

УДК 599.32:591.5

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор  
эколого-биологического факультета ПетрГУ

ivanter@petrsu.ru

**К ПОПУЛЯЦИОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА  
(НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ – *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SHREB*)**

Анализ популяционной организации и динамики численности европейской рыжей полевки – типичного представителя мегаареальных политипических видов млекопитающих Палеарктики – подтвердил высказанное нами ранее положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой).

Ключевые слова: рыжая полевка, политипический вид, плотность популяции

Работ, непосредственно посвященных популяционной организации и закономерностям динамики численности рыжей полевки, немного, к тому же все они носят региональный характер и основываются на сравнительно небольшом числе лет наблюдений. Более или менее полные сведения содержат исследования выполненные на Кольском полуострове (Семенов-Тянь-Шанский, Насимович, 1949; Кошкина, 1957; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Бойко, 1984), в Карелии (Ивантер, 1975, 1981, 2005; Кутенков, 2006), Республике Коми (Турьева, 1961; Теплов, 1960; Петров, Шубин, 1986), Архангельской обл. (Куприянова, Наумов, 1986; Бобрецов, Куприянова, 2002), в зоне европейской южной тайги (Формозов, 1948; Башенина, 1951, 1968а; Попов, 1998), в Московской (Заблоцкая, 1957; Жигарев, 1997, 2004) и Тульской обл. (Панина, Мясников, 1960; Садовская и др., 1971; Бернштейн и др., 1972, 1980, 1989; Кузнецов, Михайлин, 1985), Окском заповеднике (Зыкова, Зыков, 1967; Кудряшова, 1975), Волжско-Камском крае (Попов, 1960, Бернштейн и др., 1980 б); Удмуртии (Бернштейн и др., 1987, 1995), Республике

Марий-Эл (Жигальский, Корнеев, 1996), в Воронежской (Изосов, 1957, Елисеева, 1965), Белгородской (Чистова, 1994, 1998) и Саратовской (Щепотьев, 1975) обл., на Среднем Урале (Лукьянов, 1996), в Алтайском (Марин, 1983) и Красноярском (Дулькейт, 1967) краях, а также в ряде стран ближнего и дальнего зарубежья – Эстонии (Паавер, 1957), Латвии (Лапинь, 1963), Белоруссии (Михолап, Терехович, 1965; Гайдук и др., 1986), Украине (Зубко, 1965; Свириденко, 1967), Молдове (Лозан, 1971), средней Финляндии (Skaren, 1972, 1973), Швеции и других государствах Скандинавии (Myrberget, 1965; Bergstedt, 1965; Hansson, 1969), Великобритании [Ashby, 1967], Чехии (Zejda, 1967, 1973) и Польше (Petrusewicz, 1983). На остальной территории обширного ареала вида данные фрагментарны. В многочисленных разнообразных по тематике работах о динамике численности рыжей полевки упоминается лишь вскользь, среди прочих сведений. Сложность сопоставления этих неоднородных материалов, их обобщения и анализа усугубляется также несовпадением сроков и условий наблюдений для разных регионов, хронологиче-

ских периодов, различиями в подходах и методах количественных учетов. Вопрос о закономерностях и факторах динамики численности рыжей полевки никогда не служил предметом специального рассмотрения в масштабах всего ареала вида.

### ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ВИДА И ЕЕ ДИНАМИКА

По литературным и собственным материалам мы располагаем данными о численности рыжей полевки для 110 пунктов ареала, из которых в 40 наблюдения продолжались 10 и более лет подряд. Этого, конечно, недостаточно для исчерпывающего решения вопроса, однако анализ многолетних средних показателей численности в различных географических пунктах и картирования этих данных (рис. 1) позволяет выявить некоторые общие закономерности количественного размещения вида в пределах ареала.

Данные абсолютных учетов (табл. 1) невелики по объему, часто различаются по методике наблюдений, размерам площадей, способам расчета, поэтому на современном этапе могут быть использованы лишь для ориентировки. На основании имеющихся материалов можно сказать, что наиболее высокой и устойчивой численности рыжая полевка достигает в так называемом экологическом оптимуме (центре) видового

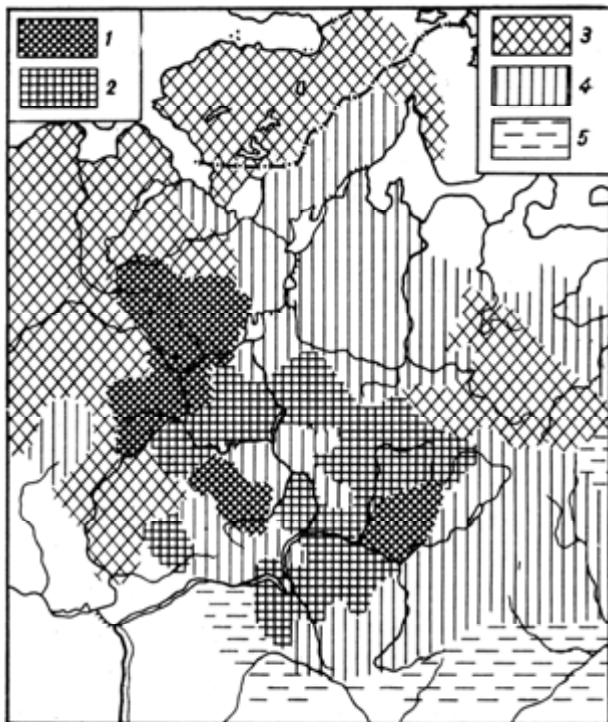


Рис. 1. Распределение средней плотности рыжей полевки на территории центральной и северной части Европейской равнины и Уральского региона по многолетним данным летне-осенних учетов (число экз. на 100 ловушко-суток):

1 – 10 и более; 2 – от 7,9 до 9,9; 3 – от 4 до 6, 9;  
4 – от 1 до 3, 9; 5 – менее единицы

ареала – в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах Западной Европы (Англия, юг Швеции, южные и средние районы Финляндии, Чехия, возможно, север Германии) и в европейской части России. Предельно высокие плотности вида составляют 200–212 особей на гектар. Они были отмечены на о-ве Скомер у побережья Великобритании, в южной Швеции, Польше и на юге Пермской обл. На остальной территории, где проводили абсолютные учеты, плотность не превышает 100–148 экз./га, но чаще остается в пределах 10–40 экз./га.

По данным относительных учетов (табл. 2), самая высокая численность рыжей полевки (до 50–60 экз. на 100 ловушко-суток) в летне-осенний период отмечена в лиственных лесах с преобладанием липы (европейская северная лесостепь, Тульская обл.) и в южнотажных липово-еловых лесах Приуралья и Башкирии. На этих территориях рыжая полевка доминирует среди других мелких лесных млекопитающих, составляя более 70% от всех выловленных зверьков. В других ландшафтах, где преобладают иные типы леса, уровень ее численности, как правило, ниже.

На протяжении ареала вида меняется также характер динамики численности. В таблице 3 и на рисунках 2–9 показаны изменения ее в разных частях ареала, причем для сравнения взяты в основном пункты, где наблюдения охватывают не менее 10 лет подряд. При сопоставлении и анализе этих материалов выделяется не только сходство, но и специфичность динамики численности в каждом отдельном пункте. Различия выражаются в изменении частоты, амплитуды и пределов колебаний, а также в сдвиге очередного пика на один-два года. Даже в пределах сравнительно небольшой территории со сходными климатическими условиями (например, в южных и северо-западных районах Московской обл.), при весьма близком характере динамики численности, высота пиков различна (рис. 2) (Средняя численность за теплый период года. Поскольку она пропорциональна осеннему пику, точки кривой поставлены для осени). В Химкинском р-не, где преобладают смешанные елово-березовые леса и имеются остатки дубрав с примесью вторичных пород (ель, сосна, береза), общая численность грызунов во время подъемов 1963, 1972 и 1975 гг. была значительно выше, чем в Серпуховском р-не (Приокско-Террасный заповедник), тогда как численность рыжих полевок на этом фоне менялась по-разному. В первом случае в 1960–1961 гг. у этого вида была глубокая депрессия, которой не наблюдали в заповеднике. Во время пика 1972 г., наоборот, в лесах Химкинского р-на рыжие полевки имели более высокую плотность населения. Обращает на себя внимание, что в заповеднике общая численность грызунов фактически определяется количеством рыжих полевок, тогда как в Химкинском районе между этими показателями имеется значительный разрыв. Общая высота пика определяется здесь численностью полевой мыши, а не рыжей полевки.

Таблица 1

Абсолютная численность рыжик полевков в различных пунктах ареала

| Место                       | Биотоп, тип леса                       | Сезон           | Плотность, экз. на 1 га. |           | Данные                        |
|-----------------------------|--|-----------------|--------------------------|-----------|-------------------------------|
|                             |  |                 | пределы                  | среднее   |                               |
| Северная Швеция             | Ельник                                 | Июнь            | 0–98                     | 29,0      | Hansson (1969)                |
|                             | Березняк                               | “               | 0–56                     | 9,5       | “                             |
| Южная Швеция                | Дубово-березовый                       | -               | до 200                   | -         | Bergstedt (1965)              |
| Норвегия                    | Субальпийская зона                     | Июль- сентябрь  | до 24                    | -         | Skar et al. (1971)            |
| Дания (Ютландия)            | Смешанный лес                          | Октябрь-декабрь | 16,7–26,3                | 22        | Jensen (1975)                 |
| ФРГ (восточная часть)       | -                                      | -               | 5,1–50                   | -         | Schmidt (1975)                |
| Англия (о-в Скоммер)        | Заросли орляка                         | Август-сентябрь | 30–212                   | -         | Fullagar et al. (1963)        |
| Юг Англии (Хантингдоншир)   | Куст.-трав. заросли                    | Весь год        | до 66                    | -         | Tanton (1969)                 |
| Юг Франции                  | Субальпийский луг                      | Лето            | до 5                     | -         | Le Louarn (1974)              |
| Польша                      |  |                 |                          |           |                               |
| Мазурские озера             | Смешанный лес                          | Весна           | до 10,2                  | 9,2       | Gliwicz (1975)                |
|                             |  | Осень           | до 100                   | Около 70  |                               |
| Беловежская пуша            | Дубово-грабовый лес                    | “               | 34–64                    | 37,6      | Gebczynska, (1966)            |
|                             | Сосняки                                | “               | -                        | 4,0       | Aulak (1967)                  |
| Неполомицкая пуша           | Липово-грабовый лес                    | Весна           | 2–4                      | -         | Bobek (1973)                  |
|                             |  | Июнь            | до 60                    | 19,0      |                               |
| Беловеж                     | Дубово-грабовый лес                    | Весна           | -                        | 26,2      | Grodzinski et al., (1966)     |
|                             |  | Осень           | 39,7–47,2                | 43,4      | “                             |
| Ойцевский нац. парк         | Дубовый лес                            | Весна           | -                        | 25,6      | “                             |
|                             |  | Осень           | -                        | 14,7      | “                             |
|                             | Сосняк, сосн.-дуб. лес                 | Весна           | -                        | 1,4       | “                             |
| Кампиновская пуша           | Липово-грабовый лес и ольшаник         | Осень           | -                        | 4,7       | “                             |
| Малые Пенины                | Буковый лес                            | Июль            | 6,7–10,2                 | -         | Migula et al., (1975)         |
|                             | Липово-дубовый лес                     | Весна           | до 5–30                  | 1,6–12,6  | Pelican et al. (1974)         |
|                             |  | Лето            | 28,3–89,7                | 10,5–11,8 | “                             |
| Чехия (Южная Моравия)       | Березово-дубовый лес                   | Осень           | 38,1–148,1               | 8,6–40,8  | “                             |
|                             |  | Зима            | 63,6–80,7                | 25,4–34,9 | Zeida (1973)                  |
|                             | Дубово-грабовый и ильмово-грабовый лес | -               | 10,0–18,1                | 16,5      | “                             |
| Болгария, г. Витоша         | Еловый лес                             | Весна           | 7–9                      | -         | Markov et al. (1972 a, b)     |
|                             |  | Осень           | 22–29                    | -         | “                             |
|                             | Смешанный лес                          | Осень           | 15–55                    | -         | Гайдук и др. (1986)           |
| Белоруссия, запад           | Дубово-грабовый лес                    | “               | 15–50                    | -         | “                             |
|                             | Сосняк черничный                       | “               | 10–35                    | -         | “                             |
| Восточная Литва             | Березняки                              | Август          | -                        | 10,61     | Мальджюнайте, Прусайте (1976) |
| Московская обл., юг         | Смешанный лес                          | Лето            | 6,7–18,3                 | -         | Меркова (1955)                |
|                             |  | -               | до 93,3                  | -         | Наумов (1951)                 |
| То же, запад                | Смеш. и еловый леса                    | Август-сентябрь | 1,8–38,0                 | 10–20     | Смирин (1964, 1971)           |
| То же, юг                   | Рекреационные и ест. леса              | Осень           | 3,2–101,1                | 3,1–35,3  | Жигарев (2004)                |
| Тульская обл.               | Дубово-липовый лес                     | Осень           | 70–420                   | -         | Кузнецов, Михайлин (1985)     |
|                             |  | Июнь            | 2,1–4,3                  | -         | Меркова (1955)                |
| Воронежская обл.            | Дубняки                                | Июль            | -                        | 11,6      | “                             |
|                             |  | Сентябрь        | -                        | 5,2       | “                             |
|                             |  |                 | до 87                    | -         | Голикова (1958)               |
| Белгородская обл.           | Дубово-ясеневый лес                    | Осень           | 2,8–116                  | -         | Чистова (1998)                |
| Удмуртия                    | Липово-еловый бор                      | Осень           | 60–227                   | -         | Бернштейн и др. (1995)        |
| Пермская обл.               |  | Лето            | до 194                   | -         | Шилова и др. (1958)           |
| Кировская обл.              | Елово-липовый лес                      | Июль            | 23–59                    | -         | Аристов (1970)                |
|                             |  | -               | до 32                    | -         | Никитина (1961)               |
| Коми Республика             | Старые вырубки                         | Осень           | до 45                    | -         | Петров, Шубин (1986)          |
| Кемеровская обл.            |  |                 |                          |           |                               |
| Салаир                      | Осинники и осин.-пихт. леса            | Июнь-июль       | 1,0–29,5                 | 11,7      | Окулова (устн. сообщ.)        |
| Предгорья Кузнецкого Алатау | Березово-пихтовые леса                 | Июнь-июль       | 1,5–6,8                  | 4,1       | “                             |
| Красноярский край, юг       | “                                      | Лето            | до 4,2                   | -         | Штильмарк (1965)              |

