



УДК 574.3

К ЭКОЛОГИИ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА (*MYOPUS SCHISTICOLOR* LILL.) НА ЮЖНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

ИВАНТЕР

Эрнест Викторович

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск,
пр. Ленина, 33, ivanter@petrsu.ru

Ключевые слова:
периферия ареала
биотопическое распределение
миграции
стенофагия
репродуктивный сезон
плодовитость
соотношение полов
динамика численности

Аннотация: На основе многолетних экспедиционных и стационарных исследований (1957–2018) характеризуется состояние и динамика расположенной в Карелии у южных границ распространения популяции лесного лемминга – численность, биотопическое размещение, сезонные миграции, питание, размножение, экологическая структура популяции и многолетние изменения численности. Установлены обусловленные расположением у южной периферии ареала относительно невысокие показатели численности (0.26 экз. на 10 канавко-суток; 1.9 % в общих уловах мелких млекопитающих), строгая приуроченность к хвойным зеленомошным лесам с мощным моховым и кустарниковым покровом с сохранением кружевного характера распределения зверьков в пределах биотопа, а также выраженные сезонные миграции. Последние принимают нередко массовый характер, особенно в годы интенсивного размножения. Основу мигрантов составляют молодые перезимовавшие зверьки. Отмечена характерная для вида высокая специализация на питании зелеными мхами. Период размножения продолжается со второй половины мая по сентябрь. В нем участвуют в основном взрослые перезимовавшие зверьки, но с конца июля относительно небольшая часть прибыльных ранних выводков может достигать половой зрелости и участвовать в размножении. Взрослые самки дают за сезон не менее 2–3, а прибыльные – 1–2 выводков из 4.4 ± 0.26 детеныша с колебаниями от 3 до 6. Анализ возрастного состава добытых зверьков показывает, что до июня включительно в популяции лесных леммингов преобладают взрослые перезимовавшие особи. В дальнейшем доля их резко падает, и в октябре отлов состоит исключительно из прибыльных леммингов. Соотношение полов у рассматриваемого вида, судя по отлову молодых животных, склоняется в пользу самок. Это говорит о наличии у этого вида уникальной системы генетической детерминации пола, когда наряду с обычными самками, имеющими в кариотипе две женских (XX) хромосомы, в популяции присутствует значительное число фенетически нормальных и плодовитых самок с мужским кариотипом XY. Для многолетних изменений численности характерна аритмичность и широкая амплитуда, характеризующаяся резкими 15–20-кратными подъемами и глубокими весьма продолжительными депрессиями.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 03 июня 2019 года

Подписана к печати: 11 июня 2019 года

Введение

Будучи одним из наиболее широко распространенных на северо-западе России таежных видов млекопитающих, лесной лемминг тем не менее остается одним из самых малоизученных представителей местной териофауны. Объясняется это, помимо находления близ южных границ распространения, крайней скрытостью его образа жизни и связанными с этим трудностями его изучения.

Один из первых исследователей териофауны Карелии М. Я. Марвин (1959) пишет о спорадичном распространении и большой редкости лесного лемминга в Карелии. Однако в действительности этот вид, хотя и немногочислен, но отнюдь не редок и встречается здесь регулярно и повсеместно. Редкость же его в сборах прошлых лет объясняется тем, что отлов тогда проводился с помощью давилок, а лесной лемминг, как известно, плохо отлавливается этим способом. К настоящему времени его поимки зарегистрированы во всех районах Карелии, всюду, где проводились канавочные учеты, но особенно представительны сборы из Калевальского, Кондопожского, Питкярантского районов, относящихся соответственно к северной, средней и южной Карелии.

Тем не менее в посвященной млекопитающим специальной литературе сведения по этому виду по-прежнему остаются крайне скучны, отрывочны и фрагментарны. В этой связи данное сообщение, имеющее целью обобщение, анализ и обсуждения собранных в течение шести десятков лет (1958–2017 гг.) материалов по экологии этого вида в условиях Карелии, сможет, как мы надеемся, помочь хотя бы частично восполнить этот досадный пробел.

Материалы

Материалом для настоящей работы послужили многолетние сборы зверьков изучаемого вида, отловленных двумя основными методами: ловушко-линиями (плашки Геро) и ловчими 30-метровыми канавками. Первым было отработано 243600 ловушко-суток и добыто 24 лесных лемминга, вторым – 5400 канавко-суток и отловлено 192 экз. этих зверьков.

Методы

В итоге общее число добытых и проведенных через зооанатомический анализ особей рассматриваемого вида составило 216. При этом оценка численности и территориаль-

ного размещения зверьков, определение возраста, анализ репродуктивной системы, возрастного и полового состава популяции, изучение линьки шерстного покрова и особенностей питания проводились по общепринятой методике (обзоры см.: Новиков, 1953; Караваева и др., 2008).

