

УДК 599.742.2:001.4

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (*P. CLETHRIONOMYS*) ВЕРХОВЬЕВ КОЛЫМЫ (р. Буянда)

*А. Н. Лазуткин, А. В. Ямборко, С. В. Киселев*

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан  
E-mail: alazut@ibpn.ru*

Впервые в верховьях Колымы (р. Буянда) проведен длительный мониторинг (2002–2010 гг.) динамики численности и изменчивости демографических показателей двух видов лесных полевок: красной (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) и красно-серой (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846). Фазы депрессии, роста и пика численности сменялись последовательно и синхронно у обоих видов, составляя полный 3-летний цикл. Отсутствовала фаза спада численности. Важными регуляторами численности являлись зимняя выживаемость и степень участия сеголеток в размножении. Другие демографические показатели (длительность репродуктивного периода, плодовитость, половозрастная структура популяции) также оказывали влияние на численность животных, но не вносили существенных изменений в структуру цикла. Из внешних факторов, регулирующих смертность полевок, большое значение имели подснежные климатические условия зимнего периода. Общий ход популяционной динамики лесных полевок в изучаемом районе можно охарактеризовать как циклический. В целом динамика численности сходна с таковой в Северном Приохотье и от исследованных ранее других районов континентального Северо-Востока Сибири существенно отличается более высокими показателями.

**Ключевые слова:** верховья Колымы, лесные полевки, популяционная динамика, демографические показатели.

В северной части лесной зоны Голарктики продолжительные наблюдения за популяциями лесных полевок проводились в различных частях ареала (Kalela, 1957, 1962; Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Ивантер, 1975; Fuller, 1977; Pruitt, 1968; Stenseth, 1985; Ивантер, Жигальский, 2000; Бобрецов, Куприянова, 2002; Окулова, Катаев, 2003; Boonstra, Krebs, 2006; Бобрецов, 2009). Имеющиеся данные по динамике численности лесных полевок в восточном секторе Субарктики, за исключением Северного Приохотья, ограничиваются относительно короткими (5–7-летними) временными рядами (Чернявский, Короленко, 1979; Курышев, Курышева, 1988; Чернявский, Лазуткин, 1985, 2004; Чернявский и др., 2007). В настоящей работе приводятся результаты 9-летних наблюдений за популяционной динамикой и демографией красной и красно-серой полевок в таежной зоне верховьев р. Колыма (бас. р. Буянда).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводились в 2002–2010 гг. ежегодно с июня по сентябрь в бас. р. Буянда (62°30' с. ш. и 153°20' в. д.), впадающей в р. Колыму в ее верхнем течении. Исследова-

ния велись в трех типичных для данного района биотопах: редкостойном лиственничном, пойменном лиственничном и тополево-ивово-чозениевом лесах и охватывали территорию в радиусе примерно 3 км. Подробная характеристика биотопов и природных условий района исследований приведена в нашей работе (Чернявский и др., 2007).

Учеты относительной численности полевок проводились на стандартных ловушко-линиях из 25–50 давилок с приманкой, расстояние между ними 5 м. Учетные данные включали зверьков, пойманных в течение первых двух суток отлова. Годовая численность каждого вида рассчитывалась как отношение всех отловленных полевок по всем биотопам с июня по сентябрь к общему количеству отработанных ловушко-суток за этот период. Возраст грызунов определялся по развитию коренных зубов и состоянию генеративной системы (Тупикова и др., 1970).

Оценка относительной продуктивности зимовавших и прибылых самок производилась путем подсчета эмбрионов и плацентарных пятен у всех размножающихся самок для каждой возрастной группы. Сроки размножения устанавливались по степени развития эмбрионов у первых отловленных беременных самок в начале сезона размножения и у последних – в его конце.

Показатель выживаемости в силу методических сложностей наиболее трудно поддается изучению. Мы оценивали его косвенным путем – отношением июньской численности перезимовавших полевков к численности особей-сеголеток в сентябре минувшего года. Рассчитанные таким образом показатели выживания выражены в процентах.

Всего поймана и проанализирована 3481 красная и 2291 красно-серая полевка. Синхронная регистрация температуры окружающего воздуха и температуры под снегом с октября по апрель в упомянутых биотопах велась непрерывно пятью электронными датчиками-логгерами, которые позволяли автоматически с точностью до 0,2°С измерять температурные показатели с часовой регулярностью. Данные о высоте снежного покрова взяты из сводок ближайшей метеостанции в пос. Сеймчан Магаданской области.