Таблица 2

Средние многолетние показатели относительной численности рыжей полевки  
в различных частях ареала (лето-осень)

| Место исследований  | Годы учета | Численность<br>на 100 ловушко-<br>суток |         | Доминирование, % | Материалы                                     |
|---|------------|---|---------|------------------|---|
|   |            | колебания<br>по годам                   | средняя |                  |   |
| <b>I. Европейский. Северо-Запад</b>                         |            |   |         |                  |   |
| Северная Швеция   | 1964–1968  | 0–98,0                                  | 16,0    | 67,4             | Hansson (1969)                                |
| Финляндия, Север (Оулу)                                     | 1966–1972  | 1,9–9,7                                 | 4,5     | -                | Viro (1974 b)                                 |
| Финляндия, Центр, восток (Кухмо)                            | 1957–1972  | 1,5–25,7                                | 12,5    | 35,0             | Skaren (1972, 1973)                           |
| Финляндия, Юго-Западные районы (Хяме)                       | 1960       | -                                       | 2,9     | 11,4             | Skaren (1964 a, b)                            |
| То же   | 1961–1963  | 1,1–9,6                                 | 5,3     | 85,3             | Artimo (1965)                                 |
| Эстония (Пухту)   | 1948–1955  | 16–52                                   | 31,3    | -                | Паавер (1957)                                 |
| Латвия  | 1957–1969  | 3,2–6,9                                 | 5,0     | 54,9             | Лапинь (1963)                                 |
| Латвия, запад   | 1973–1975  | 5–7                                     | 5,2     | 50,9             | Окулова (устн. сообщ.)                        |
| <b>II. Север Европейской части России</b>                   |            |   |         |                  |   |
| Мурманская обл.,<br>Лапландский и Кандалакшский заповедники | 1936–1972  | 0–35,3                                  | 5,4     | 27,2             | Кошкина, 1966; Семенов-<br>Тян-Шанский (1970) |
| Карелия, северная и средняя тайга                           | 1948–1974  | 0,1-8,2                                 | 2,1     | 40,6             | Ивантер (1975)                                |
| Карелия, Сев.-Вост. Приладожье                              | 1965–2007  | 0,2-17                                  | 1,6     | 39,6             | Ивантер (2005)                                |
| Карелия, Заповедник «Кивач»                                 | 1974–2006  | 0,0-25                                  | 9,3     | 52,8             | Кутенков (2006)                               |
| Ленинградская обл.  | 1961–1966  | 0,7-7,8                                 | 3,2     | 51,6             | Айрапетьянц (1970)                            |
| Архангельская обл.  | 1936-1941  | 0,5-9,1                                 | 4,9     | 52,7             | Башенина (1947)                               |
| То же, Онежский и Верхнетаемский районы                     | 1965-1975  | 0,2-7,1                                 | 2,7     | 27,3             | Губарь (1976)                                 |
| То же, средняя тайга  | 1972-1983  | 0,5-10,5                                | 6,3     | -                | Куприянова, Наумов (1986)                     |
| Вологодская обл., Харовский р-н                             | 1936-1948  | 0,5-18                                  | 2,4     | 26,2             | Башенина (1947, 1968a)                        |
| То же   | 1945-1948  | 0,5-13,3                                | 4,4     | 36,3             | “   |
| Ярославская обл., Дарвинский заповедник                     | 1955-1965  | 0,1-7,7                                 | 2,2     | -                | Калецкая (1968)                               |
| Костромская обл., Шарья                                     | 1931-1940  | 1,1-15,2                                | 4,9     | 37,6             | Формозов (1948)                               |
| То же   | 1966, 1968 | -                                       | 9,8     | 67,1             | Сапоженков (1973)                             |
| То же   | 1978-1987  | 0,4-7,8                                 | 4,6     | -                | Попов (1998)                                  |
| Кировская обл., таежная часть                               | 1938-1941  | -                                       | 1,0     | 11,7             | Башенина (1968a)                              |
| То же   | 1940-1941  | 1,0-2,3                                 | 1,4     | 14,6             | “   |
| Пермская обл., Лысьвенский р-н                              | 1954-1963  | 0,1-11                                  | 3,0     | 59,4             | Башенина (1968a),<br>Шилова (1971)            |
| То же, Прикамье   | 1967-1971  | 0,5-4,3                                 | 4,3     | 36,3             | Воронов (устн. сообщ.)                        |
| Коми Приполярный Урал                                       | 1968-1972  | 0-4,7                                   | 1,0     | 6,6              | Турьева (устн. сообщ.)                        |
| Печоро-Илычский зап.  | 1938-1949  | 0-28                                    | 6,4     | 35,6             | Теплов (1960)                                 |
| Среднетаежная часть   | 1951-1974  | 0,1-6,7                                 | 1,9     | 26,7             | Турьева (устн. сообщ.)                        |
| То же   | 1958-1960  | 1,8-7                                   | 4,3     | 74,2             | Кулик, Никитина (1960)                        |
| <b>III. Западная Европа (центр, запад, юго-восток)</b>      |            |   |         |                  |   |
| Англия, Риптон  | -          | -                                       | -       | 53,3             | Tanton (1965)                                 |
| ФРГ, восток   | 1964-1969  | -                                       | -       | 33,7             | Schmidt (1975)                                |
| Чехословакия, Врановичи                                     | 1964-1971  | -                                       | 16,5    | 73,9             | Zejda (1973)                                  |
| То же, долина р. Моравы                                     | 1956-1964  | 9,3-22                                  | 5,2     | 46-88            | Zejda (1967, 1973)                            |
| Болгария, гора Витоша                                       | 1967-1968  | 7-29                                    | 52,0    | 52,7             | Markov et al., (1972 b)                       |
| <b>IV. Прибалтийско-Полесская зона</b>                      |            |   |         |                  |   |
| Эстония   | 1948-1955  | 16,0-52,1                               | -       | -                | Паавер (1957)                                 |
| Латвия  | 1956-1962  | 4,3-8,1                                 | 5,9     | 51,1             | Лапинь (1963)                                 |
| Польша, юг  | 1965-1967  | 1,1-4,0                                 | 2,2     | 47,9             | Bobek (1969)                                  |
| То же, северо-запад   | 1965-1968  | 1,7-3,9                                 | 2,7     | 34,0             | Pucek (1969)                                  |
| Белоруссия  |            |   |         |                  |   |
| Беловежская пуша  | 1951-1955  | 1,6-7,2                                 | 4,5     | 58,0             | Пивоварова (1956)                             |

|   |           |           |      |      |  |
|---|-----------|-----------|------|------|--|
| Брестская обл.                                    | 1955-1970 | 0,1-11,1  | 4,3  | 22,9 | Михолап (устн. сообщ.)                   |
| Общее по области                                  | 1955-1964 | 1,8-6,5   | 3,5  | 51,5 | Михолап, Терехович (1965)                |
| Западные районы                                   | 1968-1983 | 1,6-16,6  | 5,6  | -    | Гайдук и др. (1986)                      |
| Литва   | 1953-1955 | 3,2-9,2   | 5,3  | 54,6 | Ликявичене (устн. сообщ.)                |
| То же   | 1969-1973 | -         | 4,2  | 65,2 | Монтеюнас, Езерскене (1974)              |
| Калининградская обл.                              | 1953-1963 | 0,3-3,5   | 1,4  | 6,1  | Смирнова (1967)                          |
| <b>V. Средняя полоса европейской части России</b> |           |           |      |      |  |
| Тверская обл.                                     | 1960-1966 | 3,0-14,5  | 7,7  | -    | Викторов (1971)                          |
| То же   | 1985-1991 | 14,0-56,6 | -    | -    | Карулин и др. (1993)                     |
| Московская обл., среднее по 6 районам             | 1940-1976 | 2,1-47,4  | 6,3  | 36,7 | Башенина (устн. сообщ.)                  |
| Химкинский р-н                                    | 1971-1976 | 7,9-24,2  | 13,4 | 52,3 | “  |
| Пригородные леса (Лесная дача с.-х. академии)     | 1940-1946 | 3,8-8,5   | 5,7  | 30,2 | “  |
| Ботанический сад РАН                              | 1951-1954 | 6,6-29    | 15,4 | 64,1 | Адольф (1957)                            |
| Приокско-Террасный зап.                           | 1949-1976 | 2,0-29,3  | 10,5 | 63,0 | цит. по Башениной (1972)                 |
| Михневский район                                  | 1945-1949 | 4-22      | 10,5 | 50,6 | Заблюцкая (устн. сообщ.)                 |
| Звенигородский район                              | 1956-1963 | 1,1-20,5  | 6,6  | -    | Наумов (1955)                            |
| Тульская обл., «Тульские засеки»                  | 1936-1940 | 0,9-15    | 4,8  | 64,7 | Смирин (1970)                            |
| То же, среднее по области                         | 1951-1958 | 3,2-33,2  | 14,0 | 73,7 | Наумов (1948)                            |
| То же   | 1958-1976 | 5,6-34,0  | 23,7 | 79,1 | Панина, Мясников (1960)                  |
| «Щегловская засека»                               | 1961-1968 | 12,9-53,6 | 39,1 | 82,5 | Садовская и др. (1971)                   |
| Рязанская обл., Окский зап.                       | 1952-1973 | 2,5-29,5  | 11,2 | 60,6 | Бернштейн и др. (1975)                   |
| То же, центр области                              | 1955-1958 | 1,1-5,0   | 2,0  | 24,9 | Зыкова, Зыков (1967)                     |
| Нижегородская обл.                                | 1949-1969 | 0,8-5,0   | 2,3  | 22,0 | Зыков, Карташов (1960), Кудряшова (1975) |
| Мордовия, Мордовский зап.                         | 1960-1967 | 9,2-27,6  | 17,2 | 62,2 | Козлов (1972)                            |
| Марий-Эл  | 1965-1970 | 1,4-29,0  | 8,5  | 57,0 | Бородин (1966)                           |
| То же   | 1964-1970 | 0,1-83,6  | 18,1 | -    | С.Наумов и др. (1976)                    |
| То же   | 1972-1986 | 2,8-76,0  | -    | -    | Гибет и др. (1983)                       |
| Удмуртия, юг                                      | 1965-1966 | -         | 12,0 | 65,0 | Жигальский, Корнеев (1966)               |
| То же   | 1973-1992 | 2,0-65,0  | -    | -    | Ковалевский и др. (1969)                 |
| Кировская обл., Малмыжский Район                  | 1960-1964 | 12-31     | 17,8 | -    | Бернштейн и др. (1987, 1995)             |
| Волжско-Камский край                              | 1935-1958 | 0,5-26    | 4,7  | 65,0 | Туилова, Коновалова (1971)               |
| Татарстан   | 1936-1958 | 1,0-20    | 8,7  | 73,0 | Попов (1960)                             |
| Башкирия, окрестности г. Уфы                      | 1960-1963 | 13-51     | 30,3 | 58,0 | “  |
| <b>VI. Южная лесостепь</b>                        |           |           |      |      |  |
| Курская обл.                                      | 1951-1965 | 1,0-9,4   | 2,4  | 20,6 | Марцинкевич (1964)                       |
| Белгородская обл.                                 | 1983-1993 | 0,6-33,1  | 12,4 | 45,9 | Изосов, Лукьянцева (1969)                |
| Воронежская обл., Теллермановский лес             | 1949-1954 | 1,5-31,0  | 11,4 | 36,7 | Чистова (1994, 1998)                     |
| Воронежский зап.                                  | 1941-1955 | 1,0-13    | 4,8  | -    | Образцов, Штильмарк (1961)               |
| Центрально-Черноземный зап.                       | 1953-1965 | 0,7-10,8  | -    | -    | Изосов (1957)                            |
| Самарская обл.                                    | 1946-1953 | -         | 8,0  | 39,7 | Елисеева (1965)                          |
| То же   | 1974-1981 | 2,0-33,0  | -    | -    | Попов и др. (1954)                       |
| Саратовская обл., Правобережье                    | 1956-1962 | 0-9,2     | 1,7  | 16,8 | Дюжаева и др. (1983)                     |
| То же   | 1951-1968 | -         | 0,9  | 4,8  | Щепотьев (1967)                          |
| То же   | 1960-1971 | 3,5-22    | 8,9  | 54,0 | Щепотьев (1975)                          |
| То же, Заволжье                                   | 1966-1967 | 0,5-5,2   | 2,8  | 16,8 | Сигарев, Агафонова (1976)                |
| Волгоградская обл., северо-запад                  | 1951-1968 | -         | 0,1  | 0,4  | Щепотьев (1957)                          |
| Украина, Киевская обл.                            | 1957-1962 | 0,8-1,7   | 0,7  | 6,0  | Щепотьев (1975)                          |
| Украина, Харьковская обл.                         | 1947-1954 | 1,5-10,9  | 5,3  | 47,1 | “  |
| Украина, западные обл.                            | 1944-1964 | 1,0-28    | 5,6  | 35,0 | Свириденко (1967)                        |
| Молдова   | 1953-1956 | 0-0,2     | 0,1  | 0,9  | Зубко (1965)                             |
|   | 1958-1968 | 0,8-12,8  | 5,2  | 50,0 | Рудышин (1958)                           |
|   |           |           |      |      | Лозан (1971)                             |