Результаты

Численность и биотопическое размещение

Средняя за весь период наших исследований численность лесного лемминга в Карелии составила 0.26 экз. на 10 канавко-суток (1.9 % в уловах мелких млекопитающих) и 0.007 экз. на 100 ловушко-суток (0.09 %). При этом средний многолетний показатель учетов закономерно снижается с севера на юг. Для северной Карелии он составляет 0.8 на 10 канавко-суток (7.3 % в уловах мелких млекопитающих), в средней – 0.3 (1.8 %), южной – 0.2 (1.3 %). В сравнении с данными из других, особенно центральных, частей ареала эти показатели выглядят невысокими.

Как показывают количественные учеты, основными местообитаниями лесного лемминга на таежном северо-западе России служат хвойные зеленомошные леса с мощным моховым и кустарниковым покровом – сосняки и ельники. При этом главную роль играет присутствие зеленых мхов и развитие моховой подушки, а сомкнутость и состав древостоя, дренированность почвы, освещенность, наличие подлеска и т. п. не имеют существенного значения. Моховой покров карельской тайги образован основными видами зеленых и печеночных мхов: *Tomenth urpum nitens*, *Aulacomnium* sp., *Brachythecium* sp., *Dicranum* sp., *Ptilidium ciliare* и др. Моховая подушка нередко достигает толщины 10–15 см и надежно укрывает не только ходы, но и гнезда леммингов, создавая благоприятные для существования зверьков однородные климатические условия и одновременно обеспечивает зверьков богатой кормовой базой.

Для типичных местообитаний этого вида характерны присутствие развитого мохового покрова и хорошие защитные условия, обеспечивающиеся моховой дерновиной или мерзлотными трещинами почвенного покрова, валежником или кочкарником, а также – совокупностью этих факторов. Заболоченность и увлажненность не всегда сопутствуют его местообитаниям, но в Западной Сибири лесные лемминги нередко населяют мохово-осоковые и кочкарниковые болота и

заболоченные окраины лесных озер (Юдин и др., 1976).

Менее благоприятные экологические условия находят лемминги в лиственных и смешанных лесах, застраивающих кустарником луговинах, в лиственном мелколесье. Даже в годы подъема численности они не живут здесь постоянно, а появляются только в период расселения молодняка. Совершенно не ловились лемминги в лишайниковых и скальных сосняках, на вырубках и по окраинам болот.

Тем не менее в сильно трансформированных рубками ландшафтах лемминги отлавливались регулярно, причем особенно часто в сосняке черничном и даже на краях заболоченной вырубки (Курхинен и др., 2006). В этих условиях сохранение малочисленной, но стабильной популяции лесного лемминга возможно даже при глубокой антропогенной трансформации ландшафта при условии сохранения на вырубках небольших массивов хвойных лесов с мощным моховым и кустарниковым ярусом. Интенсивное лесопользование («скандинавская технология»), сопровождающееся лесоосушением, омоложением лесов и формированием хвойных монокультур, по-видимому, является основной причиной сокращения ареала и числен-

ности лесного лемминга в Скандинавии (Н. Henttonen, устное сообщение).

Активность. Устройство гнезд. Сезонные миграции

Активность у лесного лемминга полифазная (Громов, Ербаева, 1995). Чаще всего он использует различные естественные укрытия; иногда прокладывает ходы в моховом слое, но настоящих нор не роет. При этом характерной чертой экологии лесного лемминга является относительно небольшая подвижность, стремление ограничить свою деятельность небольшим участком с оптимальными кормовыми и защитными условиями. Отсюда кружевной характер распределения зверьков в пределах биотопа и редкая их отлавливаемость вне периода расселения. Малую подвижность лемминги компенсируют активной деятельностью в границах небольшой территории. Здесь во множестве встречаются тропинки и ходы, прогрызенные в моховом покрове, характерные покопки, помет и т. п.

Гнезда лемминги устраивают в простых норах между корнями деревьев, в моховых кочках или среди замшелых камней. Материалом для гнезда служат сухая трава и стебли мха.