Статистическая обработка данных выполнена на компьютере с использованием программы Statistica 6.0. Анализ корреляционной связи признаков проводили с помощью непараметрического коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). С помощью углового преобразования Фишера (φ) сравнивали доли. Для оценки различий в соотношении полов использовали критерий Пирсона ( $\chi^2$ ). Для выявления различий в группах применяли критерий Краскеля – Уоллиса (K.-W. ANOVA). Значения считались достоверными при уровне значимости менее 0,05% ( $p < 0,05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Динамика численности.

Как показали наши исследования (Чернявский и др., 2007), сезонная и годовая изменчивость численности популяций *Cl. rutilus* и *Cl. rufocanus* во всех трех биотопах происходила синхронно, незначительно отличаясь у обоих видов относительными показателями. Выявленная тенденция сохранилась в дальнейшем ( $r = 0,63$ ;  $n = 9$ ;  $p > 0,05$ ). Данные относительных среднемесячных учетов красной и красно-серой полевков, усредненные по всем биотопам, проиллюстрированы на рис. 1.

Популяция красной полевки, находясь на стадии роста в 2002 г., в 2003 г. достигла пика, который, минуя фазу депрессии, продолжился и в 2004 г. Следу-

ющий популяционный цикл (2005–2007 гг.) полевков этого вида характеризовался последовательной сменой фаз депрессии (2005 г.), роста (2006 г.) и пика численности (2007 г.). Очередной цикл (2008–2010 гг.) повторил предыдущий, отличаясь лишь показателями численности в 2010 г. – на стадии пика. Показатели сезонного пика в разные годы колебались от 9,0 экз. на 100 ловушко-сут в 2005 г. до 50,0 экз. – в 2003 г., т. е. амплитуда изменчивости показателей численности у красной полевки в эти годы составила около 5,5 крат, будучи сходной с таковой у других колымских и приохотской популяций. Суммарные же показатели относительного учета красной полевки в исследованном районе существенно превышали данные в колымском бассейне на рр. Омолон и Кулу (Чернявский, Короленко, 1979; Кривошеев, Гутин, 1985).

Динамика численности красно-серой и красной полевки с некоторыми небольшими отличиями была сходной (см. рис. 1). Следует отметить глубокую фазу депрессии у *Cl. rufocanus*, начавшуюся, по-видимому, зимой 2002 г. и длившуюся до середины лета 2003 г. Во второй половине 2003 г. произошло существенное увеличение численности, после чего плотность популяции достигла пиковых значений (2004 г.). Далее численность красно-серой полевки изменялась синхронно с красной, т. е. популяция прошла последовательно два 3-летних цикла (2005–2007 гг. и 2008–2010 гг.), отличаясь лишь более низкими в сравнении с *Cl.*

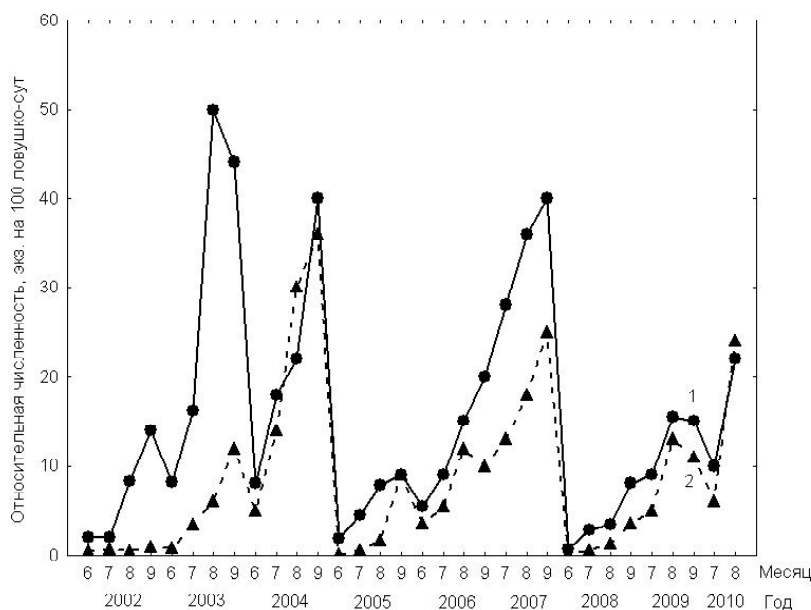


Рис. 1. Динамика численности красной (1) и красно-серой (2) полевков в долине р. Буянда в 2002–2010 гг. (по средним месячным данным, усредненным по всем биотопам)