## VII. Урал и Сибирь

|   |                      |          |     |      |                                  |
|---|----------------------|----------|-----|------|----------------------------------|
| Средний Урал                              | 1986-1995            | 0,3-37,1 | -   | -    | Лукьянов (1996)                  |
| Свердловская обл., зап. «Денежкин Камень» | 1949-1961            | 0-2,1    | 1,0 | 10,9 | Чернявская (1959), Марвин (1966) |
| Южнее заповедника                         | 1949-1961            | -        | 1,7 | 27,3 | Марвин (1966)                    |
| Север области                             | 1959-1968            | 0,2-2,1  | 1,8 | 21,0 | Стадухин (1970)                  |
| Челябинская обл., Ильменский заповедник   | -                    | -        | -   | 59,0 | Каледин, Котельникова (1956)     |
| Тюменская обл.                            | 1962-1965            | 0-20     | 4,6 | 54,0 | Малюшина (1969)                  |
| Южное Приобье                             | 1970-1971            | 0,8-1,3  | 1,0 | 23,1 | Равкин, Лукьянова (1976)         |
| Новосибирская обл., центр                 | 1961                 | -        | 0,2 | 0,3  | Юрлов и др., (1965)              |
| Томская обл.                              | 1953-1963, 1971-1972 | 0-1,8    | 0,4 | 7,3  | Крыжановская (устн. сообщ.)      |
| Кемеровская обл., юг                      | 1962-1972            | 0,2-3,5  | 1,5 | 9,0  | Окулова, Кошкина (1967)          |
| Алтайский край                            | 1973-1980            | 0,2-4,6  | 1,9 | -    | Марин (1983)                     |
| Кызыл-Озек                                | 1956                 | -        | 1,2 | 33,6 | Окулова (устн. сообщ.)           |
| Телецкое оз., север                       | 1959-1960            |          |     |      |                                  |
|   | 1966-1968            | 0-2,0    | 1,0 | 2,8  | Новикова (устн. сообщ.)          |
| То же, юг                                 | 1966-1968            | 0-4,5    | 3,0 | 3,5  | “                                |
| Красноярский край, зап. «Столбы»          | 1952-1964            | 0-1,7    | 0,2 | 0,9  | Дулькейт (1967)                  |
| Козульский р-н                            | 1959-1961            | 0,2-1,2  | 0,7 | 9,0  | Никифоров (1968)                 |
| Западный Саян                             | 1960-1962            | 1-3      | 1,3 | 6,8  | Штильмарк (1965)                 |
| То же                                     | 1966-1970            | 1,2-3,4  | 2,4 | -    | Соколов (устн. сообщ.)           |

Таблица 3

Особенности многолетней динамики численности рыжей полевки  
в различных частях ареала

| Область, место                            | Число лет наблюдений | Годы пиков*   | Промежутки между пиками |       |         | Продолжительность пика |       |         | Число пиков на 1 десятилетие | Максимальная амплитуда колебаний |
|---|----------------------|---|-------------------------|-------|---------|------------------------|-------|---------|------------------------------|----------------------------------|
|   |                      |   | мин.                    | макс. | среднее | мин.                   | макс. | среднее |                              |                                  |
| 1   | 2                    | 3   | 4                       | 5     | 6       | 7                      | 8     | 9       | 10                           | 11                               |
| Мурманская обл., Лапландский заповедник   | 37                   | <b>1937–1938; 1940–1941; 1945–1946;</b> 1949; <b>1953; 1957;</b> 1962; 1969–1970          | 1                       | 6     | 3,0     | 1                      | 2     | 1,5     | 2,2                          | 100                              |
| Карелия (южная и средняя)                 | 60                   | 1949; <b>1953; 1957–1958; 1963; 1966; 1973;</b> 1977; 1979; <b>1982; 1990;</b> 1995; 2002 | 2                       | 6     | 3,6     | 1                      | 2     | 1,2     | 2,1                          | 81                               |
| Карелия, зап. «Кивач»                     | 31                   | <b>1975; 1979;</b> 1982; 1986; <b>1990; 1994;</b> 1997; 1999; 2003                        | 2                       | 4     | 3,3     | 1                      | 2     | 1,1     | 3,7                          | 75                               |
| Финляндия (Кухмо)                         | 16                   | 1966–1967; 1969; <b>1971–1972</b>   | 1                       | 4     | 2,2     | 1                      | 2     | 1,4     | 3,1                          | 17,1                             |
| Архангельская обл.                        | 11                   | <b>1966;</b> 1971; <b>1973–1974</b>   | 1                       | 4     | 2,5     | 1                      | 2     | 1,3     | 2,7                          | 41,7                             |
| Коми (включая Печоро-Илычский заповедник) | 37                   | <b>1938; 1941–1942; 1948;</b> 1952–1953; <b>1955; 1959; 1965; 1968</b>                    | 1                       | 5     | 3,2     | 1                      | 2     | 1,3     | 2,1                          | 100                              |

|   |    |  |   |   |     |   |   |     |     |      |
|---|----|--|---|---|-----|---|---|-----|-----|------|
| Ярославская обл.,<br>Дарвинский заповедник                                      | 11 | <b>1956;</b> 1960;<br><b>1962–1963</b>   | 1 | 3 | 2,0 | 1 | 2 | 1,3 | 2,7 | 100  |
| Костромская обл.  | 10 | 1932–1934; <b>1938;</b><br><b>1940</b>   | 1 | 2 | 1,7 | 1 | 3 | 1,7 | 3,0 | 15,2 |
| Пермская обл.   | 10 | <b>1956;</b><br><b>1961–1962</b><br>1949; <b>1952;</b>   | 2 | 4 | 3,0 | 1 | 2 | 1,5 | 2,0 | НО   |
| Московская обл.,<br>Приокско-Тerrasный<br>заповедник                            | 27 | <b>1954–1955; 1958;</b><br><b>1961–1966;</b><br><b>1968–1969; 1973;</b><br><b>1975</b>                     | 1 | 3 | 1,8 | 1 | 6 | 2,3 | 3,0 | 14,6 |
| То же, Химкинский район   | 17 | 1963–1964; 1968;<br><b>1972;</b> 1975  | 2 | 3 | 2,8 | 1 | 2 | 1,2 | 2,4 | 24,1 |
| То же, Звенигородский район   | 10 | 1958; 1960;<br><b>1962–1963</b>  | 1 | 1 | 1,0 | 1 | 2 | 1,3 | 3,0 | 18,6 |
| То же, Южное Подмосковье  | 16 | 1981; <b>1983; 1985;</b><br><b>1987; 1990; 1992;</b><br>1994   | 1 | 2 | 1,3 | 1 | 2 | 1,1 | 4,6 | 12,0 |
| Рязанская обл.,<br>Окский заповедник  | 22 | 1952; <b>1955; 1958;</b><br>1964–1966;<br><b>1968–1969;</b><br>1971–1972                                   | 1 | 2 | 1,5 |   | 3 | 1,7 | 3,0 | 11,8 |
| Тульская обл.   | 24 | 1951–1952; 1956;<br><b>1958;</b> 1960–1963;<br><b>1966; 1968;</b> 1970;<br><b>1972–1973</b><br>1924; 1927; | 1 | 3 | 1,4 |   | 4 | 1,7 | 3,3 | 10,9 |
| Кировская обл.  | 16 | 1932–1934; 1936;<br>1938; 1941–1942  | 1 | 4 | 2,0 |   | 3 | 1,5 | 3,7 | 3    |
| Мордовия  | 10 | 1958;<br><b>1962–1963; 1967</b><br><b>1936–1937;</b>   | 2 | 3 | 2,7 |   | 2 | 1,3 | 3,0 | 3    |
| Татарстан   | 23 | 1940–1941; <b>1944;</b><br>1946–1947; 1952;<br>1954; <b>1957–1958</b><br>1949–1951;                        | 1 | 4 | 2,0 |   | 2 | 1,6 | 3,0 | 10   |
| Нижегородская обл.  | 21 | 1959–1960;<br>1963–1964;<br>1968–1969  | 2 | 7 | 4,0 | 2 | 3 | 2,2 | 2,0 | 6,2  |
| Калининградская обл.<br>Белоруссия,<br>включая заповедник<br>«Беловежская пуща» | 11 | 1953; 1955; 1961<br><b>1955; 1959;</b>   | 1 | 5 | 3,0 |   | 1 | 1,0 | 2,7 | 11,7 |
|   | 20 | <b>1962–1963;</b> 1967;<br><b>1970</b><br><b>1942;</b>   | 2 | 5 | 3,0 |   | 2 | 1,2 | 2,5 | 111  |
| Воронежская обл.,<br>Воронежский заповедник                                     | 15 | 1946–1947; 1949;<br>1951; <b>1953; 1955</b>  | 1 | 2 | 1,2 |   | 2 | 1,2 | 4,3 | 9,0  |
| Саратовская обл.<br>(Приволжские районы Право-<br>бережья)                      | 13 | 1959; <b>1964; 1967;</b><br>1969–1970  | 1 | 4 | 2,3 |   | 2 | 1,2 | 3,1 | 9,0  |
| Молдова   | 10 | 1959; <b>1961; 1964;</b><br><b>1967</b><br><b>1947–1948;</b> 1950;<br><b>1952–1953</b>                     | 1 | 2 | 1,6 |   | 1 | 1,0 | 3,6 | 16   |
| Киевская обл. Украины   | 10 | <b>1952–1953</b>   | 1 | 2 | 1,3 |   | 2 | 1,6 | 3,0 | 13,6 |
| Томская обл.  | 13 | <b>1956;</b> 1967; <b>1971</b>   | 3 | 7 | 5,0 |   | 1 | 1,0 | 2,3 | 100  |
| Кемеровская обл.  | 11 | 1962–1963; 1967;<br>1969–1970  | 1 | 3 | 2,3 |   | 2 | 1,6 | 2,7 | 17,5 |
| Красноярский край   | 19 | <b>1960; 1969</b>  | 8 | 9 | 8,5 |   | 1 | 1,0 | 1,0 | 100  |

Эти небольшие различия обуславливаются рядом причин: количественным соотношением видов грызунов, кормовыми условиями, отчасти обычной межпопуляционной изменчивостью, наблюдающейся для любых показателей. Поскольку на кривой численности для заповедника показаны как осенние, так и весенние данные, по ней выявляются годы наиболее глубоких депрессий, когда осеннего сезонного пика почти не было (1950, 1951, 1959, 1967, 1971, 1974 гг.).

Если отвлечься от мелких изменений, то за 28 лет наблюдений довольно ясно вырисовывается примерно десятилетняя периодичность, или так называемые большие волны численности.

В Звенигородском районе, расположенном к юго-западу от Москвы, периоды подъемов и падений численности рыжей полевки также в общих чертах совпадают с изменениями в двух других сравниваемых пунктах. Поскольку здесь, как и для Химкинского р-на, показана средняя для теплого периода года, изменения не столь резко выражены, как в заповеднике.

Заслуживают специального рассмотрения и полученные за 40 с лишним лет данные учетов на территории Северо-Восточного Приладожья (1965–2006 гг., Ивантер, 2006). Как показало применение разработанного О. А. Жигальским (Zhigalski, 1993) метода скринингового анализа главных факторов динамики популяции с оценкой их вкладов в популяционные процессы, численность рыжих полевок находится здесь под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны демографический состав популяции в предшествующий и настоящий моменты времени, состояние популяций совместно обитающих видов, а также погодные и кормовые условия зимнего и весеннего периодов. Иерархия их вкладов в изменения численности и структуры популяции определяется качеством местообитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года (Ивантер, Жигальский, 2000). Вместе с тем максимальные влияния на полевок указанных факторов разделены во времени. В осенне-зимний период и в начале

сезона размножения большую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла – эндогенные. При этом экзогенные факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и др.) определяют верхний предел оптимальной для данных условий плотности, а внутривидовые механизмы приводят численность в соответствие с уровнем, адекватным этим условиям. Вполне подтверждается и высказанное нами ранее (Ивантер, 1975, 1981, 2005) положение о характерных различиях в иерархии контролирующих численность грызунов факторов в зависимости от места популяции в ареале вида: в центральных популяциях большое значение приобретают эндогенные механизмы, а в периферических – экзогенные. Все это сказывается и на географических особенностях самой популяционной динамики: в оптимальном ареале она отличается большей частотой и ритмичностью изменений при общем высоком уровне численности и относительно небольшой амплитуде колебаний, тогда как на периферии – низкими показателями плотности популяций, «рваным», неправильным ритмом ее изменений по годам и очень высокой их амплитудой.

## РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОТЛИЧИЯ

Сопоставление многолетних данных для различных пунктов ареала наряду с неизбежными мелкими отличиями позволяет выявить некоторое единообразие и аналогию общего хода кривых изменений численности рыжей полевки в пределах обширных природных регионов – ландшафтных зон или физико-географических областей – и выделить на этой основе «зоны сходной динамики численности» этого вида, подобно тому, как это было сделано для обыкновенной полевки и ряда других видов мышевидных грызунов Н. В. Башениной (1947, 1962). Такие «зоны» объединяют территории с более или менее близкими экологическими условиями и динамикой численности вида, сходной по интенсивности, ритмике и масштабам, в частности по амплитуде и частоте колебаний. Сходство это, конечно, не абсолютно и не может быть таковым, как мы видели на примере Московской обл., в отдельных пунктах могут наблюдаться различные отклонения. Однако оно достаточно для практического выделения следующих семи зон сходной динамики численности.

### 1. Северо-Западная зона

Судя по неполным данным (естественно, что вся территория зоны не может быть охвачена исследованиями), она включает территорию Скандинавских стран, Прибалтийских республик – Эстонию и Латвию, а в России – часть Ленинградской обл., граничащую с Эстонией. Здесь преобладают северо- и среднетаежные леса с преобладанием сосны и ели, а в южной части зоны – широколиственные леса европейского

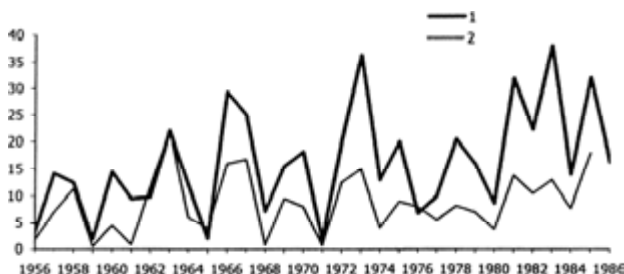


Рис. 2. Многолетние изменения осенней численности рыжей полевки в Московской обл. (экз. на 100 ловушко-суток)

- 1 – пойма с малонарушенным лесом, оптимальное местообитание;  
2 – сосновый лес, субоптимальное местообитание  
(Смирин, 1971; Иванкина, 1987).