Таблица 1. Результаты учета лесного лемминга в заповеднике «Кивач» в пиковые (1966–1967) годы (в числителе — число зверьков на 10 канавко-суток, в знаменателе — доля от улова, %) (по: Ивантер, 1975)

	1966 г.		1967 г.			За весь период учетов
	сентябрь	май	июнь	июль	октябрь	
Сосняки травяно-зеленомошные	4.0 / 14.3	0.8 / 50.0	—	2.3 / 10.3	4.3 / 27.3	1.9 / 12.2
Ельники-зеленомошники	4.0 / 25.0	—	1.2 / 4.8	6.9 / 23.1	2.9 / 18.2	3.4 / 17.1
Спелые березняки с елью	—	—	—	1.0 / 4.3	1.4 / 11.1	1.1 / 7.2
Луга среди смешанного леса у поселков	—	—	—	1.8 / 11.3	1.4 / 8.0	0.9 / 8.2
В среднем для всей территории заповедника	2.0 / 11.7	0.2 / 7.7	0.3 / 1.7	2.5 / 11.9	2.3 / 14.3	1.4 / 10.3

Для этого грызуна характерны сезонные миграции, иногда принимающие массовый характер, особенно в годы интенсивного размножения. Подобную миграцию, наблюдавшуюся в конце июля 1960 г. в долине среднего течения р. Колымы, ярко описывают Б. С. Юдин с соавторами (1976). Согласно их наблюдениям, в этот период молодые зверьки в массе выселялись из типичных в тех местах стаций, пойменных лиственничников, в открытые местообитания – хвошово-злаковые луга, травянистые болота, переплывали протоки Колымы и при этом часто становились добычей многочисленных щук. В прибрежной полосе р. Колымы в массе находили троны утонувших леммингов. Основные передвижения зверьков происходили в вечернее и ночное время, когда севернее Полярного круга солнце стоит очень низко над горизонтом. Так, все лесные лемминги, переплывавшие протоки Колымы, встречались после 22 ч. Ширина проток, в которых они наблюдались, достигала 400 м. Среди зверьков отмечались самцы и самки весом, как правило, менее 20 г.

На Кольском полуострове массовые миграции этого вида начинаются также с середины лета, но растягиваются до октября (Новиков, 1941). И среди мигрирующих особей также преобладают молодые неполовозрелые зверьки, хотя отмечались и беременные.

Можно предполагать, что возникновение таких миграций связано с расселением молодых леммингов в годы их массовых размножений в связи с возникающей диспропорцией между большим количеством потребителей и ограниченными запасами зеленых мхов, которые служат основной кормовой базой этого вида на протяжении всего его обширного ареала. По мнению финских зоологов (Kalela et al., 1963), в Северной Финляндии миграции лесного лемминга возникают весной и осенью и обусловлены сезонной сменой кормов и местообитаний.

Лесные лемминги специализируются на питании зелеными мхами. В местах их кормежки мы находили поеди на *Pleurozium schreiberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum* sp., *Dicranum* sp. и др. При этом частота поедания того или иного вида мха всецело зависит от его обилия в местообитании. Полученные В. Н. Большаковым с соавторами (1986) для Южного Урала прямые оценки использования леммингами мохового покрова показали, что максимальная доля доступной и используемой животными поросшей

мхами поверхности не превышает 14 % и в среднем равна 10 % от общего проективного покрытия мхами. В 32 исследованных нами желудках леммингов также обнаружены в основном зеленые мхи, лишь в 6 желудках присутствовали вместе со мхами остатки травянистых растений, в двух – семена и в одном – черника. Полевые наблюдения показали, что, интенсивно поедая зеленые мхи, лемминги оставляют в моховой подстилке в местах кормежек характерные и хорошо заметные поеди – проплещены. При содержании же в клетках они охотнее всего поедали наиболее молодые части мха, а также в меньшем количестве и менее охотно – листья и корни осок и листья болотной чины. Наземные же лишайники, кустарнички (брусника, голубика, багульник, подбел) и т. п. полностью игнорировали.

Специализированное питание лесных леммингов преимущественно зелеными мхами с небольшой долей участия в их рационе других растительных кормов отмечено и в других частях видового ареала: на Кольском полуострове (Новиков, 1941), в Финляндии (Skaren, 1963), в долине верхней Лены (Реймерс, Воронов, 1963), в Южной Якутии (Ревин, 1968), на Дальнем Востоке (Юдин и др., 1976), в Барабе (Глотов и др., 1978). Листвостебельные бриевые и печеночные мхи, хотя и уходят под снег зелеными, по биохимическому составу малопитательны. К тому же они содержат большое количество плохо переваримой целлюлозы и гемицеллюлозы, а также лигнина и дубильных веществ, что полностью лишает их привлекательности для зверьков.

Низкая питательность и слабая переваримость основных кормов лесного лемминга обусловили значительное развитие у него толстого отдела кишечника. Относительная общая длина кишечника у этого вида также выше, чем у сибирского лемминга и полевок, корма которых более питательны и легкопереваримы.

