

УДК 599.323.43

К ИЗУЧЕНИЮ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТЕМНОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS AGRESTIS* L.) В КАРЕЛИИ

Э. В. Ивантер, И. А. Леонтьев

Петрозаводский государственный университет

Анализируются многолетние (1958–2012) материалы по размножению и экологической (половой и возрастной) структуре популяции темной полевки (*Microtus agrestis* L.) на северо-западе России. Установлено, что период репродукции у этого вида в регионе начинается в первых числах апреля и продолжается до сентября. За это время перезимовавшие самки приносят два-три, а молодые из ранних выводков до двух и даже трех выводков за сезон. В популяции темных полевок присутствует несколько сезонных генераций молодых, различающихся скоростью роста и развития и степенью участия в размножении. Сеголетки ранних выводков отличаются быстрым ростом и развитием и почти поголовно размножаются в год рождения. Молодые, появившиеся на свет в июне и позднее, в основном созревают лишь после зимовки. Первые обеспечивают рост популяции в текущем году, а вторые – основу позднелетнего и осеннего поголовья на следующий год. Размер выводка – от 2 до 10 (в среднем $5,7 \pm 0,2$), что несколько выше соответствующих показателей более южных районов. Эмбриональная смертность составляет около 2 %, постэмбриональная – около 20 %. Интенсивность и сроки размножения меняются по годам в зависимости от экологических условий и численности популяций. Отмеченный возрастной полиморфизм популяции способствует ее устойчивости и функционирует как механизм популяционной авторегуляции.

К л ю ч е в ы е с л о в а: темная полевка, популяция, эмбрион, генерация, семенник, матка.

E. V. Ivanter, I. A. Leontiev. ON THE STUDY OF THE REPRODUCTION AND ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE FIELD VOLE (*MICROTUS AGRESTIS* L.) POPULATION IN KARELIA

Long-term (1958–2012) materials on the reproduction and ecological (sex and age) structure of the field vole (*Microtus agrestis* L.) population in Northwest Russia are analysed. The breeding season in this species in the region begins early in April and lasts until September. During this time, the over-wintered females produce two or three litters, and the young from the early litters produce up to two or even three litters. The field vole population comprises several seasonal generations of the young, differing in the rates of growth and development, and the scope of participation in breeding. Juveniles from early litters of the year are noted for rapid growth and development, and almost all of them breed in the year of birth. The young born in June or later mainly mature only after a winter. The former ensure the population growth in the current year, and the latter are the basis for the late summer and autumn population of the next year. Litter size is 2 to 10 (with an average of 5.7 ± 0.2), which is slightly higher than the values in southern areas. Embryonic mortality is about 2 %, postembryonic – around 20 %. The intensity and timing

of breeding vary among years depending on the environmental conditions and the consolidated population abundances. The population age polymorphism contributes to its stability, and acts as a mechanism of the population self-regulation.

Key words: *Microtus agrestis*, population, embryo, generation, testis, uterus.

Введение

Темная полевка в населении мелких млекопитающих таежного северо-запада России по численности и степени доминирования занимает третье место. Соответственно, велико и разнообразно биоценотическое значение этого вида. Тем не менее он по-прежнему остается изученным совершенно недостаточно. В данном сообщении, подводящем итоги более чем полувековых исследований (1958–2011 гг.) в Карелии, мы попытались восполнить этот пробел, по крайней мере в отношении наименее исследованных аспектов экологии темной полевки – размножения и возрастно-половой структуры популяции.

Как известно, исследования подобного рода неизбежно сталкиваются с необходимостью поиска надежных методов определения возраста животных. Решать эту проблему пришлось и нам. В итоге мы остановились на использовании в качестве основных возрастных критериев одонтологических и краниометрических особенностей, а весовые показатели и размеры тимуса применяли лишь как вспомогательные [Ивантер, 1975]. На основе этих признаков нам удалось выделить взрослых, а в пределах группы прибылых – четыре последо-

вательных генерации молодых полевок: I – родившиеся в конце апреля – начале мая (первый помет зимовавших самок), II – родившиеся во второй половине мая – начале июня (второй помет зимовавших животных), III – родившиеся в конце июня – июле (третий помет зимовавших и первый – прибылых самок раннего рождения), IV – родившиеся в августе-сентябре (в основном второй выводок прибылых первой генерации и первые два выводка прибылых второй генерации, а также некоторая часть молодых из третьего и четвертого выводков перезимовавших самок).

