

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

Э. В. ИВАНТЕР

Петрозаводский государственный университет

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). В условиях пессимума популяции сильно разрежены, не обладают достаточно действенным популяционным контролем, и их численность лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяции более устойчивы и ритмичны. 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, ускорением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда и преодоления эволюционной инертности популяций, обеспечивает эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, активизации эволюционных преобразований.

E. V. IVANTER. THE ANALYSIS OF POPULATION STRUCTURE OF POLYTYPIC MAMMAL (ON THE EXAMPLE OF BANK VOLE – *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SHREB.)

The analysis of population structure and dynamics of bank vole, which is a characteristic megarange polytypic palaearctic mammal, has supported earlier suggestion that the population density in the ecological centre (optimum) is not only higher, but also more stable compared to that at the periphery, where it varies greatly (with large amplitude). Under pessimum conditions populations are very sparse, do not possess effective population control and animal number is limited mainly by environmental factors that are extremely variable and arrhythmic. On the contrary, under optimum conditions populations are dense, perfectly organized and more sustainable and rhythmical. Sharp fluctuations in peripheral populations promote genetic turnover (through 'population waves') and along with selection toughening, specific reconstruction of spatial, age and genetic structure, appearance of temporal isolates, reduction of gene exchange, acceleration of chromosomal recombination and other phenomena that create the necessary prerequisites for rapid genetic turnover and overcoming of evolutionary stagnancy provide for evolutionary transformations, which lead to the conquest of new areas, ecological niche changing and speeding up evolutionary transformations.

Введение

Исследований, непосредственно посвященных популяционной структуре вида 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 содержатся в работах, выполненных 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, 1968; 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); Удмуртии (Бернштейн и др., 1987, 1995), Республике Мари-Эл (Жигальский, Корнеев, 1996), в Воронежской (Изосов, 1957; Елисеева, 1965), Белгородской (Чистова, 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 (Лопинь, 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, 1964, 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, хронологических 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 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. 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, 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 л.с.) в летне-осенний период отмечена в лиственных лесах с преобладанием липы (европейская северная лесостепь, Тульская обл.) и в южнотаежных 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 табл.3 и на рис. 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 1-2 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)¹.

¹ Средняя численность за теплый период года. Поскольку она пропорциональна осеннему пику, точки кривой поставлены для осени

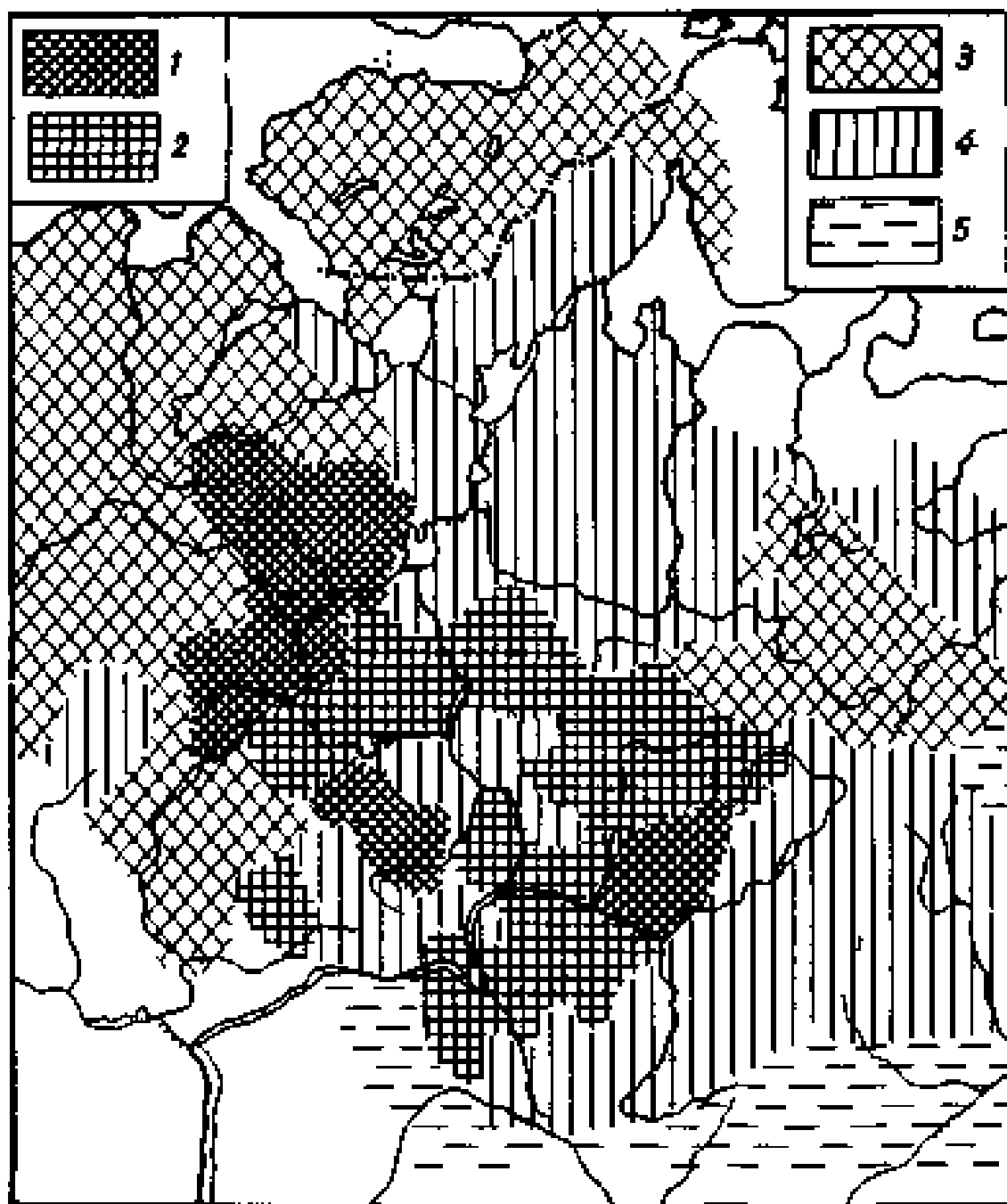


Рис. 1. Распределение средней плотности рыжей полевки на территории центральной и северной части Европейской равнины и Уральского региона по многолетним данным летне-осенних учетов (число экз. на 100 ловушко-суток)

Градации: 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

Таблица 1. Абсолютная численность рыжик полевых в различных пунктах ареала

Место	Биотоп, тип леса	Сезон	Плотность,	экз./га	Данные
			пределы	среднее	
Северная Швеция	Ельник	Июнь	0-98	29,0	Hansson, 1969
То же	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. Скомер)	Заросли орляка	Август-сентябрь	30-212	-	Fullagar et al., 1963
Юг Англии (Хантингдон-шир)	Кустарниково-травянистые 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
	То же	Осень	До 100	Около 70	
Беловежская пуца	Дубово-грабовый лес	"	34-64	37,6	Gebczynska, 1966
	Сосняки	"	-	4,0	Aulak, 1967
Неполомицкая пуца	Липово-грабовый лес	Весна	2-4	-	Bobek 1973
	То же	Июнь	До 60	19,0	
Беловеж	Дубово-грабовый лес	Весна	-	26,2	Grodzinski et al., 1966
	То же	Осень	39,7-47,2	43,4	"
Ойцевский национальный парк	Дубовый лес	Весна	-	25,6	"
То же	То же	Осень	-	14,7	"
Кампиновская пуца	Сосняк, сосново-дубовый лес	Весна	-	1,4	"
То же	Липово-грабовый лес и ольшаник	Осень	-	4,7	"
Малые Пенины	Буковый лес	Июль	6,7-10,2	-	Migula et al., 1975
Чехия (Южная Моравия)	Липово-дубовый лес	Весна	До 5-30	1,6-12,6	Pelican et al., 1974
То же	То же	Лето	28,3-89,7	10,5-11,8	"
То же	Березово-дубовый лес	Осень	38,1-148,1	8,6-40,8	"
То же		Зима	63,6-80,7	25,4-34,9	Zejda, 1973
То же	Дубово-грабовый и ильмово-грабовый лес	-	10,0-18,1	16,5	"
Болгария, г. Витоша	Еловый лес	Весна	7-9	-	Markov et al., 1972a, b
То же	То же	Осень	22-29	-	"
Белоруссия, запад	Смешанный лес	Осень	15-55	-	Гайдук и др., 1986
То же	Дубово-грабовый лес	"	15-50	-	"
То же	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
То же	То же	-	До 93,3	-	Наумов, 1951
То же, запад	Смешанный и еловый леса	Август-Сентябрь	1,8-38,0	10-20	Смирин, 1964, 1971
То же, юг	Рекреационные и естественные леса	Осень	3,2-101,1	3,1-35,3	Жигарев, 2004
Тульская обл.	Дубово-липовый лес	Осень	70-420	-	Кузнецов, Михайлин, 1985
Воронежская обл.	Дубняки	Июнь	2,1-4,3	-	Меркова, 1955