Размножение и структура популяции

В наших условиях начало размножения лесного лемминга приурочено ко второй половине мая. Самец, добытый 19.07.1967, имел сильно увеличенные половые железы (длина семенника 10.8, семенных пузырьков 15.3 мм, вес двух семенников 588 мг) в состоянии активного сперматогенеза: в канальцах и придатке семенника обнаружены зрелые сперматозоиды. В то же время взрослая самка, отловленная 22.05.1971, еще не раз-

множалась (длина рогов матки 18.4 мм, вес матки и яичников 111 мг). В июне пойманы 3 взрослые самки, одна из них беременная (5 эмбрионов длиной 11–12 мм), а две другие кормили выводок (24.06.1965, 29.06.2011). В июле – разгар размножения. Все три добытые в этом месяце взрослые самки были беременны, а зимовавший самец находился в состоянии половой активности (длина семенника 11, семенных пузырьков 15 мм, вес двух семенников 604 мг). В августе размножение взрослых леммингов продолжается, а в сентябре заканчивается. Длина семенников у самцов, добытых в сентябре, 6.4–8, в среднем 6.9 мм, семенных пузырьков 1.5–3, в среднем 2 мм, вес двух семенников 89–140, в среднем 110 мг; сперматогенез отсутствует. Последняя лактирующая самка добыта 4.09.1970. Этим исчерпываются все имеющиеся у нас сведения относительно размножения перезимовавшей части популяции. Судя по всему, взрослые самки дают за лето не менее 2–3 выводков, причем участие их в размножении стопроцентное.

Первые молодые зверьки появляются в уловах с середины июня (16.06.1967, 14.06.1998), но в массе – в июле. В конце июля часть прибыльных леммингов ранних выводков может достигать половой зрелости и участвовать в размножении. Однако большинство молодых созревают лишь весной следующего года, общее число размножающихся сеголеток не превышает 15 % у самок и 20 % у самцов. Сравнительно небольшая степень участия в размножении молодых самок характерна и для леммингов Финляндии. По данным М. Илмена и С. Лахти (Ilmen, Lahti, 1968), большинство из них перезимовывают неполовозрелыми при весе 18–20 г. В Якутии общее число самок-первопометниц, участвующих в размножении, составляет 33.3 % (Кривошеев, 1971).

По нашим данным, средняя величина выводка у лесного лемминга составляет в Карелии 4.44 ± 0.26 с колебаниями от 3 до 6 ($n = 18$). Это близко к данным для Восточной Финляндии (4.6 ± 0.42), но ниже, чем в Якутии (5.1 ± 0.24) и Печоро-Илычском заповеднике (Кривошеев, 1971; Skaren, 1972; Бобрецов, 2004). Относительно низкую разовую плодовитость леммингов (по сравнению с рыжими и серыми полевками) связывают обычно с хорошей выживаемостью молодняка, обусловленной устойчивой кормовой

базой и хорошими защитными условиями местообитаний вида (Кривошеев, 1971). Однако не менее вероятна связь этого явления с большой частотой рождения выводков. Например, в Финляндии интервал между пометами составляет у лесных леммингов обычно 23–28 дней: самки спариваются через 3–4 дня после родов (Ilmen, Lahti, 1968).

Анализ возрастного состава добытых зверьков (табл. 2) показывает, что до июня включительно в популяции лесных леммингов преобладают взрослые перезимовавшие особи. В дальнейшем доля их резко падает, и в октябре отлов состоит исключительно из прибыльных леммингов. Соотношение полов у рассматриваемого вида, судя по отлову молодых животных, уклоняется в пользу самок. В Финляндии эта диспропорция еще значительнее: среди эмбрионов, новорожденных и в последующих возрастных группах самки составляют 70–80 % (Kalela, Oksala, 1966). При этом следует подчеркнуть, что преобладание в популяции лесного лемминга особей женского пола – весьма характерная особенность данного вида, которую, помимо нас (Ивантер, 1975), отмечали многие зоологи в разных частях ареала (Новиков, 1941; Чернявский и др., 1978; Лямин и др., 1983; Большаков, Кубанцев, 1984; Гилева, Федоров, 1984). Оно объясняется наличием уникальной системы генетической детерминации пола, когда наряду с обычными самками, имеющими в кариотипе две женских (XX) хромосомы, в популяции присутствует значительное число фенетически нормальных и плодовитых самок с мужским кариотипом XY (Fredga et al., 1977). Так, по наблюдениям Э. А. Гилевой и В. Б. Федорова (1984), в Северном Зауралье доля таких самок изменялась по годам от 33.3 до 56.5 %. В наших сборах доля самок среди сеголеток колебалась по месяцам в пределах 53–75 % и составила в среднем около 60 % (см. табл. 2). Что же касается взрослых (зимовавших) животных, то среди них численное отклонение в пользу самок (75 %) отмечено лишь в июле. В остальные месяцы достоверно доминировали самцы (от 80 до 100 %). По мнению специально обсуждавших данный вопрос авторов (Федоров, 1992; Бобрецов, 2004), это, скорее всего, можно объяснить большей подвижностью самцов в период пика размножения, приходящегося как раз на середину лета.