Fig. 1. Population dynamics of the northern red-backed (1) and the grey-sided (2) voles in the valley of the Buyunda R. in 2002–2010 (according to average monthly data averaged by all biotopes)

*rutilus* количественными показателями. Размах годовых колебаний численности между сезонными пиками 2002 г. (0,9 экз. на 100 ловушко-сут) и 2004 г. (36,0 экз. на 100 ловушко-сут) составил 40 крат. Относительная численность *Cl. rufocanus* существенно превышала таковую в других районах Колымы и была сопоставима с численностью красно-серой полевки в Северном Приохотье (Чернявский, Лазуткин, 2004). То есть красно-серая полевка являлась доминантом красной. Данная особенность в континентальной части региона выявлена впервые.

Обращает на себя внимание тот факт, что в циклах буюндинских популяций лесных полевок отсутствовала фаза спада численности. Выпадение этой стадии цикла в природных популяциях мелких грызунов отмечалось и другими авторами (Krebs, Myers, 1974; Чернявский, Ткачев, 1972; Жигальский, Кшнясев, 2000; Кшнясев, Давыдова, 2005).

Для подтверждения циклического характера динамики численности полевок нами был рассчитан индекс цикличности (по: Henttonen et al., 1985). Для красной полевки он составил 0,48, для красно-серой – 0,49. Судя по этим значениям, флуктуации численности обоих видов полевок цикличны или близки к таковым (пороговое значение индекса условно принято равным около 0,5). Спектральный анализ (Фурье) подтвердил четко выраженную сезонную (однолетнюю) и годовую (3-летнюю) цикличность у обоих видов полевок. Причем максимум спектральной плотности сосредоточен на годовых циклах. Согласно биологической трактовке феномена цикличности (Chitty, 1960; Krebs, Myers, 1974), оба изученных вида полевок в исследованном районе Колымы относятся к грызунам, подверженным циклическим колебаниям численности.

**Продолжительность репродуктивного периода.** Продолжительность репродуктивного периода буюндинских популяций красной и

красно-серой полевок представлены в табл. 1.

Эти данные свидетельствуют, что сроки вступления в размножение у *Cl. rutilus* и *Cl. rufocanus* варьировали в разные годы в пределах 3 недель, сроки окончания – в пределах 4,5 недель. Общая длительность репродуктивного периода составляла до 18 недель. Большинство экологов считает, что начало размножения у мелких грызунов зависит от погодных условий весны и плотности перезимовавшей популяции (Gotfrey, 1955; Kalela, 1957; Кошкина, Коротков, 1975; Чернявский, Короленко, 1979).

Раннее прекращение размножения часто связывают с высокой летней плотностью популяции. Как показали наши специальные исследования по оценке весенних условий, майская температура на р. Буюнде в разные годы была примерно одинаковой и снеготаянье проходило практически в одни и те же сроки. Мы сопоставили сроки начала размножения с температурами в апреле (см. табл. 1), когда начинается интенсивное увеличение массы зверьков. Можно видеть, что средняя температура в апреле существенно колебалась в разные годы и наиболее холодными оказались 2006 и 2010 г. (соответственно -12,2 и -13,3°C). Начало размножения обоих видов полевок в эти годы в сравнении с большинством других лет оказалось отсроченным (третья декада мая). Настолько же запоздалое размножение у зверьков обоих видов при незначительном отклонении средней температуры апреля от таковой в среднем за все годы мы наблюдали в 2007 г., что, на наш взгляд, было связано с очень высокой весенней численностью. Варьировали и сроки окончания размножения. Это происходило, по видимому, вне зависимости от погодных и трофических условий бесснежного периода, которые в начале осени в районе наших работ во все годы были относительно стабильными. Размножение в годы высокой численности обоих

Таблица 1. Продолжительность периода размножения лесных полевок в бас. р. Буюнда в 2002–2010 гг.:  $T_a$ , °C – средняя месячная температура окружающего воздуха в апреле  
Table 1. Duration of the red-backed voles breeding period in the Buyunda R. basin in 2002–2010:  $T_a$ , °C – average monthly air temperature in April