Место	Биотоп, тип леса	Сезон	Плотность,	экз./га	Данные
			пределы	среднее	
То же	То же	Июль	-	11,6	"
То же	То же	Сентябрь	-	5,2	
То же	То же		До 87	-	
Белгородская обл.	Дубово-ясеневый лес	Осень	2,8-116	-	Чистова, 1998
Удмуртия	Липово-еловый бор	Осень	60-227	-	Бернштейн и др., 1995
Пермская обл.	Елово-липовый лес	Лето	До 194	-	Шилова и др., 1958
Кировская обл.		Июль	23-59	-	Аристова, 1970
Республика Коми		-	До 32	-	Никитина, 1961
То же	Старые вырубки	Осень	До 45	-	Петров, Шубин, 1986
Кемеровская обл.	Осинники и осиново-пихтовые леса	Июнь-Июль	1,0-29,5	11,7	Окулова, Комчина, 1967
Салаир 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 учетов	Численность на 100 л.с.		Доминиро- вание, %	Материалы
		колебания по годам	средняя		
1. <i>Европейский Северо-Запад</i>					
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
Центр, восток (Кухмо)	1957-1972	1,5-25,7	12,5	35,0	Skaren, 1972
Юго-западные районы (Хяме)	1960	-	2,9	11,4	"
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
То же, запад	1973-1975	5-7	5,2	50,9	Окулова (Ивантер, 1981)
II. <i>Север европейской части России</i>					
Мурманская обл., Лапландский и Кандалакшский заповедники	1936-1972	0-35,3	5,4	27,2	Кошкина, 1958; Семенов- Тян-Шанский, 1970
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 Верхне- таемский 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

Место исследований	Годы учетов	Численность на 100 л.с.		Доминиро- вание, %	Материалы
		колебания по годам	средняя		
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, 1968а
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, 1968а
То же, Прикамье	1967-1971	0,5-4,3	4,3	36,3	Шилова, 1971
Коми					Воронов (Ивантер, 1981)
Приполярный Урал	1968-1972	0-4,7	1,0	6,6	Турьева (Ивантер, 1981)
Печоро-Илычский заповедник	1938-1949	0-28	6,4	35,6	Теплов, 1960
Среднетаежная часть	1951-1974	0,1-6,7	1,9	26,7	Турьева (Ивантер, 1981)
То же	1958-1960	1,8-7	4,3	74,2	Кулик, Никитина, 1960

III. Западная Европа (центр, запад, юго-восток)

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., 1972b

IV. Прибалтийско-Полесская зона

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 пуща	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 (Ивантер, 1981)
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, 1960
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

V. Средняя полоса европейской части России

Таверская 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, 1977
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, цит. по Башениной, 1972
Приокско-террасный зап.	1949-1976	2,0-29,3	10,5	63,0	Заблоцкая (Ивантер, 1981)
Михневский район	1945-1949	4-22	10,5	50,6	Наумов, 1955
Звенигородский район	1956-1963	1,1-20,5	6,6	-	Смирин, 1970
Тульская обл., Тульские Засеки	1936-1940	0,9-15	4,8	64,7	Наумов, 1948
То же, средние по области	1951-1958	3,2-33,2	14,0	73,7	Панина, Мясников, 1960
То же	1958-1976	5,6-34,0	23,7	79,1	Садовская и др., 1971
Щегловская Засака	1961-1968	12,9-53,6	39,1	82,5	Бернштейн и др., 1975
Рязанская обл., Окский заповедник	1952-1973	2,5-29,5	11,2	60,6	Зыкова, Зыков, 1967

Место исследований	Годы учетов	Численность на 100 л.с.		Доминиро- вание, %	Материалы
		колебания по годам	средняя		
То же, центр области	1955-1958	1,1-5,0	2,0	24,9	Зыков, Карташов, 1960; Кудряшова, 1975
Нижегородская обл.	1949-1969	0,8-5,0	2,3	22,0	Козлов, 1972
Мордовия, Мордовский заповед- ник	1960-1967	9,2-27,6	17,2	62,2	Бородин, 1966
Мари-Эл	1965-1970	1,4-29,0	8,5	57,0	Наумов и др.(1976
То же	1964-1970	0,1-83,6	18,1	-	Гибет и др., 1983
То же	1972-1986	2,8-76,0	-	-	Жигальский, Корнеев, 1966
Удмуртия, юг	1965-1966	-	12,0	65,0	Ковалевский и др., 1969
То же	1973-1992	2,0-65,0	-	-	Бернштейн и др., 1987, 1995
Кировская обл., Малмыжский район	1960-1964	12-31	17,8	-	Тупикова, Коновалова, 1971
Волжско-Камский край	1935-1958	0,5-26	4,7	65,0	Попов, 1960
Татарстан	1936-1958	1,0-20	8,7	73,0	"
Башкирия, окрестности г. Уфы	1960-1963	13-51	30,3	58,0	Марцинкевич, 1964
VI. Южная лесостепь					
Курская обл.	1951-1965	1,0-9,4	2,4	20,6	Изосов, Лукьянцева, 1969
Белгородская обл.	1983-1993	0,6-33,1	12,4	45,9	Чистова, 1994, 1998
Воронежская обл., Теллерманов- ский лес	1949-1954	1,5-31,0	11,4	36,7	Образцов, Штильмарк, 1961
Воронежский зап.	1941-1955	1,0-13	4,8	-	Изосов, 1957
Центрально-Черноземный за- поведник	1953-1965	0,7-10,8	-	-	Елисеева, 1965
Самарская обл.	1946-1953	-	8,0	39,7	Попов и др., 1954
То же	1974-1981	2,0-33,0	-	-	Дюшаева и др., 1983
Саратовская обл.					
Правобережье	1956-1962	0-9,2	1,7	16,8	Щепотьев, 1967
То же	1951-1968	-	0,9	4,8	Щепотьев, 1975
То же	1960-1971	3,5-22	8,9	54,0	Сигарев, Агафонова, 1976
То же, Заволжье	1966-1967	0,5-5,2	2,8	16,8	Щепотьев, 1967
Волгоградская обл., северо-запад	1951-1968	-	0,1	0,4	Щепотьев, 1975
	1957-1962	0,8-1,7	0,7	6,0	"
Украина					
Киевская обл.	1947-1954	1,5-10,9	5,3	47,1	Свириденко, 1967
Харьковская обл.	1944-1964	1,0-28	5,6	35,0	Зубко, 1965
Западные обл.	1953-1956	0-0,2	0,1	0,9	Рудышин, 1958
Молдова	1958-1968	0,8-12,8	5,2	50,0	Лозан, 1971
VII. Урал и Сибирь					
Средний Урал	1986-1995	0,3-37,1	-	-	Лукьянов, 1996
Свердловская обл. зап. «Денеж- кин 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, 1973
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 (Ивантер, 1981)
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, Кошкина, 1967
Телецкое оз., север	1959-1960				
	1966-1968	0-2,0	1,0	2,8	Новикова (Ивантер, 1981)

То же, юг Красноярский край	1966-1968	0-4,5	3,0	3,5	“
Заповедник «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 (Ивантер, 1981)