Таблица 2. Половые и возрастные соотношения в популяции лесного лемминга в Карелии по данным массового отлова

Месяц	Число прибыльных		Число зимовавших		Общее число зверьков	
	абс.	из них самцы, %	абс.	из них самцы, %	абс.	из них зимовавшие, %
Май	—	—	2	50	2	100
Июнь	11	36.4	6	50	15	40
Июль	48	56.2	5	40	53	9.4
Август	74	35.1	6	66.7	80	7.5
Сентябрь	48	35.4	6	66.7	54	11.1
Октябрь	12	25	—	—	12	—
Всего	193	39.9	25	56	216	11.6

Большая доля сеголеток в июльских отловах (87.5 %) и их относительная выравненность по весу (12–17 г) говорят о том, что первое весенне-летнее размножение леммингов проходит в Карелии очень дружно, и именно оно, а не последующие генерации, определяет высокую численность популяции осенью.

Линька

Насколько можно судить по состоянию мездры и меха, весенняя линька взрослых лесных леммингов проходит в апреле – мае. Молодые особи линяют долго, начиная с июля и до середины октября. В июле линяющие зверьки составили в наших сборах 44 %, в августе – 53, в сентябре – 60, в октябре – 83 %. Во второй половине октября линька заканчивается; все добытые лемминги имели полностью сформированный зимний мех.

Изменения численности

В отдельные годы на северо-западе таежной зоны происходят резкие подъемы численности лесного лемминга, которая увеличивается при этом в десятки раз. В нашем регионе, и в частности в Кондопожском и Питкярантском районах Карелии, массовое появление этого вида отмечалось в 1966, 1970, 1987, 1992, 1998, 2003, 2008 и 2012–2013 гг., когда показатель уловов в расчете на 10 канавко-суток возрос с 0.0–0.09 до 0.3–1.3, т. е. более чем в 13 раз. Соответственно с 0.0–0.6 до 10–11 % увеличивалась и доля этого вида в уловах мелких млекопитающих. А десятью годами раньше, в 1957 г., еще более сильную вспышку размножения и массовое «нашествие» лесных леммингов наблюдали в северной Карелии (в Калевальском районе). Здесь проходила настоящая

миграция зверьков. Они лавиной шли по дорогам, забегали в дома и сараи и сотнями гибли, не выдержав тягот пути. Только за 2 дня работы, 22.09 и 24.09.1957, на одной из улиц пос. Ухта сотрудники полевого зоологического отряда собрали 27 трупов лесных леммингов. В том же 1957 г. резкий подъем численности этого вида был отмечен и в соседней Финляндии. По данным У. Скарена (Skaren, 1963, 1972), в августе 1957 г. численность лесного лемминга составила там 6.2 экз. на 100 ловушко-суток (21.9 % в уловах *Micromammalia*). В 1963 г. высокая концентрация леммингов наблюдалась в Восточной Норвегии (Mysterud, 1968).

В свете изложенного заслуживает внимания тезис Т. В. Кошкиной (1958, 1970, 1971) о том, что у второстепенных видов полевок уровень численности всегда в несколько раз ниже, а амплитуда колебаний численности в десятки раз больше, чем у доминирующих видов. При этом малочисленность второстепенных видов по сравнению с доминирующими определяется более высокой их смертностью, а не низким темпом размножения. Размножение же доминирующих видов в годы подъема их численности резко снижается вследствие внутривидовой конкуренции и отбора на наибольшую агрессивность при территориальной конкуренции и повышенную способность осваивать пространство при значительной скученности особей. Обладающие такими способностями особи отличаются одновременно низким потенциалом размножения (Ghitty, 1964).

Не располагая достаточным материалом, мы не беремся объяснить причины резкого возрастания численности лесных леммингов. Однако ясно, что кормовой фактор

здесь не при чем. Запасы зеленых мхов, которыми в основном питаются лемминги, практически не меняются по годам. Не удается связать уровень численности леммингов и с погодными условиями. В то же время синхронность колебаний численности лемминга с таковыми других видов грызунов (правда, эта синхронность не полная) позволяет предполагать общие причины динамики их численности. Гораздо легче объяснить резкое снижение численности леммингов на следующий год после подъема. Основную роль здесь играют смертность и миграции, регулируемые в соответствии с плотностью популяции. Известно, что интенсивный рост численности грызунов создает «популяционный стресс», подавляющий размножение, усиливающий агрессивность и подвижность животных и приводящий к увеличению смертности (Ghatty, 1960; Петрущевич, 1960; Башенина, 1963; Christian, 1963, 1971; Кошкина, 1971; Шилов, 1972 и др.). Возможно, и у лесного лемминга действуют аналогичные внутрипопуляционные механизмы стабилизации численности. Что же касается резких колебаний его численности, длительности глубоких депрессий, кратковременности подъемов, то все это свидетельствует не об отсутствии или несовершенстве таких механизмов, а о том, что они работают без опережения и реализуются в основном через миграции и смертность. Связанные с плотностью популяции изменения интенсивности размножения (в частности, разная степень участия в нем молодых особей) играют в данном случае подчиненную роль. Существенное значение имеет также воздействие со стороны доминирующих видов (отсюда длительность депрессий).