типа. При этом площади, занятые коренными лесами, постепенно снижаются из-за промышленных рубок и пожаров и замещаются вторичными мелколиственными и смешанными древостоями. Главная особенность климата — его крайняя нестабильность на протяжении всех сезонов и по годам. В благоприятных местообитаниях обычен довольно высокий уровень численности полевых (в среднем за летне-осенний сезон 5–13% попадания зверьков, или 10–30 экз./га, максимумы до 60–200 экз./га), но на остальной территории она невелика: многолетние средние составляют максимум 2–6 особей на 100 ловушко-суток (рис. 3). По причине глубоких и продолжительных депрессий динамику численности характеризуют достаточно резкие перепады. Пики сравнительно высокие и короткие с интервалами через каждые 2–5 лет, амплитуда (1:80–1:100) высокая, но частоты низкие. На севере Прибалтики промежутки между пиками увеличиваются, депрессии становятся глубже, а подъемы меньше. В Норвегии найден четырехлетний цикл, совпадающий для всех грызунов; за 16 лет (1946–1960) отмечено четыре таких цикла (Myrberget, 1965). В южной Швеции наблюдалась сходная периодичность: большие подъемы численности вида происходили в 1959 и 1963 гг. (Bergstedt, 1965). На севере Швеции (горы Аммариесе), где наблюдения охватывали следующее пятилетие, пик был в 1966 г. (Hansson, 1969).

## 2. Север Европейской части России

Сюда отнесены занятые северной и средней тайгой районы юга Кольского полуострова, Карелии, север Ленинградской, Ярославской, Костромской, таежная часть Кировской и Пермской областей, а также Архангельская и Вологодская области и Республика Коми. Климатические условия, как и урожаи основных кормов, крайне изменчивы, что создает для грызунов дополнительные трудности. Для большей части этой зоны (в средней и северной тайге) характерен невысокий уровень численности рыжей полевки; средние многолетние показатели летне-осенних учетов обычно находятся в пределах 1–5 экз. на 100 ловушко-суток. Подъемы численности невелики (чаще до 8–10 экз. на 100 ловушко-суток, очень редко до 35) и кратковременны (см. рис. 4). Депрессии глубокие (0–0,5 на 100 ловушко-суток) и продолжительные. Промежутки между пиками для всей зоны составляют 2–6 лет. Имеются географические различия и в пределах рассматриваемого региона. Так, более высокая плотность населения и доминирование отмечены на Карельском побережье Кольского полуострова, в Вологодской и Пермской областях и в южной части Республики Коми.

В целом для зоны типична высокая амплитуда колебаний численности (1:50–1:100), главным образом за счет глубоких депрессий, при кото-

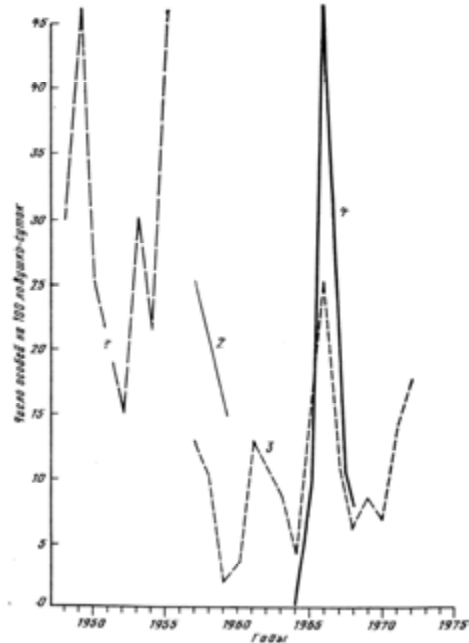
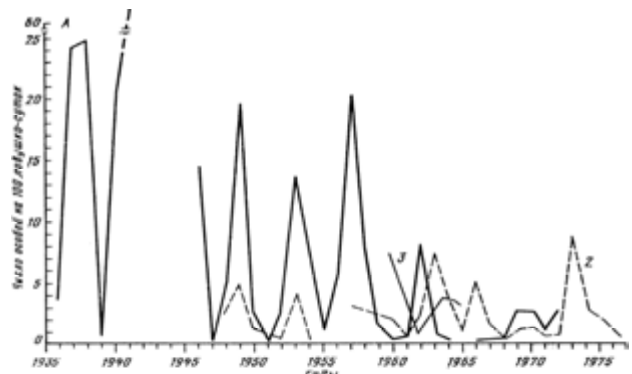
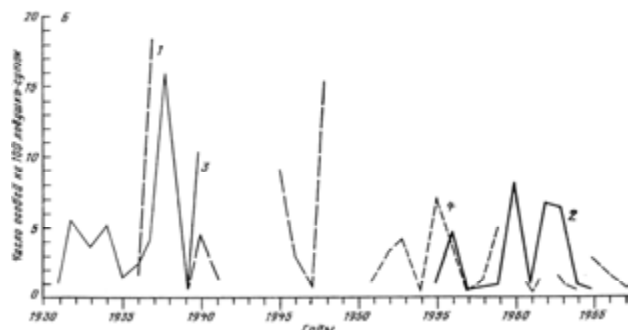


Рис. 3. Изменения численности в Северо-Западной зоне ареала

1 — Эстония (Пухту), 2 — Латвия, 3 — средняя и южная Финляндия (Skaren, 1972; Artimo, 1965), 4 — Швеция (Hansson, 1969).



1 — Лапландский заповедник (Кошкина, 1966, Семенов-Тянь-Шанский, 1970); 2 — Карелия, в целом; 3 — Ленинградская обл.



1 — Вологодская обл.; 2 — Ярославская обл. (Дарвинский зап.); 3 — Костромская обл.; 4 — Коми.

Рис. 4. Изменения численности на северо-западе и севере Европейской части России

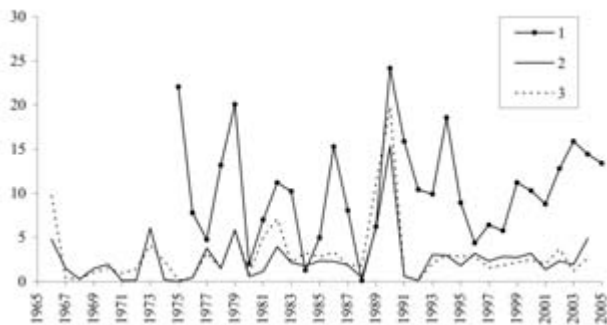


Рис. 5. Динамика численности в Средней и Южной Карелии:

1 – заповедник «Кивач»; 2 – коренные леса Приладожья;  
3 – вторичные леса Приладожья.

рых величина уловов падает до долей процента. При высокой амплитуде частоты низкие. Периодичность выражена нечетко, ритм колебаний неправильный. Отчетливые подъемы численности почти по всей территории зоны были отмечены в 1938, 1948, 1949, 1952–1953, 1957–1959, 1962–1963, 1965–1966, 1973–1974, 1979, 1982, 1986, 1990, 1994, 2002 и 2004 гг.

Оптимальными местообитаниями для рыжей полевки на севере зоны служат разнотравные и черничные ельники, а также смешанные леса и зарастающие вырубki. Осенью численность полевки может достигать здесь 35,3 особи на 100 ловушко-суток (Кошкина, 1957). При этом во время расселения в конце лета – начале осени численность полевки во вторичных мелколиственных лесах даже выше, чем в еловых, но постоянно, на протяжении всего года, они живут в основном только в ельниках (Ивантер и др., 1991; Ivanter, Osipova, 2000). В средней и южной частях зоны наблюдается характерная синхронность в динамике численности полевки в различных местообитаниях (рис. 5) Коэффициент корреляции между многолетними показателями учета зверьков в зеленомошном ельнике и во вторичных мелколиственных и смешанных лесах составил 0,62 (Ивантер и др., 1991). Разрушение коренных местообитаний под влиянием человека может привести к увеличению численности рыжей полевки. Так, по наблюдениям в Республике Коми, к концу июля на старой захлавленной вырубке насчитывалось 45 особей на 1 га, при том, что в соседнем смешанном березово-сосново-еловом лесу – всего 7 экз. (Петров, Шубин, 1986).

### 3. Зона Центральной и Западной Европы (включая ее юго-восточную часть)

Сюда относятся популяции полевки в широколиственных и горных ландшафтах на территории Великобритании, Франции, ФРГ, Чехии, Словакии, а также Балканских стран. При довольно высоком уровне численности полевки амплитуда годовых колебаний численности на

равнинах, видимо, не столь высока. Дж. Зейда (Zejda, 1970, 1973) нашел 4–5-летние циклы численности рыжих полевок в Чехии и Словакии. В Шварцберге (ФРГ) отмечена двухлетняя периодичность пиков (Schmidt, 1975). В лиственных лесах Англии обнаружены хорошо выраженные 5-летние циклы лесных грызунов, в том числе рыжей полевки (Ashby, 1967). Индекс доминирования во всей зоне редко превышает 30–50%, что связано с обилием в широколиственных лесах лесных мышей рода *Apodemus*. В лесах юго-восточной Европы он достигает 74% (Zejda, 1973).

### 4. Прибалтийско-Полеская лесо-луговая зона

Включает западные и прибалтийские государства, в частности Литву и Белоруссию, а также Польшу и западные области России – Калининградскую, Псковскую и Смоленскую области, охватывая в основном зону хвойно-широколиственных лесов с обилием болот, влажным прохладным климатом. По общему уровню численности рыжей полевки эта зона приближается к северной; средние многолетние показатели учетов чаще всего невелики – 1–4–5 экз. на 100 ловушко-суток (табл. 1–3 рис. 6). Более или менее сходен и тип динамики численности, интервалы между пиками составляют 2–5 лет; характерны довольно редкие, не очень высокие и нерегулярные подъемы, чередующиеся с длительными и весьма глубокими депрессиями, в связи с чем общий размах колебаний достигает значительной величины. В Белоруссии, например, за 16 лет наблюдений амплитуда превышала стократные размеры. В то же время среди обширных пространств, заселенных рыжими полевками с небольшой плотностью, в пределах зоны встречаются участки с высокой и устойчивой численностью вида, приуроченные к местам с постоянно благоприятными условиями существования.

По отношению к численности вида и типу ее динамики эта зона сходна с Северо-Западной. Многолетнее среднее значение численности сос-

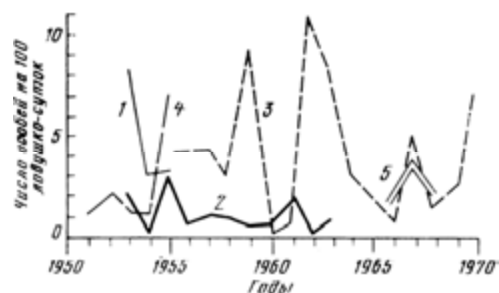


Рис. 6. Изменения численности в Прибалтийско-Полеской зоне:

1 – Литва, 2 – Калининградская обл., 3 – Белоруссия, Брестская обл., 4 – заповедник «Беловежская Пуща» (Белоруссия) 5 – северо-западная Польша (Pucek, 1969)

тавляет максимум 8 особей на 100 ловушко-суток. Пики редки и не очень высоки; интервалы между ними составляют 2–4 года. Депрессия численности может быть глубокой, поэтому наблюдаются достаточно высокие ее амплитуды. В то же время встречаются места с очень высокой и стабильной численностью полевков. К примеру, в островных широколиственных лесах осенняя численность рыжей полевки достигает 54 особей на 100 ловушко-суток (Паавер, 1957). Смешанные хвойные и дубово-грабовые леса создают для нее оптимальные условия. В Белоруссии в этих местообитаниях плотность населения полевков осенью может составлять 20–55 экз. на гектар, в то время как в основном лесу всего 10–35 (Гайдук и др., 1986).

##### 5. Зона средней полосы Европейской части России

Зона хвойно-широколиственных лесов и северной лесостепи охватывает Московскую, Рязанскую, Тверскую, Тульскую и другие центральные области средней полосы, а также леса Средней Волги и Южного Предуралья (Удмуртия, Мордовия и Татарстан, Нижегородская обл., юг Кировской обл. и др.) (рис. 7 см., табл. 1–3). Условия обитания в лесах этого типа оптимальны для рыжей полевки и численность ее достигает здесь наивысших показателей: средние многолетние для разных областей зоны находятся в пределах 7–30 экз. на 100 ловушко-суток, а индекс доминирования обычно выше 50%. Для зоны характерны сравнительно частые подъемы численности, большая высота и продолжительность пиков и неглубокие кратковременные депрессии, которые никогда не бывают столь значительны, как в северных областях. Так, в Тульской обл., даже при самом глубоком падении, численность не опускается ниже 1–3 экз. на 100 ловушко-суток (многолетний минимум). Высокие (до 20–30 и более особей. на 100 ловушко-суток) подъемы довольно правильно чередуются с кратковременными депрессиями, быстро сменяющимися новыми подъемами, и весь цикл обычно занимает 2–3 года. Таким образом, колебания численности рыжей полевки в рассматриваемой зоне характеризуются большей частотой и довольно четким ритмом при относительно малой амплитуде (1:10–1:20). Однако уменьшение амплитуды в какой-то мере является и арифметическим артефактом, проявляющимся в том числе и за счет отсутствия глубоких депрессий. Несмотря на известное сходство хода динамики численности рыжих полевков в различных областях зоны, полной синхронности нет вследствие многочисленных сдвигов и несовпадений, обусловленных местными причинами (см. рис. 7). Достаточно крупные всплески численности, охватившие всю или большую часть территории зоны, происходили в 1938, 1952, 1955–1956, 1958, 1963, 1966, 1968, 1972, 1974, 1983, 1990, 1992 и 1994 гг.