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		
Мурманская (Лапландский заповедник)	37	1937-1938; 1940-1941; 1945-1946; 1949; 1953; 1957; 1962; 1969-1970	1	6	3,0	1	2	1,5	2,2	100
Карелия (южная и средняя)	60	1949; 1953; 1957-1958; 1963; 1966; 1973, 1977; 1979; 1982; 1990; 1995; 2002	2	6	3,6	1	2	1,2	2,1	81
Там же (зап. «Кивач»)	31	1975; 1979; 1982; 1986; 1990; 1994; 1997; 1999; 2003	2	4	3,3	1	2	1,1	3,7	75
Финляндия (Кухмо)	16	1957; 1961; 1966-1967; 1969; 1971-1972	1	4	2,2	1	2	1,4	3,1	17,1
Архангельская обл.	11	1966; 1971; 1973-1974	1	4	2,5	1	2	1,3	2,7	41,7
Коми (включая Печоро-Илычский заповедник)	37	1938; 1941-1942; 1948; 1952-1953; 1955; 1959; 1965; 1968	1	5	3,2	1	2	1,3	2,1	100
Ярославская обл., Дарвинский заповедник	11	1956; 1960; 1962-1963	1	3	2,0	1	2	1,3	2,7	100
Костромская обл.	10	1932-1934; 1938; 1940	1	2	1,7	1	3	1,7	3,0	15,2
Пермская обл.	10	1956; 1961-1962	2	4	3,0	1	2	1,5	2,0	НО
Московская обл. (Приокско-террасный заповедник)	27	1949; 1952; 1954-1955; 1958; 1961-1966; 1968-1969; 1973; 1975	1	3	1,8	1	6	2,3	3,0	14,6
То же, Химкинский район	17	1963-1964; 1968; 1972; 1975	2	3	2,8	1	2	1,2	2,4	24,1
То же Звенигородский район	10	1958; 1960; 1962-1963	1	1	1,0	1	2	1,3	3,0	18,6
То же, южное Подмосковье	16	1981; 1983; 1985; 1987; 1990; 1992; 1994	1	2	1,3	1	2	1,1	4,6	12,0
Рязанская обл. (Окский заповедник)	22	1952; 1955; 1958; 1964- 1966; 1968-1969; 1971 — 1972	1	2	1,5		3	1,7	3,0	11,8
Тульская обл.	24	1951-1952; 1956; 1958; 1960-1963; 1966; 1968; 1970; 1972-1973	1	3	1,4		4	1,7	3,3	10,9
Кировская обл.	16	1924; 1927; 1932-1934; 1936; 1938; 1941-1942	1	4	2,0		3	1,5	3,7	•3
Мордовия	10	1958; 1962-1963; 1967	2	3	2,7		2	1,3	3,0	3
Татарстан	23	1936-1937; 1940-1941; 1944; 1946-1947; 1952; 1954; 1957-1958	1	4	2,0		2	1,6	3,0	10

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		
Нижегородская обл.	21	1949-1951; 1959-1960; 1963-1964; 1968-1969	2	7	4,0	2	3	2,2	2,0	6,2
Калининградская обл.	11	1953; 1955; 1961	1	5	3,0	1	1,0	2,7	11,7	
Белорусская (включая заповедник «Беловежская пуща»)	20	1955; 1959; 1962-1963; 1967; 1970	2	5	3,0'	2	1,2	2,5	111	
Воронежская обл. Воронежский заповедник	15	1942; 1946-1947; 1949; 1951; 1953; 1955	1	2	1,2	2	1,2	4,3	9,0	
Саратовская обл. (Приволжские районы правобережья)	13	1959; 1964; 1967; 1969-1970	1	4	2,3	2	1,2	3,1	9,0	
Молдова	10	1959; 1961; 1964; 1967	1	2	1,6	1	1,0	3,6	16	
Киевская обл. Украины	10	1947-1948; 1950; 1952-1953	1	2	1,3	2	1,6	3,0	13,6	
Томская обл.	13	1956; 1967; 1971	3	7	5,0	1	1,0	2,3	100	
Кемеровская обл.	11	1962-1963; 1967; 1969-1970	1	3	2,3	2	1,6	2,7	17,5	
Красноярский край	19	1960; 1969	8	9	8,5	1	1,0	1,0	100	

Полужирным шрифтом выделены годы наибольших пиков численности.

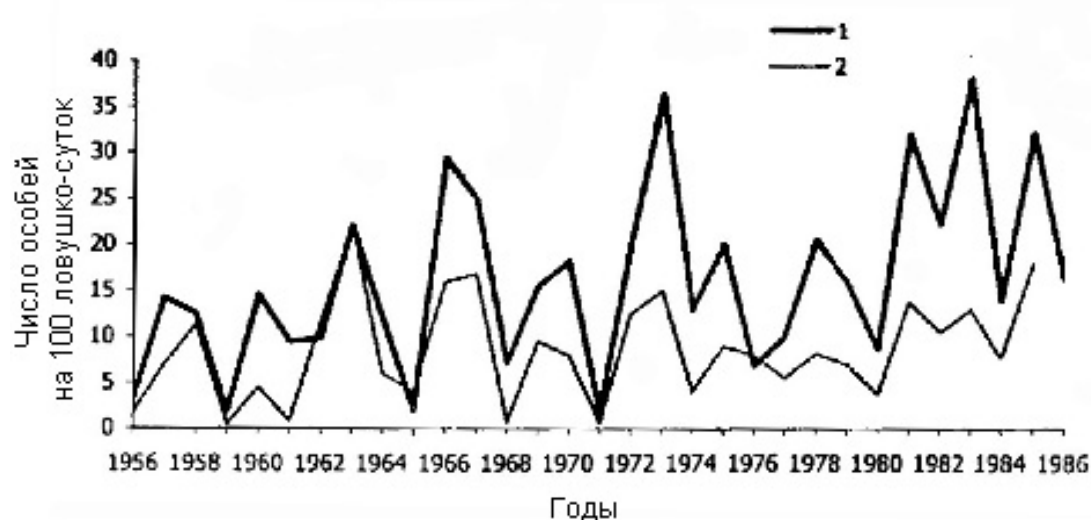


Рис. 2. Многолетние изменения осенней численности рыжей полевки в Московской обл. (экз. на 100 л.с.)

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

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-Тerrasный 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.

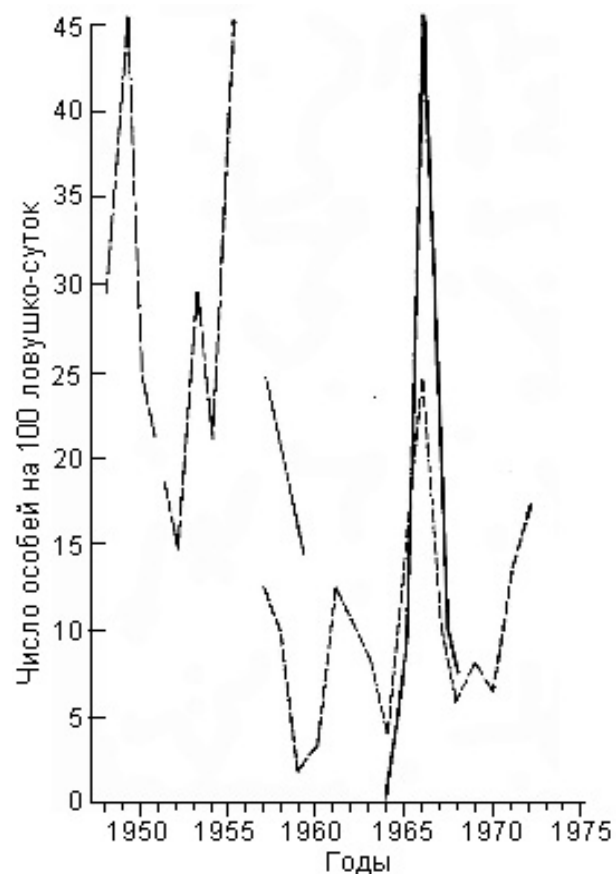


Рис. 3. Изменения численности в северо-западной зоне ареала
1 — Эстония (Пухту); 2 — Латвия; 3 — средняя и южная Финляндия (Skaren, 1972; Artimo, 1965); 4 — Швеция (Hansson, 1969)

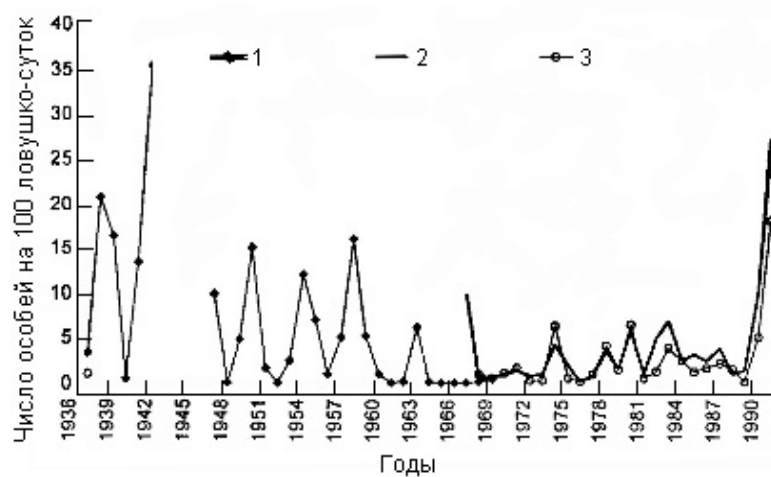


Рис. 4А. Изменения численности на северо-западе и севере европейской части России
1 — Лапландский заповедник (Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970);
2 — приладожская Карелия, ельники; 3 — там же, производные лиственные и смешанные леса; 4 — заповедник «Кивач»; 5 - Ленинградская обл.