Результаты и обсуждение

Общая продолжительность репродуктивного периода у темной полевки Карелии, по-видимому, такая же, как у рыжей [Ивантер, Жигальский, 2000; Ивантер, 2008]. Размножение начинается, в зависимости от хода весны, в середине или самом конце апреля, т. е. в те же сроки, что и в других частях ареала [Заблоцкая, 1957; Грибова, 1959; Реймерс, 1966; Breed, 1969; Myllymaki, 1970, 1971; Марвин, Турьева, 1979; Ануфриев, 1994]. В марте семенники самцов имеют длину 8,5–9 мм, в апреле 8,8–10,7, в мае 10,6–12,2, в июне 12,2–15,6, в июле 9,8–12,4, в

Таблица 1. Состояние половой системы и участие в размножении самцов и самок темной полевки

Месяц	Число исследованных зверьков	Характеристика половой системы самцов			Доля самцов со сперматоге-незом, % от общего числа	Число самок			
		Длина семенника, мм	Длина семенных пузырьков, мм	Вес двух семенников, мг		бере-менных	кормя-щих	рожа-вших	без следов размно-жения
Зимовавшие									
Апрель	27	9,8 (8,8–10,7)	12,1 (9–13,8)	423 (295–565)	100	1	–	–	4
Май	39	11,5 (10,6–12,2)	14,0 (12,6–14,9)	742 (686–812)	100	2	1	–	–
Июнь	38	13,4 (12,2–15,6)	15,1 (11–18,6)	854 (350–1300)	100	13	3	4	–
Июль	41	11,5 (9,8–12,4)	13,5 (8–19,8)	636 (480–864)	100	19	5	4	–
Август	19	12,0 (11,4–12,6)	12,4 (7–14,5)	650 (510–720)	100	7	1	1	–
Прибылые ранние									
Июнь	58	8,3 (6,5–10,0)	5,3 (2,1–9,3)	297 (161–394)	35,7	22	3	3	11
Июль	180	9,2 (4,5–12,5)	10,2 (3,3–15,5)	480 (162–816)	60,9	63	7	11	10
Август	100	10,8 (8–12,6)	13,2 (6,9–17,5)	752 (535–1068)	86,8	54	5	11	1
Сентябрь-октябрь	49	6,2 (4,1–7,2)	4,1 (1,9–5,1)	173 (53–243)	16,7	12	12	13	1
Прибылые поздние									
Июль	64	7,6 (4,5–10,5)	5,3 (2,9–9)	285 (18–568)	12,5	2	–	1	13
Август	139	6,3 (2,7–10,9)	3,7 (0–7,8)	178 (32–391)	28,6	7	–	1	17
Сентябрь	149	6,2 (3,0–10,4)	4,2 (0–10)	436 (19–315)	10,9	3	1	5	18
Октябрь	107	3,0 (3,1–4,2)	–	65 (16–115)	0	2	1	4	32

августе 11,4–12,2, в сентябре 9,4–10,1. Приблизительно так же изменяется вес семенников и длина семенных пузырьков (табл. 1, рис. 1). В марте герминативный эпителий семенных канальцев находится в стадии пассивного сперматогенеза (появляются сперматоциты обоих порядков и сперматиды), а в апреле-мае у всех исследованных самцов отмечен активный сперматогенез: в семенных канальцах обнаружены зрелые сперматозоиды. Судя по размерам семенников и придаточных желез, способность к оплодотворению сохраняется у взрослых животных вплоть до сентября, но интенсивность сперматогенеза резко снижается.

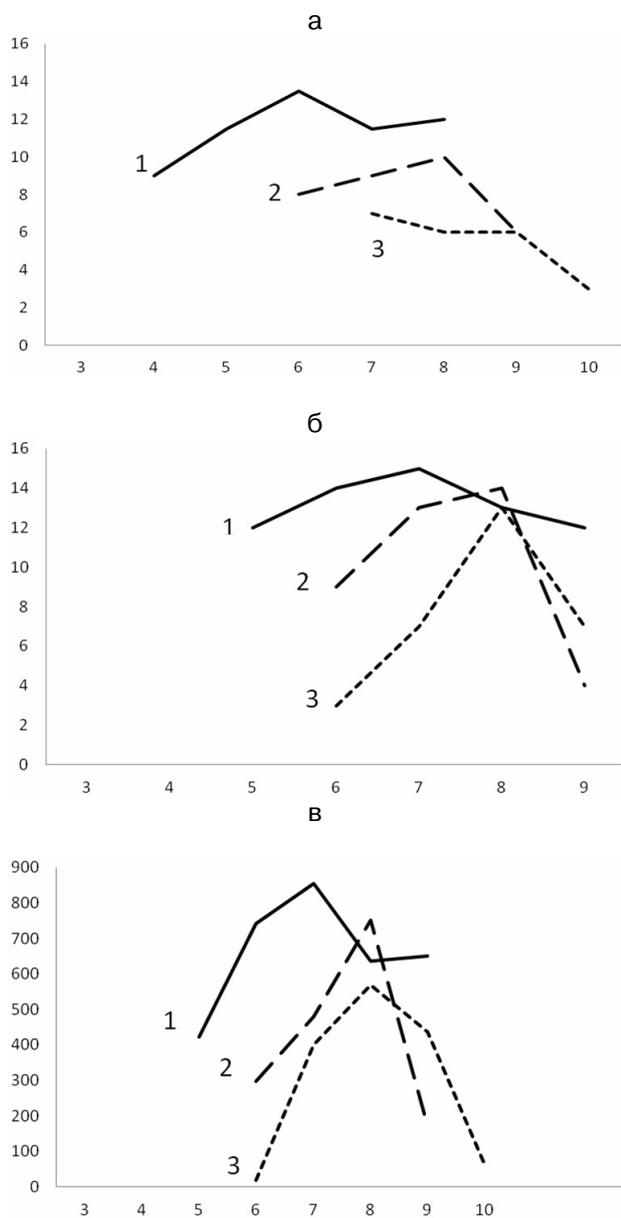


Рис. 1. Изменение длины семенника (а), семенных пузырьков (б) и веса двух семенников (в) у темных полевков разного возраста