Год	$T_a$ , °C	Красная полевка			Красно-серая полевка		
		Начало	Окончание	Продолжительность, дни	Начало	Окончание	Продолжительность, дни
2002	–	15.05	06.09	115	15.05	30.08	108
2003	-6,7	09.05	11.09	126	15.05	31.08	109
2004	-6,1	14.05	07.09	117	07.05	23.08	109
2005	-3,8	12.05	17.09	129	11.05	08.09	121
2006	-12,3	26.05	09.09	107	21.05	01.09	104
2007	-6,6	26.05	20.08	87	20.05	26.08	99
2008	-8,9	19.05	15.09	120	07.05	02.09	119
2009	-5,2	12.05	11.09	122	11.05	04.09	116
2010	-13,3	22.05	16.08	87	27.05	23.08	88

Примечание. Прочерк – нет данных.

видов заканчивалось, как правило, в августе, а в годы депрессии и роста – в сентябре (см. табл. 1).

Таким образом, начало размножения буяундинских популяций обоих видов лесных полевков зависело от весенних метеословий и исходной численности зверьков, а его окончание – от показателя итоговой численности. Общая продолжительность репродуктивного сезона оказывала влияние только на количественные показатели численности и не изменяла структуры цикла.

**Интенсивность размножения.** Торможение полового созревания сеголеток в периоды высокой численности и, напротив, его ускорение при разреженной плотности популяции – явления хорошо известные и неоднократно описанные для мелких млекопитающих (Kalela, 1957; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Чернявский, Лазуткин, 2004; и др.). Наши данные убедительно подтвердили этот вывод. На рис. 2 приведены результаты, иллюстрирующие изменчивость интенсивности размножения сеголеток красной и красно-серой полевков.

В годы низкой численности зверьков обоих видов (2002, 2005, 2008) доля участвующих в размножении самцов среди сеголеток была наиболее высокой и составила соответственно для красной полевки 57, 56,8, 52%, для красно-серой – 40,8, 46,4, 32,9%.

Включение в размножение прибылых самок в эти годы варьировало у красной полевки в пределах 29,6–51%, у красно-серой – 22,6–37,7%. При высокой численности обоих видов (2004, 2007, 2010 гг.) значение этого показателя для самцов-сеголеток красной полевки снизилось до 0,4–1,5%, у самок – до 0,5–12,2%. У самцов и самок красно-серой полевки соответственно до 2,1–8,8% и 9–14,3%.

В годы максимальной численности, как это наблюдалось в популяции красной полевки в 2004 и 2007 г., размножение сеголеток оказа-