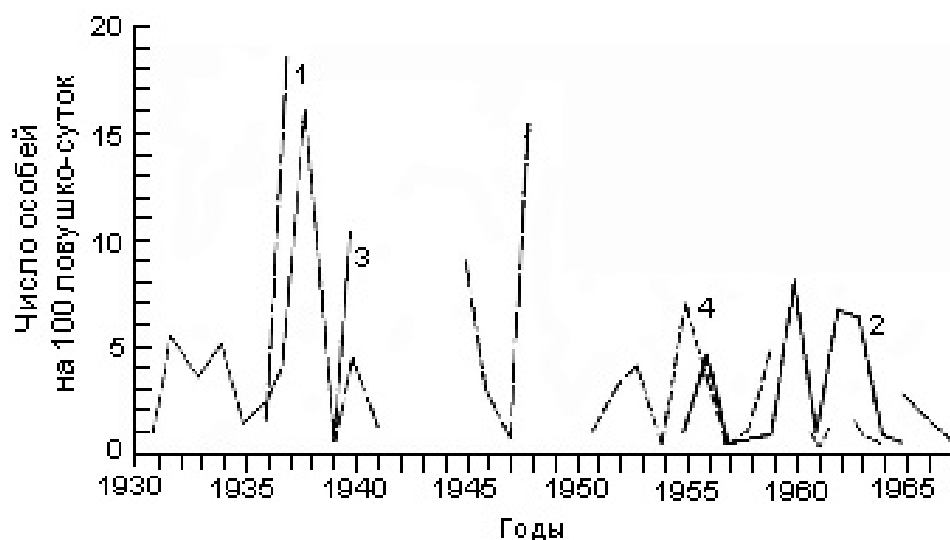


Рис. 4Б. Изменения численности на северо-западе и севере европейской части России

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

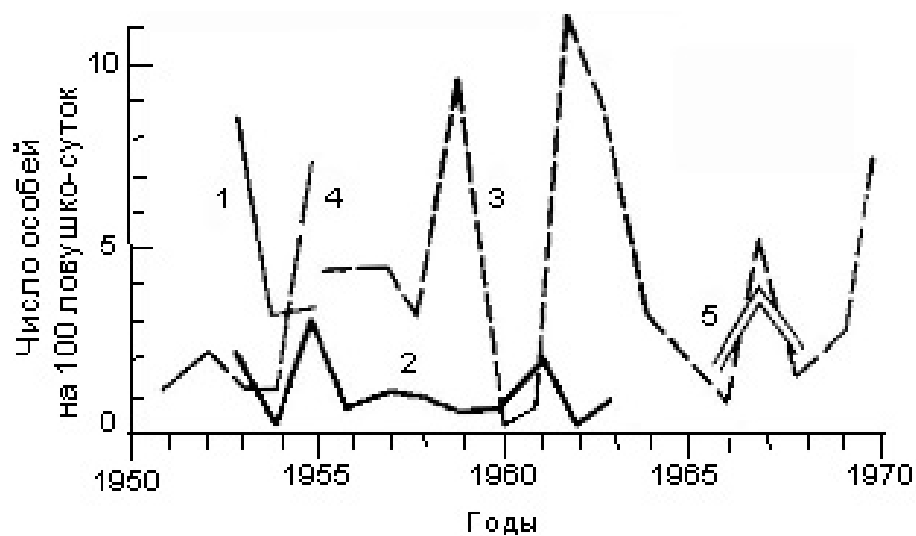


Рис. 5. Изменения численности в Прибалтийско-Полесской зоне

1 — Литва; 2 — Калининградская обл.; 3 — Белоруссия, Брестская обл.; 4 — заповедник «Беловежская пуща» (Белоруссия); 5 — северо-западная Польша (Пусек, 1969)

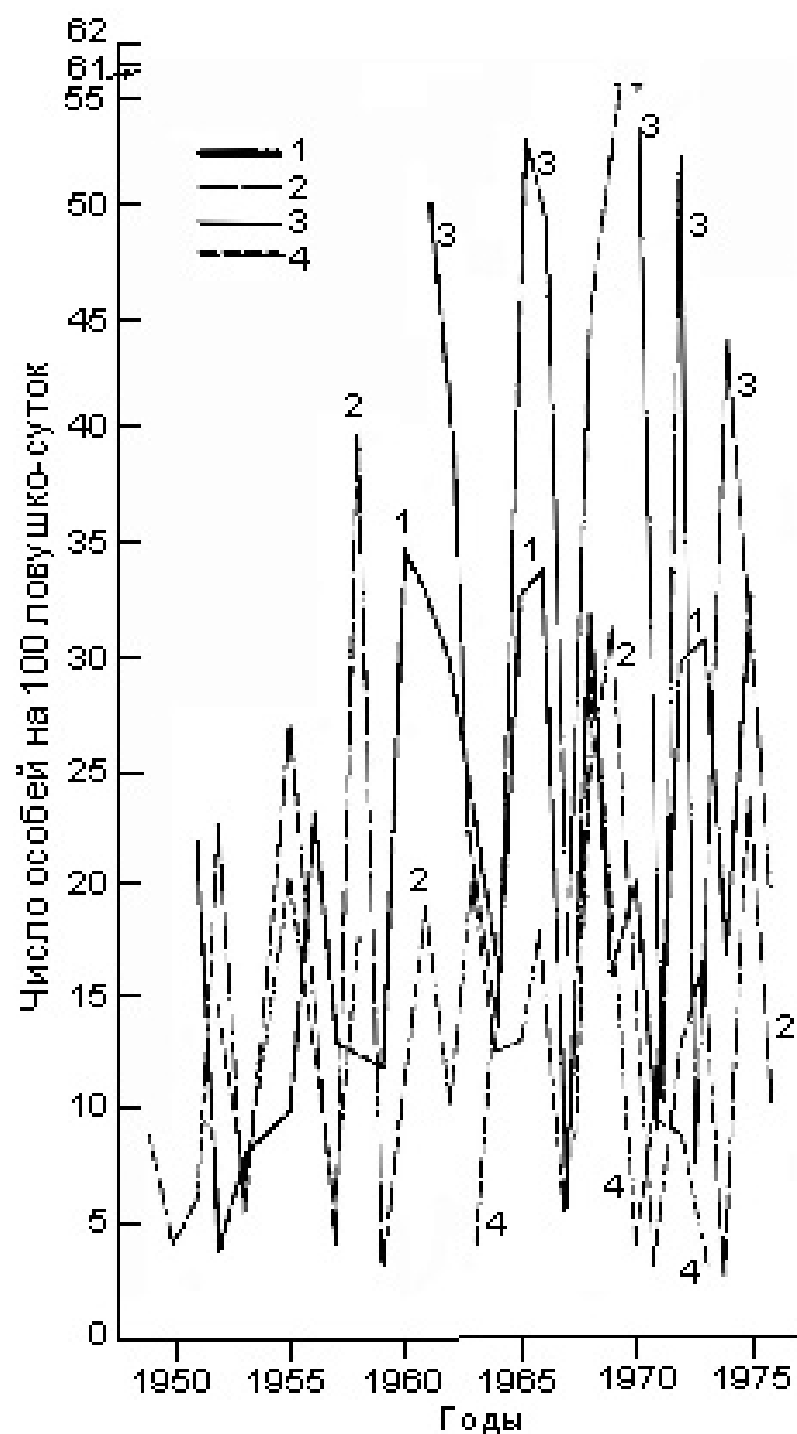


Рис. 6. Изменения численности в лесах средней полосы и северной лесостепи европейской России