Как уже говорилось, растительность рассматриваемой зоны представлена в основном хвойно-широколиственными и широколиственными лесами (ель, дуб и липа). Однако, вследствие большой антропогенной нагрузки, здесь в большом количестве растут и вторичные мелколиственные леса. В восточной части региона между реками Ветлуга и Кама располагается обширный участок с дубово-елово-сосновыми и липово-елово-сосновыми лесами, отчасти напоминающими широколиственные леса Центральной Европы. На юге зоны присутствуют и некоторые типы настоящих сосняков.

В целом средняя лесная зона обеспечивает для рыжей полевки оптимальные условия существования, благодаря чему численность этого вида достигает здесь наибольших значений. Максимальные показатели учетов превышают 25 особей на 100 ловушко-суток, с достаточно частыми и резкими подъемами, наступающими с периодичностью в 2–4 года. При этом численность полевков в наиболее благоприятных местах обитания никогда не опускается ниже 1–3 особей на 100 ловушко-суток. Колебания численности

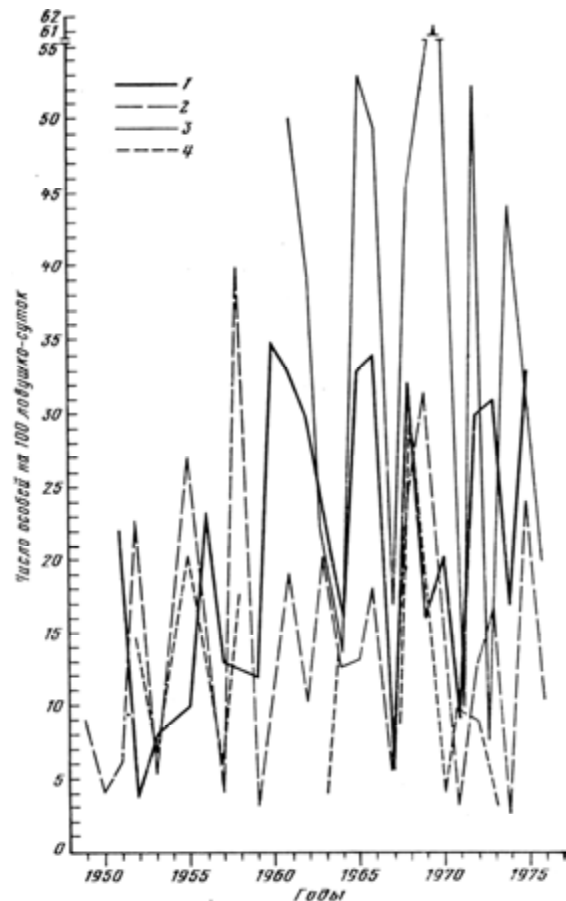


Рис. 7. Изменения численности в лесах средней полосы и сев. лесостепи Европейской России.

1 — Тульская обл.; 2 — Московская обл., Приокско-Террасный заповедник (средние данные); 3 — Тульская обл., Щегловская Засека; 4 — Рязанская обл., Окский заповедник.

строго цикличны; очень высокие пики чередуются с кратковременными и неглубокими депрессиями. Отсюда и невысокая их амплитуда (1:10–1:20). Колебания численности в различных частях зоны более-менее схожи, но полной синхронности нет. Конкретные детали количественных изменений могут не совпадать даже в одноименных местообитаниях, особенно если обитающие на них популяционные группировки разобщены (Башенина и др., 1987). Асинхронность в колебаниях численности зверьков в различных географических пунктах внутри одного региона (и, соответственно, в различных местообитаниях) была описана для Марий-Эл (Гибет и др., 1983) и Татарстана (Попов, 1960). Тем не менее это не исключает наличия четкой синхронности в колебаниях численности полевков в различных биотопах одного и того же региона.

Подобное наблюдалось, например, в ряде районов Московской области (Заблюцкая, 1957; Смирин, 1971; Иванкина, 1987), а также в Республике Мари-Эл (Жигальский, Корнеев, 1996). Некоторая противоречивость в высказываниях по этому поводу разных авторов (в частности для Марий-Эл) может быть связана с различиями мест их исследований (рис. 8).

Анализируя колебания численности зверьков одной популяции, живущих в условиях оптимальных и субоптимальных стадий, Е. В. Иванкина (1987, 1988) показала, что скорость сезонного восстановления численности на границе между местообитаниями бывает выше, чем в центре местообитания. В итоге численность полевков в субоптимальных условиях возрастала в 20,8 раза, тогда как в оптимальных – всего в 3,3 раза. Это можно объяснить и более интенсивным репродуктивным перемешиванием зверьков

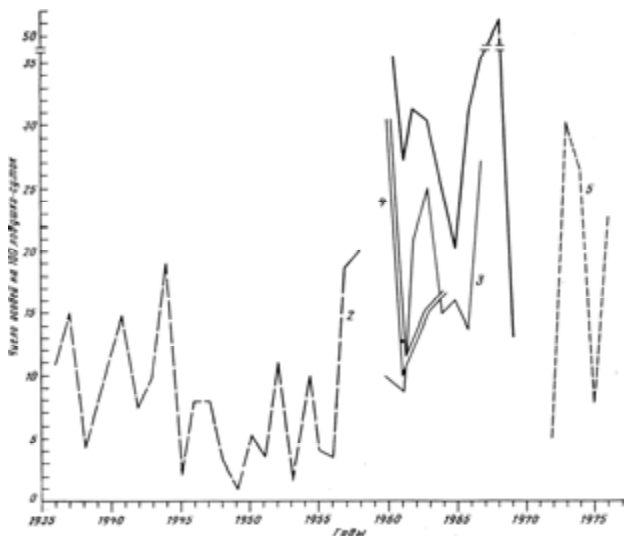


Рис 8. Изменения численности в Волго-Камских лесных районах и южном Приуралье:

1 – Башкирия (окрестности г. Уфы); 2 – Татарстан; 3 – Мордовский заповедник; 4 – юг Кировской обл., Малмжский р-н; 5 – Удмуртия (юг)

в экотопе (по границам местообитаний), и вынужденной иммиграцией их сюда из более благоприятных и предпочитаемых мест. Нередко части популяций, живущие одни в оптимальных, а другие в субоптимальных условиях одной и той же территории, различаются по этому показателю даже больше, чем представители разных географических подзон. Так, по данным И. А. Жигарева (1997, 2004), в нарушенных местообитаниях Московской обл., по сравнению с коренными древостоями, депрессии численности полевков становятся более глубокими, а сама численность возрастает быстрее и резче. Работавшая в том же регионе Е. В. Иванкина (1987) обнаружила здесь четко проявившуюся после 1980 г. смену стабильных 3–4-летних циклов на 2-летние, и также объяснила это возросшей антропогенной трансформацией территории. Причем и в том и в другом случае общая численность зверьков заметно возрастала. Г. В. Кузнецов и А. П. Михайлин (1985) обнаружили аналогичное явление в дубравах «Тулских Засек», где численность рыжей полевки в 1970–1980-х годах увеличилась по сравнению с 1940-ми годами в несколько раз. Но если Иванкина и Кузнецов с Михайлиным склонны объяснять это явление изменением климата, и в частности повышением среднемесячной температуры весны, то Жигарев и ряд других авторов более мотивированно относят его на счет смены перезревших липовых лесов на средневозрастные вследствие интенсивных рубок.

## 6. Лесостепная зона

Это зона крупных и мелких лесных участков, окруженных степью или еще чаще сельскохозяйственными угодьями. В древостое преобладают дуб и липа, на западе добавляются бук и граб, местами также береза и осина, а на востоке – клен и вяз. Иногда встречаются сосновые и смешанные леса. Многочисленные искусственные ветрозащитные насаждения состоят в основном из мелколиственных пород деревьев. К ней относятся Воронежская, Курская, Белгородская обл., юг Нижегородской обл., Украина, Молдавия, лесостепные части Саратовской и Самарской областей. Популяции рыжей полевки, населяющие эту территорию, отличаются достаточно высокой (обычно в пределах 4–9 экз. на 100 ловушко-суток) и довольно устойчивой численностью, во всяком случае, амплитуда колебаний невелика. В связи с отсутствием глубоких депрессий (многолетние минимумы в благоприятных местообитаниях редко опускаются ниже 2–3% попадания в ловушки), максимальный размах изменений численности, как правило, не превышает 9–16-кратной величины. Местами, причем даже на юго-восточной границе региона, на Нижней Волге, где рыжая полевка заселяет овраги, заболоченные участки леса и старые лесопосадочные полосы, которых обычно избегает, ее осенняя численность тем

не менее может достигать 38 особей на 100 ловушко-суток (Щепотьев, 1975). Если же оценивать степень устойчивости популяций не по амплитуде колебаний, а по их частоте и резкости, скорости смены циклов и продолжительности отдельных фаз (скорости подъемов и падений), то численность рыжих полевков лесостепной зоны оказывается весьма изменчивой (рис. 9). Для нее характерны очень частые и резкие подъемы, следующие друг за другом с интервалом в 1–2 года, так что на каждое десятилетие приходится 3–4 малых пика. Тем не менее в Харьковской обл. Украины, а также в Белгородской обл. и Центральном Поволжье никаких закономерностей в интервалах между пиками численности обнаружено не было (Зубко, 1965; Дюжаева и др., 1983; Чистова, 1998). Отчетливое увеличение численности рыжих полевков в начале 1990-х годов по сравнению с 1950-ми (Елисеева, 1965) наблюдал А. А. Власов (1996), предположивший, что причиной этого могло стать увеличение влажности, характерное в эти годы для среднерусской лесостепи. Восстановление населения полевков после депрессий, как, впрочем, и сокращение после пика, происходит очень быстро – в течение года или двух.

Интересно отметить единообразие общего хода кривых изменений численности в разных областях зоны, даже таких географически удаленных, как Саратовская обл. и Молдавия или Воронежская обл. и Украина. Значительные повышения численности рыжей полевки по всей зоне наблюдали, в частности, в 1947–1948, 1952–1953, 1961, 1964, 1967, 1971, 1975–1976, 1980, 1988–1989, 1992 и 1996 гг.

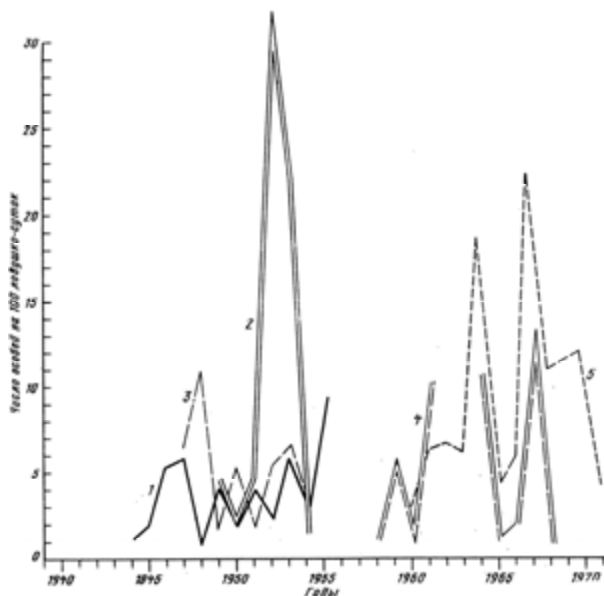


Рис. 9. Изменения численности в лесостепной зоне:

1 – Воронежский заповедник; 2 – Теллермановское лесничество (Воронежская обл.); 3 – Киевская обл. Украины; 4 – островные леса Молдовы; 5 – Правобережье Саратовской обл.

## 7. Урал и сибирская часть ареала

Эта зона охватывает восточную часть ареала рыжей полевки и включает в себя таежные леса южного и среднего Урала, южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины и предгорья Алтае-Саянских гор. По принятому административному делению в этот регион входят Свердловская, Челябинская, Курганская, юг Тюменской, Омская, Новосибирская и Кемеровская области, Алтайский край и юг Красноярского края. Около 46% территории Западно-Сибирской равнины покрыто болотами, а леса, занимающие 51% площади, расположены в основном по берегам рек. Такие прибрежные коренные древостои состоят из хвойных пород, главным образом пихты, сосны и ели. Однако в настоящее время большинство таких лесов уничтожено пожарами и вырублено и замещается вторичными березовыми и березово-осиновыми насаждениями либо сосняками. Численность рыжей полевки, невысокая на Урале и в Зауралье, далее к востоку еще более снижается (многолетняя средняя по летне-осенним учетам для большинства пунктов наблюдений составляет 0,2–2,4 экз. на 100 ловушко-суток) и становится крайне неустойчивой. При этом почти на всей территории Сибирской части ареала вид регистрируется непостоянно, нередко полностью отсутствуя в учетах в неблагоприятные годы. Так, по наблюдениям в Томской обл. и в Красноярском крае (заповедник «Столбы»), рыжая полевка иногда на протяжении нескольких лет вообще не появляется в уловах, затем некоторое время встречается (2–3 года) и вновь исчезает на долгие годы. В результате этих периодических продолжительных и глубоких депрессий амплитуда колебаний численности рыжих полевков в Сибири достигает огромной величины, но темп изменений очень низкий: интервалы между волнами крайне продолжительны (до 8–10 лет), а подъемы кратковременны (на графике они пологи и выражены слабо, рис. 10). Вместе с тем в восточной части ареала существует и несколько локальных популяций с более высокой и стабильной численностью. Часто такие популяции приурочены к вто-

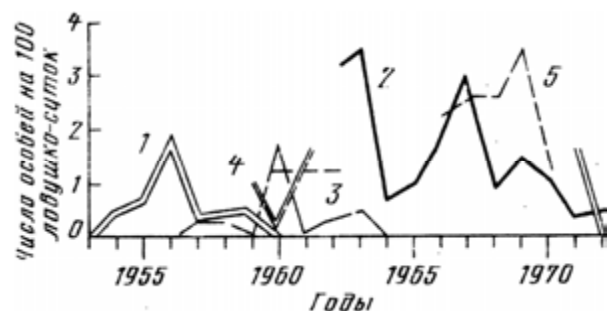


Рис. 10. Изменения численности в Западной Сибири:

1 – Томская обл.; 2 – Кемеровская обл.; 3 – заповедник «Столбы», Красноярский край; 4 – Козульский район Красноярского края; 5 – Западный Саян.