Взрослые беременные самки отлавливались с конца апреля (самая ранняя дата 19.04.2002), а первые кормящие – в первой декаде мая (4.05.1989). В июне беременные самки составляли 74 %, а лактирующие – 13 % (см. табл. 1). У остальных самок (13 %) лактация совмещалась со второй беременностью. В июле-августе размножение зимовавших самок продолжается с прежней интенсивностью. В нем участвуют все особи данной возрастной группы, причем в июле они приносят третий, а в августе – четвертый выводок. В основном это заключение основывается на косвенных данных, поскольку плацентарные пятна исчезают у темных полевков довольно быстро и не позволяют судить о числе генераций. Учитывая продолжительность беременности, составляющую у этого вида 18 дней, а лактации – 14 дней [Breed, 1969], а также отсутствие в наших летних сборах взрослых самок без следов размножения, можно предполагать, что каждая зимовавшая самка, доживающая до конца репродуктивного периода, успевает принести за это время до четырех, а иногда и пяти пометов. Правда, это касается очень небольшого числа зверьков, поскольку основная их часть уже к концу июля вымирает и, соответственно, исчезает из уловов. В Финляндии самки дают за сезон до семи выводков с интервалом в 20 дней [Myllymai, 1970, 1971].

Первые молодые зверьки отловлены в последней декаде мая (самые ранние даты 23.05.1965, 28.05.1967, 27.05.1992 и 24.05.2002), причем уже во второй половине июня более 70 % сеголеток I генерации принимало участие в размножении (см. табл. 1), а одна из самок, добытая 27.06.1966, заканчивала кормление первого выводка и была уже беременна вторично. Вес их в это время достигает 19–36 г, а длина тела 86–100 мм. Прибылые II генерации появляются на свет в конце мая – начале июня и в июне еще не размножаются (вес 12–22,7 г). Размеры гонад и состояние герминативного эпителия свидетельствуют о начальной стадии гаметогенеза. Самки имеют тонкую девственную матку диаметром около 2 мм, длина рогов 10–16 мм, но в яичнике уже появляются крупные полостные фолликулы размером 0,6–0,8 мм. Вслед за этим наступает течка. Стенки матки набухают и утолщаются, появляется складчатость, половое отверстие расширяется, края его набухают и покрываются слизью. В июле среди самок этого возраста размножилось 50 % (первая беременная самка была добыта 3.07.1966), в августе – 90 %. Последние выявления беременных и кормящих

самок-сеголеток приходится на середину октября (12 и 18.10.1951). Зимовавшие самки заканчивают размножение на один-полтора месяца раньше.

В июне у молодых самцов II генерации (вес 16,7–22,5 г) длина семенников не превышает 7–8 мм, герминативный эпителий 1–3-рядный и в извитых канальцах отсутствуют зрелые сперматозоиды. В июле у них начинается активный сперматогенез (эпителий становится многослойным, в просвете канальцев масса сперматозоидов, длина семенников 9–12 мм, вес 400–730 мг), охватывающий до 50 % самцов. В августе сперматогенез отмечен у 74 %, а в сентябре – у половины прибылых самцов II генерации. Их вес к этому времени достигает 31–41 г.

Таким образом, прибылые полевки ранних выводков, родившиеся до середины июня, успевают принести за лето и осень один-два, а некоторые и три выводка, и участие их в размножении достигает 100 % (у самцов меньше). Сеголетки более поздних выводков (III и IV генерации) в год рождения обычно не созревают и начинают размножаться лишь весной следующего года. Из общего числа исследованных молодых самок данной возрастной группы (216 экз.) признаки размножения обнаружены только у 22 (10,2 %), причем большинство из них размножалось осенью. Приблизительно так же редко созревают в год рождения самцы поздних выводков. Из 334 молодых самцов этого возраста сперматогенез обнаружен лишь у 35, или 10,5 % (см. табл. 1).

Половое созревание молодых полевок связано со скоростью их роста. Зверьки первых выводков растут очень быстро, причем высокая скорость роста в равной мере характерна и для гнездового и для послегнездового периодов жизни (рис. 2). Это видно из сравнения начального веса полевок разных генераций. Средний вес зверьков первого и второго выводков в первый месяц их появления в уловах составлял 22,5 г, тогда как у сеголеток поздних выводков – 16,1 г. Тот же результат дает сравнение по минимальному весу. Самые мелкие сеголетки ранних выводков весили 11,9–19,5 г, а поздних генераций – 8,3–13,5. Следовательно, полевки ранних периодов рождения покидают гнездо при весе в среднем на 4–9 г больше, чем зверьки поздних выводков. Рост в послегнездовой период также зависит от времени рождения. Если самцы и самки I генерации за четыре месяца самостоятельной жизни прибавляют в весе в среднем 14,5 г, II генерации – 17,3 г, то III и IV – 9,9 и 6,0, т. е. растут в два-три раза медленнее (см. рис. 2).