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

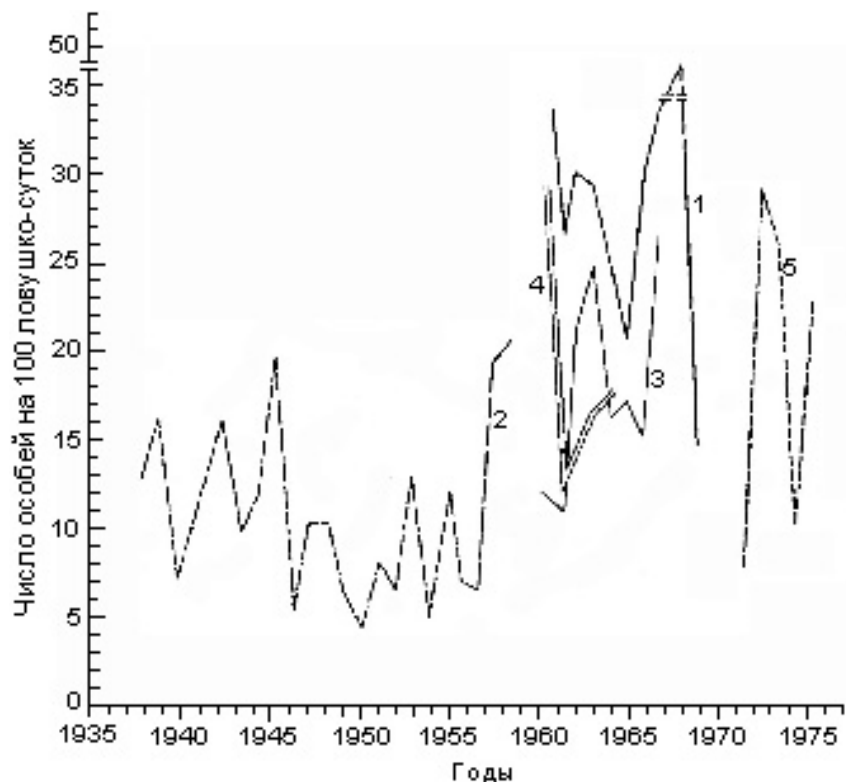


Рис. 7. Изменения численности в волго-камских лесных районах и южном Приуралье

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

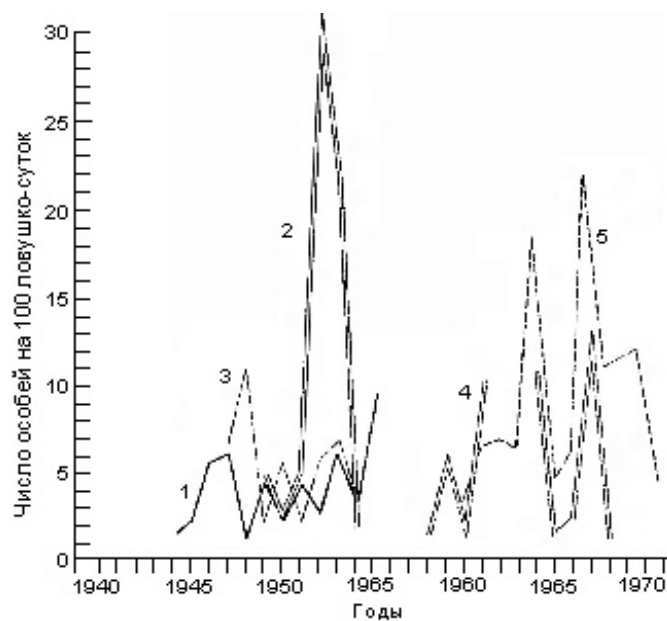


Рис. 8. Изменения численности в лесостепной зоне

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

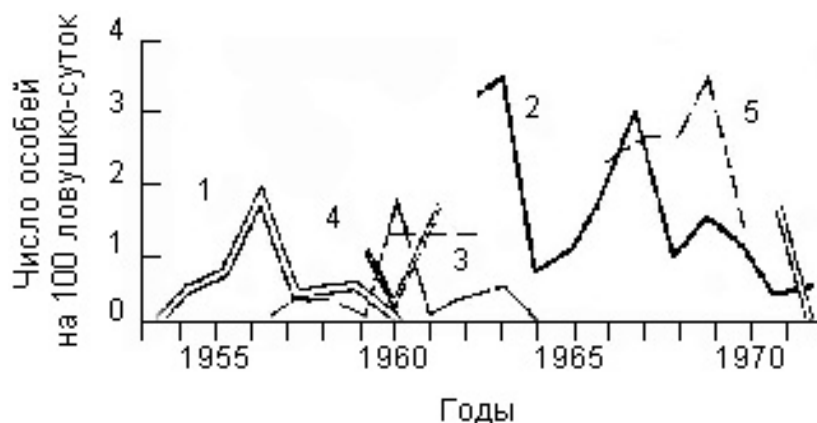


Рис. 9. Изменения численности в Западной Сибири

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

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).

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.

Специального рассмотрения заслуживают 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 попу-

ляций 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 полевку 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 контролирующей 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 оптимуме ареала она отличается большой 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 средне-таежные леса в основном сосново-еловые, а в южной части зоны — широколиственные леса европейского 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 полевков (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 л.с. 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 15 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 обл., а также Архангельская и Вологодская обл. и республика Коми. Климатические условия, как и урожаи основных кормов, крайне изменчивы, это 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 л.с. Подъемы численности невелики (чаще до 8–10 экз. на 100 л.с., очень редко до 35) и кратковременны (рис. 4Б). 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 обл. и в южной части Коми Республики.

В целом для зоны типична высокая амплитуда колебаний численности (1:50–1:100), главным образом за счет глубоких депрессий, при которых 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 полевков может достигать здесь 35,3 особей на 100 л.с. (Кошкина, 1957). При этом во время расселения в конце лета — начале осени численность полевков 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 полевков в различных место-

обитаниях (рис. 2). 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, притом в соседнем смешанном березово-сосновом лесу – всего 7 экз. (Петров, Шубин, 1986).

3. Зона Центральной и Западной Европы (включая ее юго-восточную часть). Сюда относятся популяции полевок в широколиственных и горных ландшафтах на территории Великобритании, Франции, ФРГ, Чехии, Словакии, а также Балканских стран. При довольно высоком уровне численности полевок 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-Полесская лесо-луговая зона включает западные и прибалтийские государства, в частности Литву и Белоруссию, а также Польшу и западные области России — Калининградскую, Псковскую и Смоленскую обл., 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 л.с. (табл. 1-3, рис. 5). 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 полемками 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 составляет максимум 8 особей на 100 л.с. 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 полевок. К примеру, в островных широколиственных лесах осенняя численность рыжей полевки достигает 54 особей на 100 л.с. (Паавер, 1957). Смешанные хвойные и дубово-грабовые леса создают для нее оптимальные условия. В Белоруссии в этих местообитаниях плотность населения полевок осенью может составлять 20-55 экз., в то время как в сосновом 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, Нижегородскую обл., юг Кировской обл. и др.) (рис. 6, 7, 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 л.с., 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 л.с. (многолетний минимум). Высокие (до 20-30 и более особей на 100 л.с.) 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 полевок в различных областях зоны, полной синхронности нет вследствие многочис-

ленных сдвигов и несовпадений, обусловленных местными причинами (рис. 7). Достаточно крупные вспышки 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 среднелесная 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 л.с., с достаточно частыми и резкими подъемами, наступающими с периодичностью в 2-4 года. При этом численность полевых в наиболее благоприятных местах обитания никогда не опускается ниже 1-3 особей на 100 л.с. Колебания численности строго циклически; 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 Мари-Эл (Гибет и др., 1983) и Татарстана (Попов, 1960). Тем не менее это не исключает наличия четкой синхронности в колебаниях численности полевых в различных биотопах одного и того же региона. Подобное наблюдалось, например, в ряде районов Московской области (Заблоцкая, 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 Мари-Эл) может быть связана с различиями мест их исследований.

Анализируя колебания численности зверьков одной популяции, живущих в условиях оп-

тимальных и субоптимальных станций, Е. В. Иванкина (1987, 1988) показала, что скорость сезонного восстановления численности на границе между местообитаниями бывает выше, чем в центре местообитания. В итоге численность полевых 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 в экотоне (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 полевых 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 «Тульских засек», где численность рыжей полевки в 1970-1980-х гг. увеличилась по сравнению с 1940-ми гг. 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 за 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 обл. Популяции рыжей полевки, населяющие эту территорию, отличаются достаточно высокой (обычно в пределах 4-9 экз. на 100 л.с.) и довольно устойчивой численностью, во всяком случае ам-

плитуда 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 л.с. (Щепотьев, 1975). Если же оценивать степень устойчивости популяций не по амплитуде колебаний, а по их частоте и резкости, быстроте смены циклов и продолжительности отдельных фаз (скорости подъемов и падений), то численность рыжих полевок лесостепной зоны оказывается весьма изменчивой (рис. 7). 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 полевок в начале 1990-х гг. по сравнению с 1950-ми (Елисева, 1965) наблюдал А. А. Власов (1996), предположивший, что причиной этого могло стать увеличение влажности, характерное в эти годы для среднерусской лесостепи. Восстановление населения полевок 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, 1996 гг.