ричным сосново-березовым и лиственнично-березовым лесам с обилием элементов широколиственных лесов плиоценовой флоры (юг Тюменской обл., липовые острова и черневые леса Алтае-Саянской горной системы). Примером могут служить участки сосновых лесов (до 4,6 особей на 100 ловушко-суток, Марин, 1983, а также упоминавшиеся выше популяции Центрального Салаира, западных предгорий Кузнецкого Алатау и Западного Саяна, средняя численность которых изменяется по годам с 10–20-кратной амплитудой (от 0,2 до 3,5 и даже до 6 экз. на 100 ловушко-суток) и пики достаточно регулярно повторяются через каждые 3–4 года (Окулова, Кошкина, 1967). А. О. Лукьянов (1996) обнаружил еще более высокую численность рыжей полевки (до 37 на 100 ловушко-суток осенью) в горной тайге Среднего Урала, где пихтово-еловые леса чередуются с небольшими участками липняков.

Нельзя не отметить и тот примечательный факт, что за последние 20–30 лет численность рыжей полевки в Западной Сибири заметно увеличилась, и она заселила здесь многие новые территории. В переходной зоне между южной и средней тайгой многолетние средние значения численности достигают 0,5–18,5 особи на 100 ловушко-суток, а в южной тайге Томской обл. – 0,1–20,0 (Москвитин и Москвитина, 1998). При этом в восточной части видового ареала популяции, обитающие в местах с высокой антропогенной нагрузкой, более стабильны, чем в условиях коренных стадий.

Итак, анализ состояния популяций рыжей полевки в масштабах всего ареала показывает, что максимальной численности этот вид достигает в районах с относительно мягким климатом, где на значительной площади господствуют широколиственные и хвойно-широколиственные леса, представляющие для зверьков оптимальные условия жизни. Следует отметить, что особенно благоприятны для представителей этого вида леса с преобладанием липы; в таких местах они отчетливо доминируют среди мелких млекопитающих, успешно конкурируя с лесными и желтогорлыми мышами, оптимум существования которых соответствует широколиственным лесам с преобладанием крупноплодных пород (дуб, бук, граб, лещина и др. По мере приближения к северным границам видового ареала эти леса постепенно сменяются мелколиственными и хвойными, а на юго-востоке – лиственными массивами лесостепей, а затем небольшими байрачными лесами и искусственными насаждениями степной зоны, где численность вида заметно снижается. Лишь в особо благоприятных условиях обширных островных дубрав в лесостепной зоне (Воронежская, Белгородская обл., приволжские районы правобережья Саратовской обл.) имеются локальные участки с достаточно высокой плотно-

стью населения рыжих полевок, несмотря на близость границ ареала.

В оптимальных условиях в северной части ареала высокая численность рыжей полевки сочетается с высокой амплитудой ее колебаний и со сравнительно регулярными циклами на юге. Восточная часть области распространения характеризуется нерегулярными изменениями численности с продолжительными циклами: небольшие и кратковременные пики чередуются с длительными и глубокими депрессиями. Тем не менее с 1980-х годов практически по всему ареалу достаточно отчетливо вырисовывается тренд в сторону увеличения численности рассматриваемого вида. Это отмечено как в Центральной России, так и в южных и восточных частях ареала (Кузнецов, Михайлин, 1985; Иванкина, 1987; Власов, 1996; Бернштейн и др., 1997; Москвитин, Москвитина, 1998).

Анализ приведенных материалов, несмотря на трудности их сопоставления, позволяет выявить не только конкретные географические отличия в динамике численности рыжей полевки, но и общие черты этой динамики, типичные для вида в целом. Одной из наиболее характерных особенностей является тот факт, что, несмотря на значительную частоту и амплитуду колебаний численности, они не достигают масштабов, характерных для некоторых видов грызунов открытых ландшафтов, для рыжей полевки типичны относительная кратковременность пиков (1–2 года), быстрое восстановление численности после депрессий и постепенное сокращение ее после подъемов, хотя в некоторых местах наблюдается резкое падение. Типична также более или менее выраженная цикличность колебаний с периодом в 2–5 лет (свойственная и другим лесным грызунам), которая принимает обычно форму закономерно сменяющихся «малых волн», вызываемых местными причинами.

Географические отличия сводятся к следующему: если считать уровень численности вида критерием благополучия, то в оптимальных местах на севере европейского ареала высокая численность полевок сочетается со значительными ее колебаниями, а на юге – с ее большей стабильностью и более правильной цикличностью. Для менее благоприятных территорий восточной части ареала характерны (80–100 кратные), редкие, неправильного ритма колебания численности с невысокими пиками и длительными глубокими депрессиями (что приводит к 50–80-кратным изменениям) и растянутость цикла. Свое крайнее выражение это находит у восточных границ ареала.

По всей вероятности, амплитуда колебаний численности в значительной мере отражает климатические особенности местности и связанные с ними запасы кормовых ресурсов, степень континентальности и суровости климата и обусловленные ею специфические для региона особенности в характере изменчивости природных факторов.

## ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Вопрос о причинах изменений численности рыжих полевок неоднократно освещался в литературе, однако в большинстве случаев авторы решают эту проблему строго регионально, применительно к конкретной обстановке.

Многие исследователи связывают движение численности рыжей полевки главным образом с урожаем кормов, особенно семян древесных пород – ели, сосны, пихты, дуба, липы и др. На связь между урожаем семян и динамикой численности рыжей полевки указывают авторы, работавшие в различных регионах (Башенина, 1947, 1951, 1968а; Формозов, 1948; Наумов, 1948; Нестеров, Никсо-Никочо, 1950; Грибова, 1951; Кулаева, 1956; Снигиревская, 1954; Образцов, Штильмарк, 1957; Попов, 1960; Теплов, 1960; Ходашова, 1966; Свириденко, 1967; Зыкова, Зыков, 1967; Зейда, 1970; и др.). По конкретным наблюдениям этих авторов, после обильного урожая семян популяция успешно перезимовывает и терпит гораздо меньший урон от неблагоприятных погодных условий, чем при бескормице; размножение начинается раньше, происходит с большей интенсивностью при массовом участии прибылых и нередко захватывает осенние месяцы. Все это в конечном итоге ведет к росту численности, а при сочетании с благоприятными метеорологическими условиями способствует достижению пика.

Так, по наблюдениям Н. В. Башениной (1951, 1968а), в зоне южной европейской тайги хороший урожай кормов в сочетании с благоприятными метеорологическими условиями (ранняя весна, оптимальная сумма положительных температур в период размножения, и прежде всего в мае) служит одной из основных причин увеличения численности всех грызунов, в том числе и рыжей полевки. В средней полосе неперенным условием благополучной перезимовки, кроме корма, является состояние снежного покрова. Снижение численности после большого урожая происходит по принципу постепенного затухания сезонных пиков по мере истощения кормовых ресурсов (Башенина, 1972). В. А. Попов (1960) в качестве главного фактора, определяющего численность рыжих полевок в Волжско-Камском крае, выдвигает корма, на второе место ставит условия зимовки, в частности глубину снежного покрова и сроки его установления, на третье место – погодные условия в период размножения. По Л. В. Заблочной (1957), численность рыжей полевки в Приокско-Террасном заповеднике подвержена воздействию сложного комплекса погодных и кормовых условий, из которых решающее значение имеют урожай плодов липы и условия зимы.

В Карелии среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста числен-

ности полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета и урожай семян хвойных пород (Ивантер, 1975). Как показал дисперсионный анализ, степень влияния этих факторов на популяцию рыжих полевок достаточно велика ( $\eta^2 = 0,35-0,61$ ) и статистически достоверна ( $p = 0,95$ ).

Т. В. Кошкина (1957) считает, что для размножения и выживания рыжих полевок на Кольском полуострове благоприятны обильные урожаи семян, грибов и ягод, теплая и сухая осень, раннее установление снежного покрова с быстрым нарастанием его в высоту в начале зимы, ранняя дружная весна, малочисленность хищников-миофагов.

Достоверная положительная корреляция между популяционной динамикой и кормовыми ресурсами отмечена многими авторами в различных зонах (Ivanter, Osipova, 2000). В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах лесостепной и среднелесной зон хорошие кормовые условия обычно приводят к удлинению репродуктивного периода, правда, лишь при благоприятных погодных условиях. В зоне лесостепи это нередко вызывает массовое осеннее размножение (если держится достаточно теплая погода). Согласно Т. Ю. Чисовой (1998), в условиях Белгородской обл. рыжая полевка размножалась в октябре три сезона из одиннадцати лет наблюдений.

В большинстве регионов средней лесной зоны достаточно типично и размножение под снегом (Кудряшова, 1975; Бернштейн и др., 1980, 1987; Bernshtein et al., 1989; Кузнецов, Михайлин, 1985; Жигальский и Корнеев, 1996). К примеру, активное размножение полевок под снегом в липово-пихтово-еловом лесу Удмуртии отмечалось 9 раз в течение 25 лет (1973–1997), причем регулярно каждые три года после 1982 г. (Бернштейн и др., 1997). Весьма характерно, что каждый из этих девяти лет предшествовал году с пиком численности полевок. При этом зверьки либо начинают репродуктивный период очень рано, в феврале-марте, когда снег остается глубоким (снеготаяние нормально начинается в конце апреля), либо размножаются весь год без перерывов. Следует особо подчеркнуть, что размножению под снегом всегда предшествовал большой урожай древесных семян, особенно липы. Вместе с тем феномен подснежного размножения не был обнаружен в таких типичных областях лесостепной зоны, как Харьковская и Белгородская (Зубко, 1965; Чисова, 1998).

Некоторые авторы главным фактором, определяющим численность и состояние популяции полевок, считают погодные условия, а урожай кормов – только как вторичный (Михолап, 1962, Лапинь, 1963; Лозан, 1971). Такое впечатление могло создаться в регионах с неустойчивым снежным покровом и сравнительно стабильным и богатым урожаем семян (Латвия, Белоруссия, Молдова). К близкому выводу приходит и

Е. В. Иванкина (1987, 1988), полагающая, что продолжительность и интенсивность размножения рыжей полевки в Московской обл. определяется, как правило, весенними погодными условиями, тогда как урожаи семян хвойных имеют намного меньшее значение.

Отдельные исследователи идут в этом отношении еще дальше и в качестве главной, а то и единственной причины многолетних колебаний численности рыжей полевки указывают только метеорологические условия – сумму температур второй половины апреля и мая (Турьева, 1961), резкие колебания температуры и суммы осадков в зимний и ранневесенний периоды (Турянин, 1958; Михолап, 1961, 1962; Голов, 1962), количество осадков и тепла в бесснежный период и особенности зимы (Лапинь, 1963; Лозан, 1971). Характерно, что эти данные относятся преимущественно к местностям, в которых снеговой покров менее устойчив, а урожаи семян древесных и кустарниковых пород более часты, за счет же сочетания различных пород практически ежегодны.

Высота и время образования снежного покрова, по-видимому, является важным лимитирующим фактором в центральной части Европейской России (Заблоцкая, 1957; Попов, 1960). Снежный наст, образующийся в этом регионе во время теплых зим, может отрицательно повлиять на состояние популяций рыжих полевок и сильно уменьшить численность (Наумов, 1948; Елисеева, 1965; Чистова, 1998).

В некоторых местностях могут проявляться специфические внешние факторы, вызывающие колебания численности грызунов. Таковы, например, сильные половодья, играющие решающую роль в колебаниях численности полевок в бассейнах некоторых больших рек (таких как Ока) (Зыкова, Зыков, 1967). Помимо снижения численности, регулярные сезонные затопления изменяют форму сезонной динамики прибрежных популяций (Кудряшова, 1975) и вызывают массовые миграции зверьков.

Существует взгляд и на равнозначный характер влияния климатических и кормовых условий, наряду с некоторыми другими факторами, такими как хищники и внутривидовая конкуренция.

Таким образом, не столько отдельные условия, сколько удачное сочетание их служит основной причиной увеличения численности рыжей полевки, причем имеются характерные географические различия в значении ведущих факторов. О комплексе воздействия экзотической и эндогенной природы, определяющем численность этого вида, пишут и другие авторы (Наглов, 1962; Терехович, 1966; Tast, Kalela, 1971; Кудряшова, 1971, 1975).

Наконец, ряд исследователей, отрицая ведущую роль внешних условий, главной причиной циклических колебаний численности рыжих полевок считают внутривидовые отношения, связанные с плотностью популяции (Кошкина, 1966;

Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Куприянова, Наумов, 1986; Иванкина, 1987; Кузнецов, Михайлин, 1985; Kjømp, 1962; Platt, 1968). Один из аспектов внутривидовых отношений, влияющих на скорость нарастания численности полевок путем изменения интенсивности размножения (особенно молодняка), – снижение последней при высокой весенней плотности животных. Такие наблюдения имеются в различных частях ареала рыжей полевки (хотя они не всегда объяснимы столь однозначно): на юге Кольского полуострова, в Карелии, липово-еловых лесах юга Кировской обл., в Окском заповеднике, Тульской обл., в Южной Польше, в Чехословакии, Англии и некоторых других (Садовская и др., 1971; Тупикова, Конова-лова, 1971; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Бернштейн и др., 1972; Шилов, 1972; Ивантер, 1972, 1975; Кудряшова, 1975; Bobek, 1969; Zejda, 1970; Petrusiewicz, 1983 и др.).