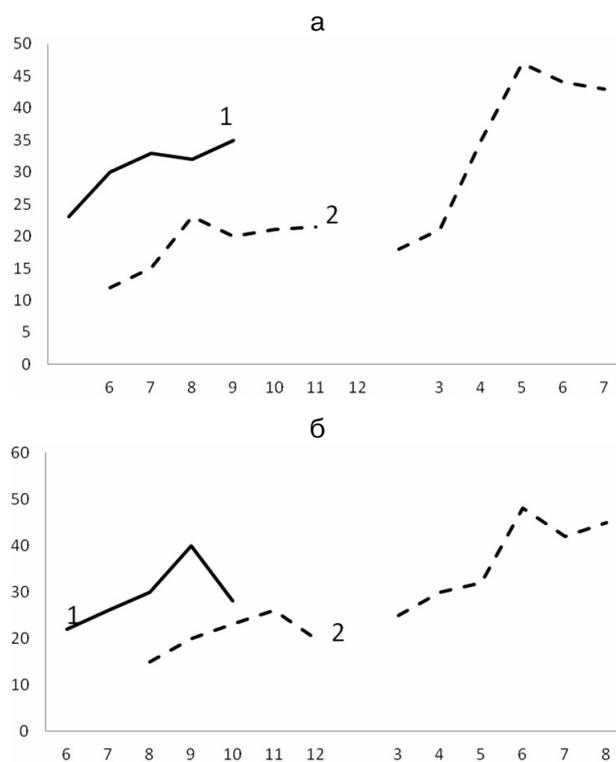


Рис. 2. Весовой рост самок (А) и самцов (Б) темных полевок разного времени рождения:

1 – ранние; 2 – поздние

Таким образом, в популяции темных полевок присутствует несколько сезонных генераций, различающихся скоростью роста и развития и степенью участия в размножении (табл. 2 и 3). Сеголетки ранних выводков развиваются очень быстро. Уже в месячном возрасте они становятся половозрелыми и поголовно размножаются в год рождения. Они обеспечивают рост населения к осени текущего года, поскольку во второй половине лета размножение популяции происходит в основном за их счет. Уже в июне 42–45 % размножающихся самок составляют сеголетки, в июле их почти 80, в августе – 85, в сентябре-октябре – 100 %. Отсюда следует, что зимовавшие особи дают не более четверти родившихся в данный сезон молодых полевок, а остальную массу прибылых приносят сеголетки ранних выводков. Это подтверждает следующий расчет. Если каждые 100 взрослых самок дадут за сезон 3 выводка по 7 детенышей в каждом, то всего они произведут 2100 молодых (без учета смертности прибылых и взрослых полевок). Из них два первых выводка, т. е. около 700 самок-сеголеток, созреют в год рождения и принесут не менее двух пометов из 5,5–6,0 детенышей в каждом, т. е. еще не менее 8000. Общее число прибылых составит, следовательно, около 10 100, из которых 79 % воспроизведут сеголетки ранних выводков.

Таблица 2. Участие в размножении самок темной полевки разного возраста (относительное количество размножающихся самок, % от общего числа самок данного возраста, отловленных за месяц)

Возрастная группа	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Всего с признаками размножения
Зимовавшие	100	100	100	100	–	–	100
Прибылые:							
ранние	–	70,6	92,4	92,3	57,1	29,1	68,3
поздние	–		16,6	16,6	15,4	10,2	14,7
Самки всех возрастов	100	85,3	69,7	69,6	36,2	19,6	61

Таблица 3. Возрастной состав размножающихся самок темной полевки (относительное количество самок разных возрастных групп, % от общего числа)

Месяц	Общее число размножающихся самок	Зимовавшие	Прибылые	
			ранние	поздние
Май	3	100	–	–
Июнь	36	38,9	61,1	–
Июль	83	25,3	74,7	–
Август	67	10,4	79,2	10,4
Сентябрь	13	7,7	69,3	13,0
Октябрь	10	–	30,0	70,0
За весь сезон размножения	212	21,7	70,3	8,0

Молодые, появившиеся на свет позднее (из июльских и августовских пометов зимовавших самок, а также потомство прибылых), за небольшим исключением созревают лишь после зимовки. Им также принадлежит важная роль в поддержании численности популяции. Составляя основу позднелетнего и осеннего поголовья, они определяют численность вида весной будущего года.

Сроки окончания размножения зависят от плотности популяции. В годы быстрого нарастания численности и максимальной осенней плотности (1957, 1963, 1966–1967, 1982, 1990, 2010) оно заканчивалось раньше, а при низких темпах репродукции и невысокой численности к концу сезона размножения (1949, 1958, 1960, 1965, 1972, 1979–1981, 1991–1996, 2000–2008) – позднее.

Размер выводка, судя по числу эмбрионов (табл. 4), колеблется от 2 до 10 и составляет в среднем $5,65 \pm 0,18$. Это несколько выше плодовитости вида в более южных районах (популяции, занимающие центральные части ареала) и близко к показателям для большинства северных (периферических) популяций [Грибова, 1959; Попов, 1960; Лапкин, 1963; Башенина, 1968; Большаков, 1969; Айрапетьянц, 1970; Ивантер, 1975; Ануфриев, 1994]. Относительно высокая плодовитость северных по-

пуляций широко распространенных видов призвана компенсировать повышенную здесь смертность зверьков и в конечном итоге способствует резкому увеличению их численности при благоприятных условиях, что в свою очередь ведет к расширению диапазона занимаемых биотопов и расширению ареала.