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 обл., Алтайский край и юг Красноярского края. Около 46% территории Западно-Сибирской равнины покрыто болотами, а леса, занимающие 51% площа-

ди, 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 л.с.) 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 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 полевок 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. 9). Вместе с тем в восточной части ареала существует и несколько локальных популяций с более высокой и стабильной численностью. Часто такие популяции приурочены к вторичным 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 л.с., 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 л.с.) и пики достаточно регулярно повторяются через каждые 3-4 года (Окулова, Кошкина, 1967). О. А. Лукьянов (1996) обнаружил еще более высокую численность рыжей полевки (до 37 на 100 л.с. 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 особей на 100 л.с., а в южной тайге Томской обл. – 0,1-20,0 (Москвитин, 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 лесостепня, 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 плотностью 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 гг. 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 типична 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 местностях 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; Ходашева, 1966; Свириденко, 1967; Зыкова, Зыков, 1967; Zejda, 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, 1968), 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 урожаи плодов липы и условия зимы.

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

жаи 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, 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 урожаи кормов только как вторичный (Михолап, 1962; Лапкин, 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 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 экзогенной 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 считает внутривидовые отношения, связанные с плотностью популяции (Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Куприянова, Наумов, 1986; Иванкина, 1987; Кузнецов, Ми-

хайлин, 1985; Klomp, 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, липовых лесах юга Кировской обл., Окском заповеднике, Тульской обл., южной Польше, Чехословакии, Англии и некоторых других (Садовская и др., 1971; Тупикова, Коновалова, 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 и 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 биоценологических отношений, иными словами, от сочетания констеллирующих 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 благоприятных условиях Удмуртии, Мари-Эл и Тульской обл. (экологический оптимум, центр видового 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 по-

ловые 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 (Мари-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 Мари-Эл ничего подобного не происходило. Можно предполагать, что степень влияния метеорологических факторов на популяции рыжих полевок весной связано не столько с качеством местообитания, сколько с общими климатическими особенностями каждого участка.

Кормовые условия лимитируют численность вида в Тульской обл., Удмуртии и Мари-Эл (зависимость 3-21,4%), 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 Мари-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 зна-

чение 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 местообитаниях 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 распространённых, 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 ее численность 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 биоценоза. 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 новых 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 друга популяций, в связи с чем возрастает частота выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видового 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 экологогенетических 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.

Литература

Айрапетьянц А. Э. 1970. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленинградской области. Л.: ЛГУ, 1970. С. 160-165.

Аристова В. А. 1970. Особенности использования территории красной полевкой в лесах южной части Кировской обл. // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 9. С. 151-159.

Башенина Н. В. 1947. Движение численности мелких грызунов за 1936-1943 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. Вып. 2. С. 149-214.

Башенина Н. В. 1951. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюл. МОИП / Отд. биол. Т. 56. Вып. 2. С. 4-13.

Башенина Н. В. 1962. Экология обыкновенной полевки. М.: МГУ. 308 с.

Башенина Н. В. 1968. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. Пермь: ПГПИ. Т. 52. С. 3-44.

Башенина Н. В. 1972. Основные пути адаптации мышевидных грызунов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 57 с.

Башенина Н. В. 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с.

Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. 1972. О предпосылках развития эпизоотии геморрагической лихорадки с почечным синдромом // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов. Вып. 3 (25). С. 189-193.

Бернштейн А. Д., Панина Т. В., Крылов Д. Г. 1975. Динамика популяций рыжей полевки на трех участках леса в очагах ГЛПС Тульской области // Тез. конф. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. М. С. 265-266.

Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф. и др. 1987. Сравнительная эколого-эпизоотологическая характеристика лесных полевок (*Clethrionomys*) Среднего Предуралья // Зоол. журн. Т. 66. № 9. С. 1397-1407.

Бернштейн А. Д., Копылова Л. Ф., Апекина Н. С., Михайлова Т. В. 1997. О прогнозировании подъема заболеваемости геморрагической лихорадкой с почечным синдромом // РАТ-Инфо. Вып. 2. 10 с.

Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С. 1995. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 1. С. 119-127.

Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. 1980. Динамика популяции рыжей полевки в северной лесостепи // Грызуны: Мат. Всесоюз. Сов. М.: Наука. С. 273-275.

Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф. 2002. Динамика популяций лесных полевок (*Clethrionomys*, *Rodentia*) на Европейском Севере // Экология. № 3. С. 220-227.

Бойко Н. С. 1984. Мышевидные грызуны островов и побережий Кандалакшского залива и динамика их численности // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 5-24.

Бородин Л. П. 1966. Сравнительная оценка эффективности разных методов лова мелких млекопи-

- тающих // Тр. Мордов. заповедника. Вып. 3. С. 186-202.
- Викторов Л. В. 1971. Сезонная динамика численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Калининской области // Учен. зап. Рязан. пед. ин-та. Рязань: РГПИ. Вып. 105. С. 78-83.
- Власов А. А. 1996. Изменение населения мелких млекопитающих лесостепных экосистем Центрально-Черноземного заповедника за последние 40 лет // Rus. J. Ecol. Т. 1. Р. 72-76.
- Гайдук В. Е., Буневич А. Н., Блоцкая Е. С. 1986. Динамика численности рыжей полевки в Беловежской пуще // Заповедники Белоруссии. Минск. Вып. 10. С. 102-109.
- Гибет Л. А., Кулюкина Н. М., Никифоров Л. П., Корнеев В. А. 1983. О выделении самостоятельных популяционных единиц мелких грызунов // Грызуны: Мат. Всесоюз. Сов. Л.: Наука. С. 372-374.
- Голов Б. А. 1962. К вопросу о динамике численности мышевидных грызунов и ее прогнозах // Вопр. экологии. Киев. Т. 6. С. 47-49.
- Голикова В. Л. 1958. Заметки по экологии популяций лесных мышей и рыжих лесных полевок // Тр. конф. по защите растений на юго-востоке. Саратов. С. 166-176.
- Грибова З. А. 1951. Численность мелких грызунов и ее изменения в основных ландшафтных зонах СССР в 1949/50 г. // Тр. ВНИИОП. М. № 11. С. 296-308.
- Губарь Ю. П. 1976. Численность лесных полевок и некоторые стороны их взаимоотношений // Фауна и экология животных. Тр. каф. зоол. МГПИ им. Ленина. М. Ч. 2. С. 60-103.
- Дулькейт Г. Д. 1967. Многолетние колебания численности мышевидных грызунов в саянской тайге и вопросы прогноза // Тр. заповедника «Столбы». Вып. 6. С. 118-151.
- Дюшаева И. В., Милкин В. В., Назаров А. В., Мозговой Ю. П. 1983. Особенности динамики численности мышевидных грызунов Красносамарского лесничества // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ. С. 123-128.
- Елисеева В. И. 1965. Распределение мышевидных грызунов в основных биотопах Центрально-Черноземного заповедника и динамика численности ведущих видов // Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. № 8. С. 194-207.
- Жигальский О. А. 1989. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 49 с.
- Жигальский О. А. 1995. Факториальный анализ популяционной динамики рыжей полевки и ондатры // Экология популяций: структура и динамика: Мат. совещ. М. С. 531-545.
- Жигальский О. А., Корнеев В. А. 1996. Демографическая структура популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) в гетерогенной среде обитания // Russian J. Ecology. Т. 6. Р. 459-467.
- Жигарев И. А. 1993. Изменения плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 72. № 12. С. 117-137.
- Жигарев И. А. 1997. Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях Южного Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 76. № 2. С. 212-223.
- Жигарев И. А. 2004. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмоскovie. М.: Прометей. 230 с.
- Заблоцкая Л. В. 1957. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-террасного заповедника. Вып. 1. С. 170-240.
- Зубко Я. П. 1965. Численность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и ее изменения за 20 лет (1944-1964) в Харьковской области // Вестн. Харьк. ун-та. Сер. биол. Харьков. Вып. 1. С. 110-112.
- Зыков К. Д., Карташов Н. Н. 1960. Значение мышевидных грызунов и мелких насекомых в формировании очагов лугового клеща в пойме р. Оки // Тр. Окск. заповедник Рязань. Вып. 3. С. 105-154.
- Зыкова Л. Ю., Зыков К. Д. 1967. Динамика численности мышевидных грызунов Окского заповедника в период с 1952 по 1963 г. // Тр. Окск. заповедника. Рязань. Вып. 7. С. 216-229.
- Иванкина Е. В. 1987. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмоскovie. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Иванкина Е. В. 1988. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмоскovie // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Новосибирск. Т. 2. С. 77-79.
- Ивантер Э. В. 1972. К теории внутривидовой регуляции численности животных // Науч. конф. биологов Карелии: Тезисы докл. Петрозаводск. С. 175-177.
- Ивантер Э. В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 247 с.
- Ивантер Э. В. 1980. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток. С. 50-60.
- Ивантер Э. В. 1981. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука. С. 245-267.
- Ивантер Э. В. 2005. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки // Биogeография Карелии. Петрозаводск. Вып. 7. С. 44-57.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. Т. 79. № 8. С. 976-989.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Жигальский О. А. 1991. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северо-

- восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 86-116.
- Изосов А. А. 1957. Материалы по питанию и динамике численности лесной мыши и рыжей полевки в островных лесах Воронежской области // Учен. зап. Курск. пед. ин-та. Вып. 4. С. 84-102.
- Изосов А. А., Лукьянцева В. П. 1969. Мышевидные грызуны Курской области, их распространение и численность // Учен. зап. Курск. пед. ин-та. Т. 59. С. 227-239.
- Каледин В. В., Котельникова А. Г. 1973. К характеристике природных очагов клещевого энцефалита в зоне Ильменского заповедника // Тр. Ильмен. Заповедника. Свердловск. Вып. 10. С. 138-141.
- Калецкая М. Л. 1968. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием водохранилища // Рыбинское водохранилище. М.: МОИП. Ч. 1. С. 95-121.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Истомин А. В., Ананьина Ю. В. 1993. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) — основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоол. журн. Т. 72. С. 113-122.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С. 1969. Мелкие млекопитающие очагов клещевого энцефалита в Удмуртской АССР // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск. С. 168-170.
- Козлов В. И. 1972. Динамика численности мышевидных грызунов в Горьковской области за 20 лет с 1949 по 1969 г. // Учен. зап. Горьк. ун-та. Сер. биол. Вып. 164. С. 22-28.
- Кошкина Т. В. 1957. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 5. С. 3-65.
- Кошкина Т. В. 1958. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Тр. Кандалакш. заповедника. Вып. 1. С. 161-191.
- Кошкина Т. В. 1967. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Т. 41. Вып. 56. С. 5-27.
- Кудряшова Л. М. 1971. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника зимой 1967/68 г. // Экология. № 2. С. 84-87.
- Кудряшова Л. М. 1975. Движение численности населения рыжей полевки в Окской пойме в 1967-1973 гг. // Тр. Окск. заповедника. Вып. 9. С. 234-254.
- Кузнецов Г. В., Михайлин А. П. 1985. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С. 125-156.
- Кулаева Т. М. 1956. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л. 22 с.
- Кулик И. Л., Никитина Н. А. 1960. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 6. С. 3-16.
- Куприянова И. Ф., Наумов С. П. 1986. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге севера европейской части СССР // Там же. С. 17-29.
- Кутенков А. П. 2006. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Тр. гос. природного заповедника «Кивач». Петрозаводск. Вып. 3. С. 80-106.
- Лапинь И. М. 1963. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига: АН Латв. ССР.
- Лозан М. Н. 1971. Грызуны Молдавии. Кишинев: Штиинца. Т. 2. 188 с.
- Лукьянов О. А. 1996. Анализ зависимости подвижности — оседлости мелких млекопитающих на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки // Сибирск. экол. журн. Вып. 3. С. 597-606.
- Ликявичене Л. М. 1960. Мышевидные грызуны Латвийской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс.
- Малюшина Е. П. 1969. К экологии мелких млекопитающих южной тайги Тюменской обл. // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень. С. 37-38.
- Марвин М. Я. 1966. Мышевидные грызуны северных районов Среднего Урала // Учен. зап. Урал. ун-та. Биол. Свердловск. Т. 47. Вып. 3. С. 11-21.
- Марин Ю. Ф. 1983. К популяционной экологии рыжей полевки в Алтайском государственном заповеднике // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск. С. 54-56.
- Марцинкевич Ч. И. 1964. Сезонная жизнь и миграция мелких млекопитающих в природных очагах инфекции в Башкирии // Тр. Уфим. НИИВС. Вып. 8. С. 123-129.
- Меркова М. А. 1955. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши на юге Московской области и Теллермановской рощи // Бюл. МОИП / Отд. биол. Т. 60. Вып. 1. С. 21-31.
- Михолап О. Н. 1961. К вопросу о динамике численности мышевидных грызунов Полесья // Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тез. докл. М.: МГУ. С. 62-63.
- Михолап О. Н. 1962. К вопросу о влиянии температуры и осадков на численность мышевидных грызунов Полесья // Вопр. экологии. Т. 6. С. 102-104.
- Михолап О. Н., Терехович В. Ф. 1965. Динамика численности мышевидных грызунов в лесных биотопах Белоруссии // Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск. С. 34-41.
- Москвитин С. С., Москвитина Н. С. 1998. Анализ изменений ареалов млекопитающих на юго-востоке Западной Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск. С. 206-208.
- Мотеюнас Л. И., Езерскене Е. П. 1974. Мелкие млекопитающие природных очагов болезней человека в Литовской ССР // Зоол. журн. Т. 53. № 10. С. 1580-1583.
- Наглов В. А. 1962. Влияние различных факторов на размещение и численность лесных грызунов //

- Тез. докл. науч. конф. Харьк. с.-х. ин-та. Харьков. Вып. 4. С. 25-26.
- Наумов Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: АН СССР. 204 с.
- Наумов Н. П. 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. Вып. 4. С. 3-21.
- Наумов Н. П. 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопр. краевой, общ. и эксперим. паразитол. и мед. зоол. Т. 9. С. 179-202.
- Наумов С. П., Шаталова С. П., Гибет Л. А. 1976. Некоторые черты сравнительной экологии лесных полевков (*Clethrionomys*) // Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь. С. 298-301.
- Нестеров В. Г., Никсо-Никочин Н. В. 1950. Зависимость размножения вредных для леса животных от изменения климатических условий и урожая лесных семян за последнее столетие // Тез. докл. Второй экол. конф. Киев. Ч. 3. С. 157-163.
- Никитина Н. А. 1961. Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 2. С. 15-25.
- Никифоров Л. П. 1968. Млекопитающий природного очага клещевого энцефалита в Козульском районе Красноярского края // Вопр. эпидемиол. клещ. энцефалита и биол. закономерн. в его природн. очаге. М. С. 43-51.
- Образцов Б. В., Штильмарк Ф. Р. 1961. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. 35. С. 5-21.
- Окулова Н. М., Кошкина Т. В. 1967. К зоологической характеристике ландшафта черневой тайги // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 243-252.
- Паавер К. Л. О 1957. перенаселении в популяциях лесных мышевидных грызунов в Эстонской ССР в связи с динамикой их численности // Изв. АН ЭССР. Биология. Вып. 2. С. 155-174.
- Панина Т. В., Мясников Ю. А. 1960. Динамика численности и размножения рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 11. С. 1707-1715.
- Петров О. В., Шубин Ю. П. 1986. Численность и территориальное размещение в долинных лесах Средней Вычегды (подзона средней тайги Коми АССР) // IV съезд ВТО. Т. 1. М. С. 314-315.
- Пивоварова Е. П. 1956. Распределение по биотопам и лесохозяйственное значение мышевидных грызунов Беловежской пуши // Учен. зап. МГПИ. Т. 61. С. 305-383.
- Попов В. А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Казан. фил. АН СССР.
- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П. и др. 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. Вып. 3. С. 13-48.
- Попов И. Ю. 1998. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессиями растительности в европейской южной тайге. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М. 27 с.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: СО Наука.
- Рудышин М. П. 1958. Размещения і динаміка численности мышевидных грызунов у Західному лісостепу Української РСР. Київ: Науково-природн. музей АН УССР. 23 с.
- Садовская Е. В., Повалишина Т. П., Штерн М. А. и др. 1971. Многолетние зоологические наблюдения в одном из очагов геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Тр. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. Т. 19. С. 84-93.
- Сапоженков Ю. Ф. 1973. К распространению и экологии лесной мыши в Костромской области // Животный мир Костромской области. Кострома. Вып. 31. С. 27-34.
- Свириденко П. А. 1967. Размножение и колебания численности рыжей полевки в условиях Украины // Вестн. зоол. Вып. 2. С. 9-24.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. 1970. Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. Вып. 2. С. 11-26.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Насимович А. А. 1949. Особенности колебаний численности рыжих полевков // Природа. № 3. С. 70-72.
- Сигарев В. А., Агафонова Т. К. 1976. Некоторые особенности динамики численности рыжей и обыкновенной полевков в Саратовской области // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. Вып. 3 (5). С. 134-138.
- Смирин Ю. М. 1964. Динамика численности мышевидных грызунов в различных типах леса Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 10. С. 134-150.
- Смирин Ю. М. 1970. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 134-150.
- Смирин Ю. М. 1971. Пространственная структура и динамика популяций мелких лесных грызунов в Подмоскovie. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Смирнова В. П. 1967. Динамика численности мышевидных грызунов в Калининградской области (1953-1963) // Тр. Ленингр. ин-та эпидемиол. и микробиол. Т. 31. С. 116-124.
- Снигиревская Е. М. 1954. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 26 с.
- Стадучин О. В. 1970. Материалы по численности грызунов и бурозубок тайги Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Информ. материалы. Свердловск: ИЭРИЖ РАН. Вып. 2. С. 46-49.
- Теплов В. П. 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных

- Печорской тайги // Тр. Печоро-Илыч. Заповедника. Вып. 8. С. 5-221.
- Терехович В. Ф. 1966. Экология европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Белоруссии. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Минск. 24 с.
- Турьева В. В. 1961. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- Турянин И. И. 1958. Материалы по изменению численности грызунов в Закарпатской обл. // Науч. зап. Ужгород. ун-та. Т. 31. С. 3--26.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. 1971. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. Вып. 10. С. 145-171.
- Формозов А. Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 3. С. 3-110.
- Ходашова К. С. 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 7-37.
- Чернявская С. И. 1959. Млекопитающие заповедника «Денежкин камень» // Тр. заповедн. «Денежкин камень». Вып. 1. С. 87-113.
- Чистова Т. Ю. 1998. Пространственная организация населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) лесостепной дубравы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Шилов И. А. 1972. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутривидовых отношений у мелких грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 3. С. 21-31.
- Шилова С. А. 1971. Эпизоотологическое значение мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита в Пермской области // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. Т. 84. С. 37-57.
- Шилова С. А., Троицкий Б. Б., Мальков Г. Б., Белькович В. М. 1958. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределении клещей *Ixodes persulcatus* F. Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 6. С. 931-938.
- Штильмарк Ф. Р. 1965. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М. С. 5-52.
- Щепотьев Н. В. 1967. Распространение мышевидных грызунов в лесных полосах Нижнего Поволжья // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 238-242.
- Щепотьев Н. В. 1975. Очерк распространения и специального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 12. С. 62-97.
- Юрлов К. Т., Юдин Б. С., Потапкина А. Ф., Телегин В. И., и др. 1965. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной лесостепи Барабинской низменности // Животный мир Барабы. Новосибирск. С. 184-207.
- Artimo A. 1965. Variations in small mammal populations in dry and damp heath forests of southern Home (S. Finland) // Aquilo. Zool. T. 2. P. 1-16.
- Ashby K. R. 1967. Studies on the ecology of field mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and voles (*Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham. // J. Zool. Lond. V. 152. N 4. P. 389-513.
- Aulak W. 1967. Estimation of small mammal density in three forest biotopes // Ecol. Pol. Ser. A. V. 15 (39). P. 759-778.
- Bergstedt B. 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linne') in southern Sweden // Oikos. V. 16. N 1/2. P. 132-160.
- Bernshtein A. D., Zhigalski O. A., Panina T. V. 1989. Multi-annual fluctuation in the size of a population of the bank vole in European part of the Soviet Union // Acta theriol. V. 34. P. 409-438.
- Bobek B. 1969. Survival, turnover and production of small rodents in beech forest // Acta theriol. V. 14. P. 11-19.
- Bobek B. 1971. Influence of population density upon rodent production in a deciduous forest // Ann. Zool. Fenici. V. 8. P. 137-144.
- Bobek B. 1973. Net production of small rodents in a deciduous forest // Acta theriol. V. 12. P. 403-434.
- Chistova T. 1994. Spatial organization of a bank vole population in a forest-steppe oak forest // Pol. Ecol. Stud. V. 20. P. 147-154.
- Fullagar P. J., Lewell P. A., Lockley R. M., Rowlands J. W. 1963. The somer vole (*Clethrionomys glareolus skomerensis*) and long-tailed mouse (*Apodemus sylvaticus*) on Skomer island, Pembrokeshire in 1960 // Proc. Zool. Soc. London. V. 140. N 2. P. 295-314.
- Gebczynska Z. 1966. Estimation of rodent numbers in a plot of Querceto-carpinetum forest // Acta theriol. V. 11. N 11. P. 315-328.
- Gliwicz I. 1975. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole // Acta theriol. V. 20. fasc. 1-14. P. 57-59.
- Grodzinski W., Pucek Z., Ryszkowski L. 1966. Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal // Acta theriol. V. 11. N 10. P. 297-314.
- Hansson L. 1969. Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964-1968 // Oikos. V. 20. N 2. P. 431-450.
- Ivanter E. V., Osipova O. V. 2000. Population dynamics of the bank vole in the eastern part of its distribution range // Pol. J. Ecol. V. 48. P. 179-195.
- Jensen T. S. 1975. Trappability of various functional groups of the forest rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* and its application in density estimations // Oikos. V. 26. N 2. P. 136-204.
- Klomp H. 1962. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations // Arch. neerl. zool. V. 15. N 1. P. 343-349.
- Louarn le H. 1974. Demographie des rongeurs forestiers // Ecol. Forest. Paris. P. 343-351.

- Markov G., Bujalska G., Christov L. 1972a. A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria. II. Nataliy // Acta theriol. V. 17. N 21-31. P. 337-342.
- Markov G., Christov L., Gliwicz J. 1972b. A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria. I. Variation in numbers and age structure // Acta theriol. V. 17. N 21-31. P. 327-335.
- Migula P., Gano B., Stepin Z., Bugdal U. 1975. Ocena zageszczenia I prizeplyw energii przez populacjt drobnych ssakow w byczynach wawazu Zaskalskie (Male Pieniny) // Prz. Zool. V. 19. N 4. P. 467-474.
- Myrberget S. 1965. Vekslinger i bestandsstorrelsen hos norske smagnagere I arene 1946-1960 // Medd. Stat. viltundersor. Ser. 2. N 19. S. 1-54.
- Pelican J., Zejda J., Holisova V. 1974. Standing crop estimates of small mammals in Moravian forests // Zool. Listy. V. 23. N 3. P. 197-216.
- Platt A. P. 1968. Differential trap mortality as a measure of stress during times of population increase and decrease // J. Mammal. V. 49. N 2. P. 331-335.
- Petrusewicz K. (ed.). 1983. Ecology of the Bank Vole // Acta theriol. V. 28. N 1. 242 p.
- Pucek Z. 1969. Trap response and removal catches // Acta theriol. V. 14. N 28. P. 403-426.
- Schmidt A. 1975. Populationsdynamik und Okologie der terretriscen Kleinsauger der Naturschutzgebiets Schwarzgerge // Naturschuzdienst Berlin und Brandenburg. Bd. 11. N 2-3. S. 78-93.
- Skar H. J., Hagen P., Ostbye E. 1971. The bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in South Norwegian Mountain areas // Norw. J. Zool. V. 19. N 2. P. 261-266.
- Skaren U. 1972. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // Ann. Zool. Fenn. V. 9. N 3. P. 147-152.
- Tanton M. T. 1965. Acorn destruction potential of small mammals and birds in British woodlands // Quart. J. Forest. V. 59. N 3. P. 230-234.
- Tanton M. T. 1969. The estimation and biology of population of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) // J. Anim. Ecol. V. 38. P. 511-529.
- Tast J., Kalela O. 1971. Comparison between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // Ann. Academ. Sci. Fenn. Ser. A IV. Biol. 186. 14 p.
- Viro P. 1974a. Age structure in population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb., 1780) in Northern Finland // Aquilo. zool. T. 15. P. 18-24.
- Viro P. 1974b. Age determination in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780, from the roots of the teeth // Aquilo, ser. zool. T. 15. P. 18-24.
- Zejda J. 1964. Development of several populations of the Bank vole *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a peak year // Zool. Listy. R. 13. C. 1. S. 15-30.
- Zejda J. 1970. Ecology and Control of *Clethrionomys glareolus* Schreber in Czechoslovakia // Public EPPO. Ser. A. N. 58. P. 101-105.
- Zejda J. 1973. Small mammals in certain forest type groups in southern Moravia // Zool. Listy. V. 20. N 3. P. 1-13.
- Zhigalski O. A. 1993. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Pol. Ecol. Stud. V. 18. P. 3-158.