau Pikas // *J. Anim. Vet. Adv.* Vol.10. No.24. P.3249–3253.
- Ylonen H., Koskela E., Tapio M. 1995. Small mustelids and breeding suppression of cyclic microtines: adaptation or general sensitivity? // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.32. No.1. P.171–174.
- Ylonen H., Ronkainen H. 1994. Breeding suppression in the bank vole as antipredatory adaptation in a predictable environment // *Evol. Ecol.* Vol.8. No.6. P.658–666.
- Yngvild V., Bernt-Erik S., Steinar E. 2012. Effects of demographic structure on key properties of stochastic density-independent population dynamics // *Theor. Popul. Biol.* Vol.82. No.4. P.253–263.
- Yoccoz N.G., Ims R.A. 1999. Demography of small mammals in cold regions: the importance of environmental variability // *Ecol. Bull.* Vol.47. P.137–144.
- Yoccoz N.G., Ims R.A. 2004. Spatial population dynamics of small mammals: some methodological and practical issues // *Animal Biodiversity and Conservation*. Vol.27. No.1. P.427–435.
- Yoccoz N.G., Ims R.A., Steen H. 1993. Growth and reproduction in island and mainland populations of the vole *Microtus epiroticus* // *Can. J. Zool.* Vol.71. No.12. P.2518–2527.
- Yoccoz N.G., Mesnager S. 1998. Are alpine bank voles larger and more sexually dimorphic because adults survive better? // *Oikos*. Vol.82. No.1. P.85–98.
- Zammuto R.M., Millar J.S. 1985. Environmental predictability, variability, and *Spermophilus columbianus* life history over an elevational gradient // *Ecology*. Vol.66. No.6. P.1784–1794.
- Zejda J. 1961. Age structure in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780 // *Zool. Listy*. Vol.10. P.249–264.
- Zejda J. 1966. Litter size in *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780 // *Zool. Listy*. Vol.15. P.193–206.
- Zejda J. 1967. Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottomland forest in 1964 // *Zool. Listy*. Vol.16. P.221–238.
- Zejda J. 1970. Ecology and control of *Clethrionomys glareolus* Schreber in Czechoslovakia // *Publ. EPPO*. Ser. A. No.58. P.101–105.
- Zhao Z.-J. 2011. Energy budget during lactation in striped hamsters at different ambient temperatures // *J. Exp. Biol.* Vol.214. Pt.6. P.988–995.
- Zima J. 1999. *Microtus agrestis* // A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralík, J. Zima (eds.). *The Atlas of European mammals*. London: Academic Press. P.226–227.
- Zolina O., Kapala A., Simmer C., Gulev S.K. 2004. Is of extreme precipitations over Europe from different reanalyses: a comparative assessment // *Global Planet. Change*. Vol.44. No.1–4. P.129–161.
- Zub K., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bartoń K.A. 2012. voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest // *Acta Theriol.* Vol.57. No.3. P.205–216.
- Zukal J., Gaisler J. 1992. Testing of a new method of sampling small mammal communities // *Folia Zool.* Vol.41. No.4. P.299–310.



Фото 1. Сосняки лишайниковые занимают в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника большие площади. Это одни из самых неблагоприятных местообитаний для мелких млекопитающих.



Фото 2. В сосняках зеленомошных экологическая ситуация для животных улучшается. Однако распространение этих типов биотопов ограничено.



Фото 3. Болота — неотъемлемый элемент равнинного ландшафта. Видовое разнообразие мелких млекопитающих и их численность на них незначительны.



Фото 4. Предгорный район представляет собой чередование гряд (возвышенностей) и понижений между ними.



Фото 5. Ельники долгомошные — самый распространенный тип местообитаний в предгорной тайге. Это коренной тип стаций таежных видов — красной полевки, лесного лемминга и средней бурузбки.



Фото 6. Ельники зеленомошно-папоротниковые локализованы в нижней части возвышенностей.



Фото 7. Для ельников пойменных предгорного района характерна высокая численность землероек и полевок. Мозаичность в напочвенном покрове предоставляет возможность сосуществования в них разных видов.



Фото 8. Луга разнотравные относительно широко встречаются в поймах рек предгорий Печоро-Ильчского заповедника. Они являются коренными станциями полевки-экономки.



Фото 9. Ключевые болота предгорий Северного Урала отличаются высоким видовым разнообразием мелких млекопитающих. Это единственное местообитание в окрестностях предгорного стационара, в котором постоянно живет и размножается красно-серая полевка.



Фото 10. В горах высотная поясность является важным фактором формирования разнообразия местообитаний. Оно здесь максимально по сравнению с другими ландшафтными районами.



Фото 11. Гора Яныпупунер, на которой расположен горный стационар. Ее вершина плоская и округлая, что характерно для Северного Урала.



Фото 12. На склонах гор хорошо развиты нагорные террасы, которые покрыты горными тундрами.



Фото 13. Травяно-моховая тундра. Этот тип местообитаний широко распространен на горе Яныпунер.



Фото 14. Подгольцовый пояс представляет собой комплекс парковых лесов (главным образом березняков) и лугов. Оптимальные местообитания для «лесо-луговых» видов — серых полевок, водяной полевки, крота.



Фото 15. Пихто-ельники папоротниковые занимают большие площади в верхней части горно-лесного пояса. Они служат коренными стациями для таких разных видов как красная полевка и равнозубая бурозубка.



Фото 16. Высокотравные (аконитовые) пихтово-еловые леса по уровню структурного и таксономического разнообразия уникальны для территории Европейского Севера. В них отмечены и максимальные показатели численности мелких млекопитающих на Севере России.

Научное издание

БОБРЕЦОВ Анатолий Васильевич

**Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных
и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России**

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 381 с., 8 цв. вкл.

при участии ИП Михайлова К.Г.

*Верстка и дизайн обложки: М.В. Скороходова
Главный редактор издательства К.Г. Михайлов*

Подписано в печать 12.09.2016. Формат 70×100/16. Объем 24 + 0,5 п.л.

Усл. печ.л. 26,65. Бумага офсетн. и мелов. Тираж 300 экз. Заказ №7079



Бобрецов Анатолий Васильевич
Окончил Архангельский педагогический институт (1977 г.) и аспирантуру Института экологии растений и животных УрО РАН (1993 г.). Кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Печоро-Илычского государственного природного заповедника, в котором работает с 1983 г.

Область научных интересов — популяционная экология и морфология мелких млекопитающих, экология сообществ.