Таким образом, на протяжении всего ареала численность рыжей полевки определяется комплексом факторов. Ни один фактор, взятый в отдельности, не может быть единственной, а тем более постоянно действующей причиной динамики не только на протяжении всего ареала, но даже для отдельного региона, хотя в определенных конкретных случаях может приобретать главенствующее значение (например, обильный урожай). Действие таких факторов, как сроки наступления и характер весны, состояние кормовой базы, зимние условия и некоторые другие, кроме того, накладывается на общее состояние популяции, ее структуру, фазу цикла и т. д., а также зависит и от общей экологической обстановки, в том числе от биоценотических отношений, иными словами, от сочетания конструирующих внешних условий. Именно полифакторная обусловленность динамики численности рыжей полевки и ярко выраженная у этого вида региональная специфика определяют сложный и неоднозначный характер динамики отдельных его популяций во времени и пространстве.

Итак, во взглядах современных экологов явно преобладает многофакторная система воздействий на популяции лесных грызунов. Сравнительный анализ многолетних материалов, полученных в субоптимальных местообитаниях рыжей полевки в Восточной Финляндии (у северной границы обитания) и в благоприятных условиях Удмуртии, Марий-Эл и Тульской обл. (экологический оптимум, центр видовой ареала), выявил целый перечень факторов, в комплексе определяющих состояние и численность каждой популяции, в том числе в зависимости от ее географического положения и экологической роли (Жигальский, 1989, 1995; Ивантер и др., 1991; Ивантер, Жигальский, 2000). Среди эндогенных это, в частности, возрастные и половые соотношения и исходная плотность популяции, влияющие на репродуктивную активность молодых полевок и итоговую численность зверьков, а



из экзогенных – погодные и кормовые условия, совместно обитающие виды и т. д. В итоге исследования удалось показать, что значение этих факторов для жизни популяции закономерно меняется в зависимости от сезона года, стадии жизненного цикла зверьков и географического положения их местообитаний. В начале периода размножения наиболее критичны погодные условия, причем их влияние возрастает по направлению к северу. В зоне широколиственных лесов («Тульские Засеки») и южной тайги (Марий-Эл и Удмуртия) иерархический вклад погодных условий в общее многофакторное влияние на состояние и демографические показатели популяции в осенне-зимний период составляет 37–52%. В Карелии (северная граница ареала) воздействие их еще больше (83%), в том числе и потому, что периферические популяции переживают в этих условиях так называемый «эффект горлышка бутылки». Между тем в оптимальных и субоптимальных местообитаниях Марий-Эл ничего подобного не происходило. Можно предполагать, что степень влияния метеорологических факторов на популяции рыжих полевок весной связана не столько с качеством местообитания, сколько с общими климатическими особенностями каждого участка.

Кормовые условия лимитируют численность вида в Тульской обл., Удмуртии и Марий-Эл (зависимость 3,0–21,4%), но не в Карелии, где пищевые потребности популяции, по видимому, находятся в равновесии с природными ресурсами.

Состояние популяции (численность, возрастная структура, интенсивность размножения) в предшествующую осень определяет численность полевок весной, причем в местах с оптимальными условиями на 23–40%, а в субоптимальных – только на 11%. Низкая численность полевок весной объясняется высокой осенне-весенней смертностью (в Карелии она составляет 70%, а в Тульской обл., Удмуртии и Марий-Эл – всего 50%). В то же время степень влияния на итоговую численность зверьков текущего состояния популяции (факторы, зависящие от плотности) нигде не превышает 8 %. Во время стремительного роста популяции (начало лета), как и в ситуации очень низкой численности, резко увеличивается влияние случайных обстоятельств. Тем не менее зависящие от плотности факторы играют в это время основную роль даже в Карелии, где в самых бедных местообитаниях их влияние составляет 50%. Количество перезимовавших и размножающихся животных играет наиболее важную роль, а значение зимних погодных условий гораздо меньше – 0,1–21,5%.

Когда процесс размножения затухает, повышается контролирующая роль предшествовавшего состояния популяции и снижается влияние условий настоящего момента. Правда, это наблюдается только в наиболее благоприятных ме-

стообитаниях оптимальной части ареала. В субоптимальных условиях периферии ареала численность полевок низка и испытывает существенное влияние действующих эндогенных факторов. К концу лета, и особенно во время осеннего ненастья и похолодания, воздействие на размножение популяции качества местообитаний и географических условий снова возрастает. Таким образом, сила влияния на популяцию отдельных экологических факторов зависит и от сезона года, и от географического положения территории.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ географических особенностей популяционной организации и динамики численности европейской рыжей полевки – типичного представителя широко распространенных, политипических видов млекопитающих подтвердил известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем, и численность ее лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяция более устойчива и ритмична. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более эффективными механизмами компенсаторной регуляции, приводящей плотность популяции в соответствие с ресурсами биоты. Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структуры, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда и преодоления эволюционной инертности популяций, обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым видом территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. К периферии видового ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование небольших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и междупопуляционной изменчивости. На периферии видового ареала повышается вероятность существования относительно небольших и изолированных друг от дру-

га популяций, в связи с чем возрастает частота выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видовой ареала может поставлять «кандидатов» для процессов первичного формообразования. Более выражены и гораздо четче и рельефнее проявляются в периферийных зонах ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект Денеля, закономерная смена сезонно-возрастных генераций, компенсаторная авторегуляция численности и ряд других.

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации ареала, характерные исключительно для политипического вида, определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии области его распространения. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими

популяциями эволюционных функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые составляют эволюционный резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к эволюционным перестройкам в ответ на изменения среды

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. С. 160–165.
- Аристова В. А. Особенности использования территории красной полевкой в лесах южной части Кировской обл. // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 151–159.
- Башенина Н. В. Движение численности мелких грызунов за 1936–1943 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1947. Вып. 2. С. 149–214.
- Башенина Н. В. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюл. МОИП, отд. биол., 1951. Т. 56. Вып. 2. С. 4–13.
- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки. М.: Изд-во МГУ, 1962, 308 с.
- Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. Пермь: ПГПИ, 1968. Т. 52. С. 3–44.
- Башенина Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов // автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1972. 57 с.
- Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. О предпосылках развития эпизоотии геморрагической лихорадки с почечным синдромом // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1972. Вып. 3 (25). С. 189–193.
- Бернштейн А. Д., Панина Т. В., Крылов Д. Г. Динамика популяций рыжей полевки на трех участках леса в очагах ГЛПС Тульской области // Тез. конф. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. М., 1975. С. 265–266.
- Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф., Мясников Ю. А., Гавриловская И. Н. Сравнительная эколого-эпизоотологическая характеристика лесных полевок (*Clethrionomys*) Среднего Предуралья // Зоол. Журн. 1987. Т. 66, № 9. С. 1397–1407.
- Бернштейн А. Д., Копылова Л. Ф., Апекина Н. С., Михайлова Т. В. О прогнозировании подъема заболеваемости геморрагической лихорадкой с почечным синдромом // РАТ-Инфо. 1997. Вып. 2. 10 с.
- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. Журн. 1995. Т. 74. Вып. 1. С. 119–127.
- Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. Динамика популяции рыжей полевки в северной лесостепи // Грызуны. Материалы Всесоюзного совещания. М.: Наука, 1980. С. 273–275.
- Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф. Динамика популяций лесных полевок (*Clethrionomys*, *Rodentia*) на Европейском Севере // Экология. 2002. № 3. С. 220–227.
- Бойко Н. С. Мышевидные грызуны островов и побережий Кандакшского залива и динамика их численности // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1984. С. 5–24.
- Бородин Л. П. Сравнительная оценка эффективности разных методов лова мелких млекопитающих // Тр. Мордов. заповедника. 1966. Вып. 3. С. 186–202.
- Викторов Л. В. Сезонная динамика численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Калининской области // Учен. зап. Рязан. пед. ин-та. Рязань, 1971. Вып. 105. С. 78–83.
- Власов А. А. Изменение населения мелких млекопитающих лесостепных экосистем Центрально-Черноземного заповедника за последние 40 лет // Rus. J. Ecol. 1996. Т. 1. Р. 72–76.
- Гайдук В. Е., Буневич А. Н., Блоцкая Е. С. Динамика численности рыжей полевки в Беловежской пушце // Заповедники Белоруссии. Минск, 1986. Вып. 10. С. 102–109.
- Гибет Л. А., Кулюкина Н. М., Никифоров Л. П., Корнеев В. А. О выделении самостоятельных популяционных единиц мелких грызунов // Грызуны: Материалы Всесоюзного совещания. Л.: Наука, 1983. С. 372–374.

- Голов Б. А. К вопросу о динамике численности мышевидных грызунов и ее прогнозах // *Вопр. экологии*. Киев, 1962. Т. 6. С. 47–49.
- Голикова В. Л. Заметки по экологии популяций лесных мышей и рыжих лесных полевок // *Тр. конф. по защите растений на юго-востоке*. Саратов, 1958. С. 166–176.
- Грибова З. А. Численность мелких грызунов и ее изменения в основных ландшафтных зонах СССР в 1949/50 г. // *Тр. ВНИИОП*. М., 1951. № 11. С. 296–308.
- Губарь Ю. П. Численность лесных полевок и некоторые стороны их взаимоотношений // *Фауна и экология животных* // *Тр. каф. зоол. МГПИ им. Ленина*. М., 1976. Ч. 2. С. 60–103.
- Дулькейт Г. Д. Многолетние колебания численности мышевидных грызунов в Саянской тайге и вопросы прогноза // *Тр. заповедника «Столбы»*. 1967. Вып. 6. С. 118–151.
- Дюшаева И. В., Милкин В. В., Назаров А. В., Мозговой Ю. П. Особенности динамики численности мышевидных грызунов Красносарского лесничества // *Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне*. Куйбышев, 1983. С. 123–128.
- Елисеева В. И. Распределение мышевидных грызунов в основных биотопах Центрально-Черноземного заповедника и динамика численности ведущих видов // *Тр. Центр.-Чернозем. заповедника*. 1965. № 8. С. 194–207.
- Жигальский О. А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 49 с.
- Жигальский О. А. Факториальный анализ популяционной динамики рыжей полевки и ондатры // *Экология популяций: структура и динамика: Материалы совещ.*, М., 1995. С. 531–545.
- Жигальский О. А., Корнеев В. А. Демографическая структура популяции рыжей Полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) в гетерогенной среде обитания // *Russian J. Ecology*. Т. 6. Р. 459–467.
- Жигарев И. А. Изменения плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмосковья // *Зоол. Журн.* 1996. Т. 72, № 12. С. 117–137.
- Жигарев И. А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 230 с.
- Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // *Тр. Приокско-Террасного заповедника*, 1957. Вып. 1. С. 170–240.
- Зубко Я. П. Численность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и ее изменения за 20 лет (1944–1964) в Харьковской области // *Вестн. Харьк. ун-та. Сер. биол.* Харьков, 1965. Вып. 1. С. 110–112.
- Зыков К. Д., Карташов Н. Н. Значение мышевидных грызунов и мелких насекомых в формировании очагов лугового клеща в пойме р. Оки // *Тр. Окск. заповедника*. Рязань, 1960. Вып. 3. С. 105–154.
- Зыкова Л. Ю., Зыков К. Д. Динамика численности мышевидных грызунов Окского заповедника в период с 1952 по 1963 г. // *Тр. Окск. заповедника*. Рязань, 1967. Вып. 7. С. 216–229.
- Иванкина Е. В. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмосковье // автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1987. 26 с.
- Иванкина Е. В. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмосковье // *Экология популяций; Тез. докл. Всесоюз. совещ.* Новосибирск, 1988. Т. 2. С. 77–79.
- Ивантер Э. В. К теории внутрипопуляционной регуляции численности животных // *Науч. конф. биологов Карелии: Тез. докл.* Петрозаводск, 1972. С. 175–177.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.
- Ивантер Э. В. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала // *Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере*. Владивосток, 1980. С. 50–60.
- Ивантер Э. В. Динамика численности // *Европейская рыжая полевка*. М.: Наука, 1981. С. 245–267.
- Ивантер Э. В. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки // *Биогеография Карелии*. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 44–57.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // *Зоол. Журн.* 2000. Т. 79, № 8. С. 976–989.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Жигальский О. А. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северо-восточном Приладожье) // *Экология наземных позвоночных*. Петрозаводск, 1991. С. 86–116.
- Изосов А. А. Материалы по питанию и динамике численности лесной мыши и рыжей полевки в островных лесах Воронежской области // *Учен. зап. Курск. пед. ин-та*. 1957. Вып. 4. С. 84–102.
- Изосов А. А., Лукьянцева В. П. Мышевидные грызуны Курской области, их распространение и численность // *Учен. зап. Курск. пед. ин-та*. 1969. Т. 59. С. 227–239.
- Каледин В. В., Котельникова А. Г. К характеристике природных очагов клещевого энцефалита в зоне Ильменского заповедника // *Тр. Ильмен. заповедника*. Свердловск, 1973. Вып. 10. С. 138–141.
- Калецкая М. Л. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием водохранилища // *Рыбинское водохранилище*. М.: МОИП. 1953. Ч. 1. С. 95–121.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Истомина А. В., Ананьина Ю. В. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) - основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // *Зоол. Журн.* 1993. Т. 72. С. 113–122.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С. Мелкие млекопитающие очагов клещевого энцефалита в Удмуртской АССР // *Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях*. Ижевск, 1969. С. 168–170.
- Козлов В. И. Динамика численности мышевидных грызунов в Горьковской области за 20 лет с 1949 по 1969 г. // *Учен. зап. Горьк. ун-та. Сер. биол.* 1972. Вып. 164. С. 22–28.
- Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // *Фауна и экология грызунов*. М.: Изд-во МГУ, 1957. Вып. 5. С. 3–65.
- Кошкина Т. В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // *Тр. Кандалакш. заповедника*. 1958. Вып. 1. С. 161–191.
- Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // *Материалы к познанию фауны и флоры СССР*. 1967. Т. 41. Вып. 56. С. 5–27.