Характерные и для других наших мелких млекопитающих отчетливые осенние подъемы и весенние спады численности проходят у лесного лемминга с гораздо меньшей амплитудой. Невысока амплитуда и многолетних изменений численности (за смежные годы она лишь однажды, между 1969 и 1970 гг., в 4 раза превысила среднюю по всему периоду, составившую 5.6 крат), демонстрирующих к тому же и абсолютно беспорядочный, рваный их ритм. За почти 50 лет

учетов ловчими канавками, с 1966 по 2014 г. (стационар Приладожский), там удалось зафиксировать всего 5 достаточно высоких подъема (1966, 1970, 1987, 1992 и 2003 гг.), повторявшихся через 3, 17, 5 и 10 лет. С падениями же еще хуже. Они продолжались от 3 до 17 лет и чередовались без какой бы то ни было четкой периодичности с интервалами в 3–9 лет.

Заключение

Проведенные исследования показывают, что выявленные выше экологические особенности, свойственные лесному леммингу в специфических условиях южной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью как с плотностью и состоянием периферических популяций, так и с внешними факторами среды. Разнообразие экологических приспособлений, их трансформация и смена во времени и пространстве, адаптивный динамизм и ориентированность на конкретную экологическую ситуацию, складывающуюся из взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов, обуславливают относительную стабильность и оптимальное состояние популяций рассматриваемого вида в экстремальных для него приграничных условиях. Вместо узких специальных приспособлений индивидуального ранга в периферических населениях такого широко распространенного политипического вида, как лесной лемминг, успешно реализуются широкие структурно-популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. Определенную роль в жизни и особенно воспроизводстве популяций лесного лемминга играют специфические регуляторные механизмы направленного действия, осуществляющие поддержание численности на уровне усовершенствованной групповой организации. Однако в условиях периферии ареала действие этих механизмов более ограничено и поддержание динамичного баланса популяции с ресурсами ее местообитания достигается при более значительном участии внешних факторов.

Библиография

- Башенина Н. В. Значение теории стресса для понимания механизмов динамики численности мелких грызунов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. М., 1963. Т. 68. Вып. 5. С. 5–13.
Бобрецов А. В. Насекомоядные. Мышевидные грызуны // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 2004. С. 38–109, 206–301.
Большаков В. Н., Балахонов В. С., Бененсон И. Е. и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор .

- Свердловск: Наука, 1986. 104 с.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика . М.: Наука, 1984. 232 с.
- Гилева Э. А., Федоров В. Б. О соотношении полов и инбридинге у лесного лемминга *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884 // Докл. АН СССР. Т. 310. № 5. С. 1272–1275.
- Глотов И. Н., Ердаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы . Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России. Зайцеобразные и грызуны . СПб., 1995. 522 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Карасева Е. В., Телицина А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях . М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Кошкина Т. В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вологда, 1958. Вып. 1. С. 161–191.
- Кошкина Т. В. О факторах динамики численности леммингов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1970. Т. 45. С. 11–61.
- Кошкина Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. 1971. Т. 76. Вып. 1. С. 5–19.
- Кривошеев В. Г. Лесной лемминг. Млекопитающие Якутии . М.; Л.: Наука, 1971. С. 99–107.
- Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем . М.: Наука, 2006. 208 с.
- Лямин В. Ф., Малышев Ю. С., Пузанов В. М. Лесной лемминг в Северном Забайкалье // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 328–329.
- Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии . Петрозаводск, 1959. 237 с.
- Новиков Г. А. К экологии лесного лемминга (*M. schisticolor*) на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1941. Т. 20. Вып. 4/5. С. 626–631.
- Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных . Л.: Сов. наука, 1953. 603 с.
- Новиков Г. А. Жизнь на снегу и под снегом . Л., 1981. 191 с.
- Петруевич К. О внутривидовых и межвидовых отношениях // Зоол. журн. 1960. Т. 39. Вып. 11. С. 1278–1291.
- Ревин Ю. В. Эколо-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 5–86.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены . Иркутск, 1963. 190 с.
- Федоров В. Б. Аллозимный полиморфизм, соотношение полов и структура популяции лесного лемминга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . М., 1992. 23 с.
- Чернявский Ф. Б., Докучаев Н. Е., Короленко Е. Г. Млекопитающие среднего течения р. Омолон // Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1978. С. 26–65.
- Шилов И. А. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутрипопуляционных отношений у мелких грызунов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1972. Т. 27. Вып. 3. С. 78–90.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока . Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1976. 288 с.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38. No 1. P. 99–133.
- Chitty D. Animal numbers and behavior // Fish and Wildlife. 1964. Vol. 30. 118 p.
- Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.
- Christian J. J. Population density and reproductive efficiency // Biol. Reprod. 1971. Vol. 4. No 3. P. 475–486.
- Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. A hypothesis explaining the exceptional sex ratio in the lemming (*Myopus schisticolor*) // Hereditas. 1977. Vol. 85. No 1. P. 101–104.
- Ilmen M., Lahti S. Reproduction, growth and behavior in the captive Wood lemming, *Myopus schisticolor* // Ann. Zool. Fenn. 1968. Vol. 5. No 2. P. 207–219.
- Kalela O., Oksala T. Sex ratio in wood lemming *Myopus schisticolor* (Linn) in nature and captivity // Turun Yliopiston Julk. 1966. Ser. A. T. 11. Vol. 37. P. 5–24.
- Mysterud D. I. Observasjoner avskoglemen, *Myopus schisticolor*, i Norge 1963 // Fauna. 1968. Vol. 21. No 1. P. 87–99.
- Skaren U. Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings // Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicae "Vanamo". 1963. Bd. 18. S. 17–28.

Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, Eastern Finland, during eleven years // Ann. Zool. fenn. 1972. Vol. 9. No 3. P. 147–151.

ON THE ECOLOGY OF THE FOREST LEMMING (*MYOPUS SCHISTICOLOR* LILL.) ON THE SOUTHERN PERIPHERY OF THE AREA

IVANTER
Ernest Victorovich

Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:
range periphery
biotopic distribution
migrations
stenophagy
reproductive season
fertility
sex ratio
population dynamics

Summary: The article describes the state and dynamics of the forest lemming population located in Karelia at the southern borders of the population distribution: abundance, biotopic distribution, seasonal migrations, nutrition, reproduction, ecological structure of the population, and long-term population changes. This is the result of long-term expeditionary and stationary studies (1957–2018). The determined abundance indicators (0.26 specimens per 10 trap trenches per day; 1.9 % in the total catches of small mammals) were relatively low due to the location at the southern periphery of the range. It was also established that lemmings were strictly confined to coniferous green moss forests with a powerful moss and shrub cover; at that, the lacy character of the animals distribution was preserved within the biotope, as well as seasonal migrations. The migrations are often massive, especially in the years of intensive reproduction. Young wintered animals form the basis of the migrants. The high specialization in nutrition by green mosses typical for this species was noted. The breeding period lasts from the second half of May to September. The adult wintered animals mainly take part in it, but since the end of July a relatively small proportion of previously arrived broods can reach maturity and participate in breeding. Adult females produce at least 2–3 broods per season, while arrived ones – 1–2 broods of 4.4 + 0.26 pups with fluctuations from 3 to 6. The analysis of the age composition of the harvested animals showed that until June adult wintered animals prevailed in the population of forest lemmings. Further, their proportion significantly drops, and in October exclusively arrived lemmings are caught. The sex ratio in the species shifts in the favor of females, judging by the catching of young animals. This indicates the presence of a unique system of genetic sex determination in this species, when along with ordinary females that have two female (XX) chromosomes in the karyotype, there is a significant number of phenotypically normal and fertile females with the male XY karyotype. Long-term changes in abundance are characterized by arrhythmies and a wide amplitude with sharp 15–20-fold rises and deep, very long depressions.

Received on: 03 June 2019

Published on: 11 June 2019

References

- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory, *Can. J. Zool.* 1960. Vol. 38. No 1. P. 99–133.
- Bashenina N. V. The significance of the theory of stress for understanding the mechanisms of the dynamics of the number of small rodents, *Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. Otd. biol. M.*, 1963. T. 68. Vyp. 5. P. 5–13.
- Bobrecov A. V. Insectivorous. Mouse-like rodents, *Mlekopitayuschie Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. Syktyvkar: Komi knizhn. izd-vo, 2004. P. 38–109, 206–301.
- Bol'shakov V. N. Balahonov V. S. Benenson I. E. Small mammals of the Ural mountains. Sverdlovsk: Nauka, 1986. 104 p.
- Bol'shakov V. N. Kubancev B. S. The sexual structure of mammal populations and its dynamics. M.: Nauka, 1984. 232 p.
- Chernyavskiy F. B. Dokuchaev N. E. Korolenko E. G. Mammals of the middle course of the Omolon River, *Fauna i zoogeografiya mlekopitayuschih Severo-Vostoka Sibiri*. Vladivostok, 1978. P. 26–65.
- Chitty D. Animal numbers and behavior, *Fish and Wildlife*. 1964. Vol. 30. 118 p.
- Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth, *Physiol. Mammal.* 1963. Vol. 1. P. 189–353.
- Christian J. J. Population density and reproductive efficiency, *Biol. Reprod.* 1971. Vol. 4. No 3. P. 475–486.
- Fedorov V. B. Allozyme polymorphism, sex ratio and the structure of the forest lemming population. M.,