Показатель асимметрии распределения зимовавших самок по числу эмбрионов составляет, по нашим данным, 0,05, а у молодых – 0,06. Это говорит о стабилизации плодовитости на относительно высоком уровне и поддержании этого тренда отбором [Ивантер, 1975].

Плодовитость самок зависит от возраста и увеличивается вместе с ним (см. табл. 4). У прибылых самок поздних периодов рождения среднее число эмбрионов на одну самку равно 4,0; у самок II генерации – 5,1; I генерации – 5,6; у взрослых – 6,9. Размер выводка изменяется и по сезонам. У зимовавших самок он больше в июле и меньше весной и в конце лета, а у прибылых закономерно падает от начала лета к осени.

Эмбриональная смертность, рассчитанная по разности между средними показателями числа эмбрионов и числа плацентарных пятен, составляет у зимовавших самок 3,4 % (по эмбрионам средняя величина выводка 7,06; по плацентарным пятнам – 6,80). Прямые наблюдения дают близкие цифры. Резорбирующиеся зародыши

Таблица 4. Вариации величины выводка у темных полевков Карелии (1972–2011 гг.)

Месяц	Общее число беременных самок	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов										Среднее число эмбрионов на одну самку; в скобках – распределение по рогам матки (правый + левый)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Зимовавшие												
Май-июнь	23	1	–	–	3	3	3	8	3	–	2	6,4 ± 0,5 (3,4 + 3,3)
Июль	24	–	1	1	–	3	7	4	4	3	1	6,6 ± 0,3 (3,8 + 3,1)
Август	6	–	–	–	–	1	3	1	–	1	–	6,5 ± 0,6 (4,5 + 2,3)
Май-август	63	1	1	1	3	7	13	13	7	4	3	6,5 ± 0,2 (3,7 + 3,1)
Прибылые ранние												
Июнь	24	–	2	3	2	3	7	7	3	1	–	6,2 ± 0,4 (4,0 + 2,2)
Июль	77	–	1	2	10	26	17	9	7	3	2	5,8 ± 0,5 (3,2 + 2,3)
Август	68	1	3	4	18	14	14	10	1	2	1	5,3 ± 0,3 (2,8 + 2,4)
Сентябрь-октябрь	25	–	–	4	10	6	3	1	–	1	–	4,6 ± 0,5 (2,3 + 2,2)
Июнь-октябрь	194	1	6	13	40	59	57	27	11	7	–	5,7 ± 0,3 (3,0 + 2,2)
Прибылые поздние												
Август-октябрь	20	–	–	5	7	3	5	–	–	–	–	4,4 ± 0,5 (2,1 + 1,8)
Всего	277	4	7	19	50	69	75	40	18	11	3	5,65 ± 0,18 (3,09 + 2,56)

обнаружены у 5 из 43 (11,6 %) исследованных самок, у них рассасывалось 2,5 % зародышей (5 из 203). У прибылых I генерации отстающие в росте эмбрионы отмечены у 4 % самок (3 из 75) и общая доля резорбции составила 1,1 % (4 эмбриона из 365). У прибылых II генерации автолиз охватывает 10,8 % самок (4 из 37) и подсчет резорбирующихся зародышей дал величину 1,8 % (4 из 227). Почти такая же цифра получается при сопоставлении среднего числа эмбрионов (5,28) и плацентарных пятен (5,18) – 1,9 %. Подсчет резорбирующихся эмбрионов по рогам матки показывает, что эмбриональная смертность затрагивает в основном левый рог, где диспропорция между средним числом эмбрионов и плацентарных пятен в 5 раз больше. Этим можно объяснить некоторую неравномерность распределения эмбрионов по рогам матки: в правом их бывает несколько больше, чем в левом (см. табл. 4).

О масштабах постэмбриональной смертности молодых в первые дни жизни дают представление следующие показатели. Средний размер выводка с еще слепыми детенышами оказался равен (по 13 гнездам) 5,51 (от 3 до 11), а с уже прозревшими и самостоятельно передвигающимися (9 гнезд) – 4,8 (3–8). Если принять средний выводок при рождении равным 6,04 (осенние выводки из расчета исключены), то в первую половину гнездовой жизни гибнет около 9, а во вторую – 13 % детенышей. Общая смертность молодых за время нахождения в гнезде составляет, по этим данным, около 18 %. Однако на самом деле она гораздо выше, поскольку мы не учитываем выводки, гибнущие целиком.