- Кудряшова Л. М. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника зимой 1967/68 г. // Экология. 1971. № 2. С. 84–87.
- Кудряшова Л. М. Движение численности населения рыжей полевки в Окской пойме в 1967–1973 гг. // Тр. Окск. заповедника. 1975. Вып. 9. С. 234–254.
- Кузнецов Г. В., Михайлин А. П. Особенности питания и динамики численности рыжей Полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 125–156.
- Кулаева Т. М. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР // автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1966. 22 с.
- Кулик И. Л., Никитина Н. А. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 6. С. 3–16.
- Куприянова И. Ф., Наумов С. П. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге севера Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 91. С. 17–29.
- Кутенков А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Тр. гос. природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. Вып. 3. С. 80–106.
- Лапинь И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига: АН Латв. ССР, 1963. 159 с.
- Лозан М. Н. Грызуны Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1971. Т. 2. 188 с.
- Лукьянов О. А. Анализ зависимости подвижности – оседлости мелких млекопитающих на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки // Сибирск. экол. журнал. 1996. Вып. 3. С. 597–606.
- Малюшина Е. П. К экологии мелких млекопитающих южной тайги Тюменской обл. // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень, 1969. С. 37–38.
- Марвин М. Я. Мышевидные грызуны северных районов Среднего Урала // Учен. зап. Урал. ун-та. Биол. Свердловск, 1966. Т. 47. Вып. 3. С. 11–21.
- Марин Ю. Ф. К популяционной экологии рыжей полевки в Алтайском государственном заповеднике // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 54–56.
- Марцинкевич Ч. И. Сезонная жизнь и миграция мелких млекопитающих в природных очагах инфекции в Башкирии // Тр. Уфим. НИИВС. 1964. Вып. 8. С. 123–129.
- Меркова М. А. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши на юге Московской области и Теллермановской рощи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 1. С. 21–31.
- Михолап О. Н. К вопросу о динамике численности мышевидных грызунов Полесья // Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тез. докл. М.: Изд-во МГУ. 1961. С. 62–63.
- Михолап О. Н. К вопросу о влиянии температуры и осадков на численность мышевидных грызунов Полесья // Вопр. экологии. 1962. Т. 6. С. 102–104.
- Михолап О. Н., Терехович В. Ф. Динамика численности мышевидных грызунов в лесных биотопах Белоруссии // Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск, 1965. С. 34–41.
- Москвитин С. С., Москвитина Н. С. Анализ изменений ареалов млекопитающих на юго-востоке Западной Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 206–208.
- Мотеинас Л. И., Езерскене Е. П. Мелкие млекопитающие природных очагов болезней человека в Литовской ССР // Зоол. Журн. 1974. Т. 53. № 10. С. 1580–1583.
- Наглов В. А. Влияние различных факторов на размещение и численность лесных грызунов // Тез. докл. науч. конф. Харьк. с.-х. ин-та. Харьков, 1962. Вып. 4. С. 25–26.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.
- Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. 1951. Вып. 4. С. 3–21.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопр. краевой, общ. и эксперим. паразитол. и мед. зоол. 1955. Т. 9. С. 179–202.
- Наумов С. П., Шаталова С. П., Гибет Л. А. Некоторые черты сравнительной экологии лесных полевок (*Clethrionomys*) // Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь, 1976. С. 298–301.
- Нестеров В. Г., Никсо-Никочо Н. В. Зависимость размножения вредных для леса животных от изменения климатических условий и урожая лесных семян за последнее столетие // Тез. докл. Второй экол. конф. Киев, 1950. Ч. 3. С. 157–163.
- Никитина Н. А. Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Вып. 2. С. 15–25.
- Никифоров Л. П. Млекопитающий природного очага клещевого энцефалита в Козульском районе Красноярского края // Вопр. эпидемиол. клещ. энцефалита и биол. закономерн. в его природн. очаге. М., 1968. С. 43–51.
- Образцов Б. В., Штильмарк Ф. Р. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1957. Т. 35. С. 5–21.
- Окулова Н. М., Кошкина Т. В. К зоологической характеристике ландшафта черневой тайги // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 243–252.
- Паавер К. Л. О перенаселении в популяциях лесных мышевидных грызунов в Эстонской ССР в связи с динамикой их численности // Изв. АН ЭССР. Биология. 1957. Вып. 2. С. 155–174.
- Панина Т. В., Мясников Ю. А. Динамика численности и размножения рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. Журн. 1960. Т. 29. Вып. 11. С. 1707–1715.
- Петров О. В., Шубин Ю. П. Численность и территориальное размещение в долинных лесах Средней Вычегды (подзона средней тайги Коми АССР) // IV съезд ВТО. Т. 1. М. 1986. С. 314–315.
- Пивоварова Е. П. Распределение по биотопам и лесохозяйственное значение мышевидных грызунов Беловежской пуши // Учен. зап. МГПИ. 1956. Т. 61. С. 305–383.
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960.
- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П. и др. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. 1954. Вып. 3. С. 13–48.

- Попов И. Ю. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессиями растительности в Европейской южной тайге // автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1998. 27 с.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: СО Наука. 1976.
- Рудышин М. П. Розміщення і динаміка численності мишовидних гризунів у Західному лісостепу Української РСР. Київ: Науково-природн. музей АН УРСР, 1958. 23 с.
- Садовская Е. В., Повалишина Т. П., Штерн М. А. и др. Многолетние зоологические наблюдения в одном из очагов геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Тр. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. 1971. Т. 19. С. 84–93.
- Сапоженков Ю. Ф. К распространению и экологии лесной мыши в Костромской области // Животный мир Костромской области. Кострома, 1973. Вып. 31. С. 27–34.
- Свириденко П. А. Размножение и колебания численности рыжей полевки в условиях Украины // Вестн. зоол. 1967. Вып. 2. С. 9–24.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Насимович А. А. Особенности колебаний численности рыжих полевок // Природа. 1949. № 3. С. 70–72.
- Сигарев В. А., Агафонова Т. К. Некоторые особенности динамики численности рыжей и обыкновенной полевок в Саратовской области // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. 1976. Вып. 3 (5). С. 134–138.
- Смирин Ю. М. Динамика численности мышевидных грызунов в различных типах леса Подмоскovie // Зоол. Журн. 1964. Т. 43. Вып. 10. С. 134–150.
- Смирин Ю. М. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. 1970. Вып. 9. С. 134–150.
- Смирин Ю. М. Пространственная структура и динамика популяций мелких лесных грызунов в Подмоскovie // автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 24 с.
- Смирнова В. П. Динамика численности мышевидных грызунов в Калининградской области (1953–1963) // Тр. Ленингр. ин-та эпидемиол. и микробиол. 1967. Т. 31. С. 116–124.
- Снигиревская Е. М. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности: автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1954. 26 с.
- Стадухин О. В. Материалы по численности грызунов и бурозубок тайги Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Информ. материалы. Свердловск ИЭРиЖ РАН, 1970. Вып. 2. С. 46–49.
- Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Тр. Печоро-Илыч. заповедника. 1960. Вып. 8. С. 5–221.
- Терехович В. Ф. Экология европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1966. 24 с.
- Турьева В. В. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1961.
- Турянин И. И. Материалы по изменению численности грызунов в Закарпатской обл. // Науч. зап. Ужгород. ун-та. 1958. Т. 31. С. 3–26.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М., 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7–37.
- Чернявская С. И. Млекопитающие заповедника «Денежкин камень» // Тр. заповедн. «Денежкин камень». 1959. Вып. 1. С. 87–113.
- Чистова Т. Ю. Пространственная организация населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) лесостепной дубравы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 22 с.
- Шилов И. А. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутривидовых отношений у мелких грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Вып. 3. С. 21–31.
- Шилова С. А. Эпизоотологическое значение мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита в Пермской области // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1971. Т. 84. С. 37–57.
- Шилова С. А., Троицкий Б. Б., Мальков Г. Б., Белькович В. М. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределении клещей *Ixodes persulcatus* F. Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита // Зоол. Журн. 1958. Т. 37. Вып. 6. С. 931–938.
- Штильмарк Ф. Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., 1965. С. 5–52.
- Щепотьев Н. В. Распространение мышевидных грызунов в лесных полосах Нижнего Поволжья // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 238–242.
- Щепотьев Н. В. Очерк распространения и стационального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М., 1975. Вып. 12. С. 62–97.
- Юрлов К. Т., Юдин Б. С., Потапкина А. Ф., Телегин В. И. и др. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной лесостепи Барабинской низменности // Животный мир Барабы. Новосибирск, 1965. С. 184–207.
- Artimo A. Variations in small mammal populations in dry and damp heath forests of southern Home (S. Finland) // Aquilo. Zool. 1965. Т. 2. Р. 1–16.
- Ashby K. R. Studies on the ecology of field mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and voles (*Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham. // J. Zool. Lond. 1967. V. 152. N 4. P. 389–513.
- Aulak W. Estimation of small mammal density in three forest biotopes // Ecol. Pol. Ser. A. 1967. V. 15 (39). P. 759–778.

- Bergstedt B. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linne') in southern Sweden // *Oikos*. 1965. V. 16. N 1/2. P. 132–160.
- Bernshtein A. D., Zhigalski O. A., Panina T. V. Multi-annual fluctuation in the size of a population of the bank vole in European part of the Soviet Union // *Acta theriol.* 1989. V. 34. P. 409–438.
- Bobek B. Survival, turnover and production of small rodents in beech forest // *Acta theriol.* V. 14. 1969. N 11–19.
- Bobek B. Influence of population density upon rodent production in a deciduous forest // *Ann. Zool. Fennici*. 1971. V. 8. P. 137–144.
- Chistova T. Spatial organization of a bank vole population in a forest-steppe oak forest // *Pol. Ecol. Stud.* 20. P. 147–154.
- Fullagar P. J., Lewell P. A., Lockley R. M., Rowlands J. W. The somer vole (*Clethrionomys glareolus skomerensis*) and long-tailed mouse (*Apodemus sylvaticus*) on Skomer island, Pembrokeshire in 1960 // *Proc. Zool. Soc. London*. 1963. V. 140. N 2. P. 295–314.
- Gebczynska Z. Estimation of rodent numbers in a plot of *Querceto-carpinetum* forest // *Acta theriol.* 1966. V. 11. N 11. P. 315–328.
- Gliwicz J. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole // *Acta theriol.* 1975. V. 20. fasc. 1–14. P. 57–59.
- Grodzinski W., Pucek Z., Ryszkowski L. Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal // *Acta theriol.* 1966. V. 11. N 10. P. 297–314.
- Hansson L. Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964–1968 // *Oikos*. 1969. V. 20. N 2. P. 431–450.
- Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of the bank vole in the eastern part of its distribution range // *Pol. J. Ecol.* 2000. V. 48. P. 179–195.
- Jensen T. S. Trappability of various functional groups of the forest rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* and its application in density estimations // *Oikos*. 1975. V. 26. N 2. P. 136–204.
- Klomp H. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations // *Arch. neerl. zool.* 1962. V. 15. N 1. P. 343–349.
- Louarn H. Demographie des rongeurs forestiers // *Ecol. Forest. Paris*, 1974. P. 343–351.
- Markov G., Bujalska G., Christov L. A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria. II. Natality // *Acta theriol.* 1972 a. V. 17. N 21–31. P. 337–342.
- Markov G., Christov L., Gliwicz J. A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria. I. Variation in numbers and age structure // *Acta theriol.* 1972 b. V. 17. N 21–31. P. 327–335.
- Migula P., Gano B., Stepin Z., Bugdal U. Ocena zageszczenia i przyeplyw energii przez populacje drobnych ssakow w byczynach wawazu Zaskalskie (Male Pieniny) // *Prz. Zool.* 1975. V. 19. N 4. P. 467–474.
- Myrberget S. Vekslinger i bestandsstorrelsen hos norske smagngere i arene 1946–1960 // *Medd. Stat. viltundersor.* 1965. Ser. 2. N 19. S. 1–54.
- Pelican J., Zejda J., Holisova V. Standing crop estimates of small mammals in Moravian forests // *Zool. Listy*. 1974. V. 23. N 3. P. 197–216.
- Platt A. P. Differential trap mortality as a measure of stress during times of population increase and decrease // *J. Mammal.* 1968. V. 49. N 2. P. 331–335.
- Petrusewicz K. (ed.) Ecology of the Bank Vole. *Acta theriol.* 1983. V. 28. N 1. 242 p.
- Pucek Z. Trap response and removal catches // *Acta theriol.* 1969. V. 14. N 28. P. 403–426.
- Schmidt A. Populationsdynamik und Okologie der terrestrischen Kleinsauger der Naturschutzgebiets Schwarzgerge // *Naturschutzdienst Berlin und Brandenburg*. 1975. Bd. 11. N 2–3. S. 78–93.
- Skar H. J., Hagen P., Ostbye E. The bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in South Norwegian Mountain areas // *Norw. J. Zool.* 1971. V. 19. N 2. P. 261–266.
- Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // *Ann. Zool. Fenn.* 1972. V. 9. N 3. P. 147–152.
- Tanton M. T. Acorn destruction potential of small mammals and birds in British woodlands // *Quart. J. Forest.* 1965. V. 59. N 3. P. 230–234.
- Tanton M. T. The estimation and biology of population of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) // *J. Anim. Ecol.* 1969. V. 38. P. 511–529.
- Viro P. Age structure in population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb, 1780) in Northern Finland // *Aquilo. zool.* 1974a. T. 15. P. 18–24.
- Viro P. Age determination in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780, from the roots of the teeth // *Aquilo, ser. zool.* 1974b. T. 15. P. 18–24.
- Zejda J. Development of several populations of the Bank vole *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a peak year // *Zool. Listy*. 1964. R. 13. C. 1. S. 15–30.
- Zejda J. Ecology and Control of *Clethrionomys glareolus* Schreber in Czechoslovakia // *Public EPPO*. 1970. Ser. A. N. 58. P. 101–105.
- Zejda J. Small mammals in certain forest type groups in southern Moravia // *Zool. Listy*. 1973. V. 20. N 3. P. 1–13.
- Zhigalski O. A. Factorial analysis of population dynamics in rodents // *Pol. Ecol. Stud.* V. 18. P. 3–158.