1992. 23 p.
- Fredga K., Groppe A., Winking H., Frank F. A hypothesis explaining the exceptional sex ratio in the lemming (*Myopus schisticolor*), *Hereditas*. 1977. Vol. 85. No 1. P. 101–104.
- Gileva E. A. Fedorov V. B. On the sex ratio and inbreeding in the forest lemming *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884, *Dokl. AN SSSR*. T. 310. No. 5. P. 1272–1275.
- Glotov I. N. Erdakov L. N. Kuzyakin V. A. Small mammals community of Baraba. Novosibirsk: Nauka, 1978. 231 p.
- Gromov I. M. Erbaeva M. A. Mammals of the fauna of Russia. Leporidae and rodents. SPb., 1995. 522 p.
- Ilmen M., Lahti S. Reproduction, growth and behavior in the captive Wood lemming, *Myopus schisticolor*, *Ann. Zool. Fenn.* 1968. Vol. 5. No 2. P. 207–219.
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 246 p.
- Kalela O., Oksala T. Sex ratio in wood lemming *Myopus schisticolor* (Linn) in nature and captivity, *Turun Yliopiston Julk.* 1966. Ser. A. T. 11. Vol. 37. P. 5–24.
- Karaseva E. V. Telicina A. Yu. Zhigal'skiy O. A. Methods of studying rodents in the field. M.: Izd-vo LKI, 2008. 416 p.
- Koshkina T. V. Interspecific competition of rodents, *Byull. Mosk. o-va ispyt. prir.* 1971. T. 76. Vyp. 1. P. 5–19.
- Koshkina T. V. Mouse-like rodents of the Kola Peninsula and the dynamics of their numbers, *Tr. Kandalakshskogo gop. zapovednika*. Vologda, 1958. Vyp. 1. P. 161–191.
- Koshkina T. V. On the factors of lemming population dynamics, *Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. Otd. biol.* 1970. T. 45. P. 11–61.
- Krivosheev V. G. Forest Lemming. Mammals of Yakutia. M.; L.: Nauka, 1971. P. 99–107.
- Kurhinen Yu. P. Danilov P. I. Ivanter E. V. Mammals of Eastern Fennoscandia in the conditions of anthropogenic transformation of taiga ecosystems. M.: Nauka, 2006. 208 p.
- Lyamkin V. F. Malyshev Yu. S. Puzanov V. M. Wood lemming in the North Trans-Baikal, *Gryzuny: Materialy VI Vsesoyuz. sovesch.* L.: Nauka, 1983. P. 328–329.
- Marvin M. Ya. Mammals of Karelia. Petrozavodsk, 1959. 237 p.
- Mysterud D. I. Observasjoner avskoglemen, *Myopus schisticolor*, i Norge 1963, *Fauna*. 1968. Vol. 21. No 1. P. 87–99.
- Novikov G. A. Field studies of the ecology of terrestrial vertebrates. L.: Sov. nauka, 1953. 603 p.
- Novikov G. A. Life in the snow and under the snow. L., 1981. 191 p.
- Novikov G. A. On the ecology of forest lemming (*M. schisticolor*) on the Kola Peninsula, *Zool. zhurn.* 1941. T. 20. Vyp. 4/5. P. 626–631.
- Petrusevich K. On intraspecific and interspecific relationships, *Zool. zhurn.* 1960. T. 39. Vyp. 11. P. 1278–1291.
- Revin Yu. V. Ecological and faunistic essay on insectivorous and small rodents of the Olekmo-Chara highland, *Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkikh mlekopitayuschih Yakutii*. Yakutsk, 1968. P. 5–86.
- Reymers N. F. Voronov G. A. Insectivorous and rodents of the Upper Lena. Irkutsk, 1963. 190 p.
- Shilov I. A. Experience in the physiological assessment of some forms of intrapopulation relationships in small rodents, *Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. Otd. biol.* 1972. T. 27. Vyp. 3. P. 78–90.
- Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, Eastern Finland, during eleven years, *Ann. Zool. fenn.* 1972. Vol. 9. No 3. P. 147–151.
- Skaren U. Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings, *Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicae "Vanamo"*. 1963. Bd. 18. S. 17–28.
- Yudin B. S. Krivosheev V. G. Belyaev V. G. Small mammals of the North of Far East. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd., 1976. 288 p.