Интенсивность и сроки размножения темной полевки меняются по годам в зависимости от

метеорологических условий и исходной численности популяции. При этом главной переменной является не разовая плодовитость самок и даже не степень участия взрослых в размножении, а скорость полового созревания молодняка, число и размер выводков, которые успевают принести за сезон репродукции зимовавшие и прибылые самки. В годы с ранней весной, особенно если они следуют за длительной депрессией численности (1951, 1957, 1963, 1966, 1970, 1974, 1982, 1986, 1990, 2001 и 2009), размножение начинается рано и в первых (основных) фазах проходит весьма интенсивно. В нем, помимо взрослых животных, самое активное участие принимают молодые ранних периодов рождения. К концу июня молодые зимовавшие самки успевают принести по два выводка, а прибылые – по одному; в июле они дают еще один помет. В результате численность популяции резко возрастает, что вызывает компенсаторное включение авторегуляторного торможения репродукции. Поэтому, если размножение начинается рано и проходит активно, оно, как правило, и рано заканчивается. Наоборот, в годы с поздней весной и поздним началом размножения, особенно при высокой исходной численности весеннего поголовья, размножение полевков завершается поздно и характеризуется низкой интенсивностью и особенно слабым участием в нем прибылых животных. Ярким примером могут служить 1953–1956, 1958–1962, 1968–1975, 1992–2000 и 2002–2008 гг. Отличительной чертой этих депрессионных лет было, с одной стороны, значительное сокращение числа выводков у зимовавших и ранних прибылых самок, вследствие чего численность популяции возрастала к осени очень медленно, почти без участия в размноже-

нии прибылых, а с другой – затянутое позднее размножение популяции, проходившее с некоторым участием самок III и даже IV генераций.

Обратная связь между интенсивностью весеннего и осеннего размножения темных полевков проявляется достаточно отчетливо. Позднее и вялое весенне-летнее размножение обуславливает низкую численность популяции во второй половине лета, что в свою очередь стимулирует позднее размножение, в известной мере компенсирующее превалирование смертности над рождаемостью и способствующее сохранению популяции к весне следующего года. Налицо популяционная авторегуляция численности, механизм которой представляется нам следующим образом. При низкой весенней плотности популяции размножение ее разблокировано, начинается рано и проходит с большой интенсивностью. Это приводит к резкому подъему численности к концу лета, и в ответ на высокую плотность населения включаются механизмы, тормозящие осеннее размножение. При благоприятных условиях зимовки численность весеннего поголовья на следующий год остается высокой, в связи с чем размножение блокируется, проходит в более поздние сроки и с низкой интенсивностью. Следствием этого оказывается снижение плотности популяции в августе, стимулирующее позднее размножение. Вся эта цепь явлений находится под контролем не только плотности популяции, но и внешних факторов. Ранняя, теплая весна, определяя активное весеннее размножение, вызывает эффект, аналогичный действию низкой исходной плотности. С другой стороны, метеорологические условия могут вмешиваться в действие авторегуляторных механизмов и изменять их направление. Например, в 1967 г., несмотря на высокую исходную численность поголовья, весеннее размножение, протекавшее в исключительно благоприятных условиях, началось рано и проходило очень активно. Благоприятная весна оказала в этом случае решающее влияние на воспроизводство популяции. Точно так же и позднее осеннее размножение происходит только в том случае, когда помимо низкой численности ему способствуют благоприятные внешние условия, увеличивающие «емкость угодий».

Резюмируя все вышеизложенное, следует еще раз подчеркнуть, что численность популяции темных полевков определяется комплексом взаимосвязанных экзогенных и эндогенных (внутрипопуляционных) факторов, каждый из которых отвечает за разные этапы движения численности. Благоприятные внешние (и прежде всего весенние) условия стимулируют раз-

множение и определяют подъем численности, а внутривидовые – тормозят размножение и вызывают депрессию. Вместе с тем неблагоприятные внешние условия могут усугубить авторегуляторное торможение, а авторегуляция – заблокировать влияние благоприятной весны. Организация популяции (в широком понимании К. Петрусевича [Petruszewicz, 1966]) выступает в этом случае в качестве посредника и смягчающего буфера, воспринимающего, преломляющего и интегрирующего действие внешних условий на популяцию полевков, и обеспечивает тем самым ее относительную стабильность и целостность.

Сезонная динамика возрастного состава популяции темной полевки характеризуется следующими особенностями (рис. 3, табл. 5). В марте-мае улов состоит исключительно из перезимовавших взрослых особей, относящихся к поздним (III и IV генерации) выводкам прошлого года. В самом начале июня появляются сеголетки, доля которых равномерно увеличивается к осени (в %): в июне – 69,8; июле – 84,3; августе – 90,6; сентябре – 98; октябре-декабре – 100.

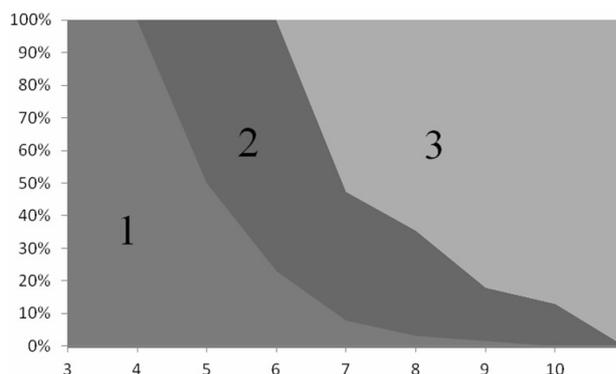


Рис. 3. Сезонные изменения возрастного состава популяции темной полевки по данным отлова: 1 – зимовавшие; 2 – прибылые ранние; 3 – прибылые поздние

Выше уже говорилось о том, что разные сезонные генерации полевков различаются скоростью роста, сроками полового созревания и различным участием в размножении. К этому можно добавить, что и продолжительность их жизни неодинакова. Наиболее быстро развивающиеся зверьки I и II генераций (родившиеся до середины июня) имеют самый короткий срок жизни (3–4 месяца) и вымирают от раннего физиологического старения одновременно с перезимовавшими. В первые два месяца они растут особенно интенсивно (этот процесс сопровождается заметным увеличением тимуса), а в дальнейшем рост замедляется (см. рис. 2) и тимус исчезает. Зверькам этих возрастных групп принадлежит ведущая роль

Таблица 5. Возрастной и половой состав популяции темной полевки в Карелии по данным учетов в 1958–2012 гг.

Месяц	Число прибылых ранних выводков			Число прибылых поздних выводков			Число зимовавших			Общее число зверьков	Относительное количество зверьков (% от общего числа)		
	абс.	из них самцы, %	х□	абс.	из них самцы, %	х□	абс.	из них самцы, %	х□		зимовавших	прибылых ранних	прибылых поздних
Март	–	–	–	–	–	–	3	66,6	0,3	3	100	–	–
Апрель	–	–	–	–	–	–	10	70,0	1,6	10	100	–	–
Май	–	–	–	–	–	–	9	66,6	1,0	9	100	–	–
Июнь	30	46,6	0,5	–	–	–	13	46,2	0,1	43	30,0	70,0	–
Июль	102	73,5	22,6	37	64,8	1,5	26	72,0	2,2	165	15,7	61,8	22,5
Август	45	57,8	1,1	61	67,2	7,2	11	54,5	0,1	117	9,4	38,6	52,0
Сентябрь	15	46,7	0,1	72	73,6	16,1	2	100	2,0	89	2,2	16,9	82,9
Октябрь	12	41,7	0,3	78	51,3	0,05	–	–	–	90	–	13,2	86,8
Ноябрь	–	–	–	1	100	1,0	–	–	–	1	–	–	100
Декабрь	–	–	–	14	21,4	4,6	–	–	–	14	–	–	100
Всего	204	62,2	13,2	263	61,6	14,8	74	64,4	6,7	541	13,7	31,7	48,6

в поддержании численности популяции. Их потомство составляет основу позднелетнего поголовья, от численности и состояния которого зависит плотность населения вида весной следующего года. Вместе с тем полевки раннего рождения характеризуются повышенной смертностью [Шварц, 1959; Шварц и др., 1964; Chitty, 1964]. Это можно отнести на счет перенапряжения обменных процессов в связи с быстрым ростом и развитием [Ивантер и др., 1985], а также с активным участием в размножении, но, возможно, связано с ранним физиологическим старением весенних поколений грызунов [Шварц и др., 1964].

Совершенно иная картина вырисовывается при изучении зверьков, родившихся во второй половине лета. Темп их роста гораздо ниже, и к осени они достигают лишь немногим более половины веса зверьков первых весенних генераций. Зимняя смертность полевок позднего рождения незначительна. Возможно, мелкие размеры и физиологическая (в том числе и половая) незрелость зверьков этих генераций делает их более стойкими к неблагоприятным зимним условиям. Но имеет значение и то, что зимой создается более стабильная экологическая обстановка, способствующая успешному перезимовыванию животных. В течение зимы полевки не растут и не развиваются, но весной у них начинается бурный рост, в результате которого за два месяца (с апреля по июнь) они почти удваивают свой вес (с 23–30 до 50–52 г). Почти одновременно с возобновлением роста зимовавших полевок происходит половое созревание, и они приступают к размножению. Последний взрослый самец добыт 6.09.1964. Следовательно, максимальная продолжительность жизни у зверьков позднелетнего рождения достигает 13–14 месяцев. В результате быстрого отмирания зимовавших полевок и зверьков первых (весенне-летних) поколений

осенне-зимняя популяция в высшей степени однородна и состоит из прибылых, родившихся во второй половине лета и осенью. Эта популяция перезимовывает, весной дает первое, а затем и последующие поколения молодых и в конце лета и осенью полностью вымирает.

Рассмотренные особенности возрастной структуры населения темной полевки имеют важное адаптивное значение. Возрастная полиморфность популяции способствует ее целостности, устойчивости к широкому диапазону разнообразных условий и предохраняет популяцию от гибели в случае серьезных, но кратковременных неблагоприятных воздействий. При значительном уроне, нанесенном одной из генераций, другая способна восполнить этот ущерб более быстрым созреванием и интенсивным размножением. Вместе с тем скорость развития и роста животных не фиксирована строго наследственно и может сильно варьировать, в том числе и приспособительно [Шварц и др., 1964]. При низкой численности популяции процесс раннего полового созревания может захватывать большую долю молодых полевок, а при переуплотнении – меньшую. Таким образом, интенсивность созревания и размножения молодняка служит главным регулятором численности популяции при изменении ее плотности и воздействии внешних факторов.

Соотношение полов, если судить по отловленным животным, существенно изменяется в пользу самцов (см. табл. 5). Это наблюдается во всех возрастных группах, в том числе и у прибылых поздних периодов рождения. Последнее обстоятельство не позволяет отнести указанную диспропорцию на счет различной подвижности зверьков разного пола в связи с размножением. Возможно, количественное доминирование самцов имеет место не только в уловах, но и в популяции и является адаптивным ответом на

ситуацию высокой численности (основная часть коллекционных сборов, естественно, относится именно к таким периодам). Однако четкой картины здесь не наблюдается. В группе полевых ранних выводков (I и II генерации) в годы высокой численности самцы составляли 64,9 %, а в годы низкой численности – 57,5 %. У зверьков поздних выводков соотношение обратное: в годы высокой численности самцов 60,0 %, в годы низкой – 63,1 %. У зимовавших полевых преобладание самцов особенно заметно в годы низкой численности (76,0 % против 53,6 %). Отмеченные соотношения можно объяснить преимущественной гибелью самцов (у молодых поздних выводков) и увеличением их рождаемости (у ранних прибылых) по мере роста численности популяции. Эти процессы обнаружены в замкнутых лабораторных и диких популяциях грызунов многими авторами [Максимов, 1948; Brown, 1953; Southwick, 1955; Hoffman, 1958; Сахно, 1959; Petruszewicz, 1960; Кубанцев, 1972] и чаще всего рассматриваются в качестве одного из механизмов адаптивной регуляции численности. Что же касается зимовавших полевых, то у них возрастание отлова самцов в годы низкой численности, очевидно, связано с увеличением активности в период размножения. При низкой плотности популяции размеры индивидуальных участков у самок увеличиваются, они более разобщены, и самцам в поисках партнера для спаривания приходится передвигаться гораздо больше, чем в годы высокой численности.

Литература

- Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны // В кн.: Звери Ленинградской области. Л. 1970. С. 134.
- Ануфриев В. М. Темная (пашенная) полевка // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II, ч. 1. СПб.: Наука, 1994. С. 254–263.
- Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. пед. ин-та, 1968. Т. 52. С. 3–44.
- Большаков В. Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 71. Свердловск. 1969.
- Грибова З. А. К экологии пашенной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Тр. ВНИИОЗ. М., 1959. Вып. 18.
- Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедн. Т. 1. М. 1957.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Ивантер Э. В. К изучению популяционной организации политипического вида на северном пределе ареала (на примере рыжей полевки) // Уч. Зап. ПетрГУ. 2008. № 1. С. 39–64.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 8. С. 976–990.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. А. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Кубанцев Б. С. О половом составе популяций у млекопитающих // Журн. общ. биол. 1972. Вып. 33. Ч. 2.
- Лапинец И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига. 1963.
- Максимов А. А. О соотношении полов в популяции серой полевки (*Microtus arvalis* Pallas) // Изв. АН СССР. Сер. биол. М., 1948. Т. 1.
- Марвин М. Я., Турьева В. В. Млекопитающие Коми АССР // Фауна Урала и европейского Севера. Свердловск, 1979. С. 133–144.
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань. 1960. 468 с.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири // М.-Л.: Наука, 1966. 420 с.
- Сахно И. И. Влияние агротехнических мероприятий на соотношение полов и плодовитость некоторых мышевидных грызунов на полях Луганской области // Зоол. журн. 1959. Т. 38. № 12. С. 1856–1868.
- Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевых на Крайнем Севере // Мат-лы по фауне Приобского Севера и ее использованию. 1959. С. 304.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. 1964. Т. 25. С. 417–433.
- Breed W. G. Oestrus and ovarian histology in the lactating vole (*Microtus agrestis*) // J. Reproduct. and Fertility. Vol. 18. 1969.
- Brown R. Z. Social behavior, reproduction and population changes in the house mouse (*Mus musculus* L.) // Ecol. monogr. Vol. 23. 1953.
- Chitty D. Animal numbers and behaviour // Fish and Wildlife. 1964. Vol. 30. P. 267–280.
- Hoffman R. S. The role of reproduction and mortality in population fluctuations of voles (*Microtus*) // Ecol. monogr. Vol. 28. 1958.
- Myllymaki A. Population ecology and its application to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO Public Series A 58. 1970.
- Myllymaki A. Introduction to population ecology and its applications to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO Public Series A 63. 1971.
- Petruszewicz K. Some regularities in Male and Female numerical dynamic in mice populations // Acta theriol., 4.8. 1960.
- Southwick C. H. Regulatory mechanism of House mouse populations: social behavior affecting litter survival // Ecology. 1955. Vol. 36.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивантер Эрнест Викторович

декан эколого-биологического факультета, зав. кафедрой зоологии и экологии, член-корр. РАН, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185000
эл. почта: ivanter@petsu.ru

Леонтьев Иван Алексеевич

аспирант кафедры зоологии и экологии
эколого-биологического факультета
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185000
эл. почта: falco_87@mail.ru

Ivanter, Ernest

Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185000 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ivanter@petsu.ru

Leontiev, Ivan

Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185000 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: falco_87@mail.ru