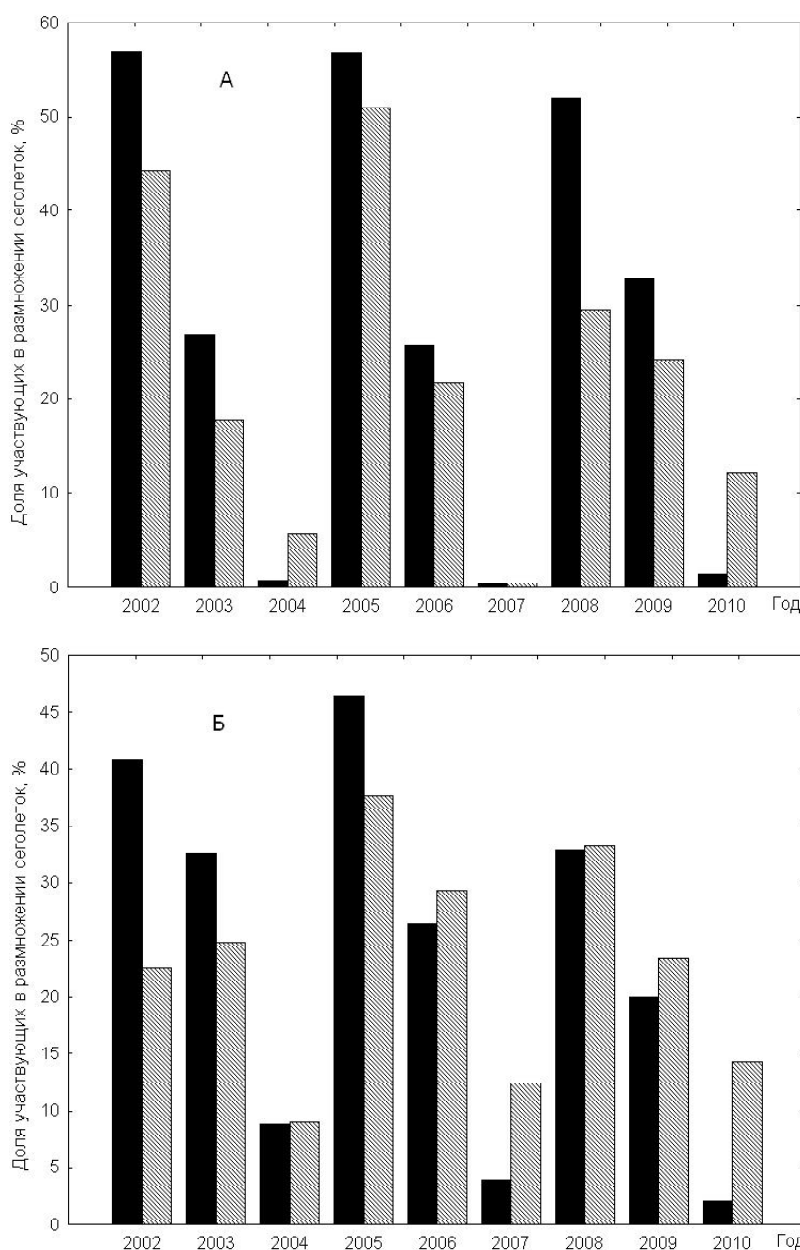


Рис. 2. Половое созревание сеголеток в популяциях красной (А) и красно-серой (Б) полевков в бас. р. Буянда в 2002–2010 гг.: черное – самцы, заштрихованное – самки

Fig. 2. Sexual maturation of the yearlings in the northern red-backed (A) and the grey-sided (B) voles populations in the basin of the Buyunda R. in 2002–2010: black – males, shaded – females

лось практически «заблокированным». Для каждого вида была выявлена достоверная отрицательная коррелятивная связь между количеством участвующих в размножении сеголеток и численностью животных. Для самцов красной и красно-серой полевков коэффициенты корреляции составили соответственно  $r = -0,58$  ( $p < 0,05$ ) и  $r = -0,88$  ( $p < 0,01$ ), для самок –  $r = -0,88$  ( $p < 0,01$ ) и  $r = -0,72$  ( $p < 0,05$ ).

Также мы оценили вклад отдельных возрастных групп – перезимовавших и размножающихся самок-сеголеток – в увеличение численности

Таблица 2. Изменчивость величины выводка у лесных полевков в бас. р. Буюнда в 2002–2010 гг. (по количеству эмбрионов и плацентарных пятен)

Table 2. Variability of the red-backed voles litter size in the Buyunda R. basin in 2002–2010 (by the numbers of embryos and placental spots)

Год	Красная полевка				Красно-серая полевка			
	Зимовавшие		Сеголетки		Зимовавшие		Сеголетки	
	Экз.	M±m Min÷Max	Экз.	M±m Min÷Max	Экз.	M±m Min÷Max	Экз.	M±m Min÷Max
2002	16	7,7±0,3 5÷11	28	7,5±0,3 5÷11	6	7,3±0,2 7÷8	13	7,1±0,4 4÷9
2003	67	7,3±0,2 1÷12	41	6,6±0,2 4÷9	18	7,4±0,4 5÷12	41	6,0±0,1 4÷7
2004	82	6,7±0,1 2÷10	9	6,7±0,4 5÷9	67	7,2±0,2 4÷12	20	5,8±0,2 3÷8
2005	20	7,2±0,3 2÷9	61	7,4±0,2 4÷12	11	6,8±0,3 5÷8	30	5,8±0,3 2÷9
2006	27	7,5±0,3 5÷10	31	7,2±0,3 5÷11	2	9,5±0,5 9÷10	26	6,0±0,4 4÷13
2007	121	6,7±0,1 4÷12	2	6±0 6÷6	32	6,8±0,3 4÷10	13	5,4±0,2 4÷7
2008	16	7,6±0,5 4÷11	43	7,4±0,3 1÷10	5	6,4±0,2 6÷7	23	6,2±0,4 2÷11
2009	14	7,4±0,4 5÷10	34	6,8±0,2 2÷9	9	7,6±0,4 6÷9	30	6,9±0,2 3÷8
2010	13	6,7±0,3 5÷8	6	6,3±0,5 5÷8	20	7,2±0,3 5÷10	15	6,1±0,5 5÷12

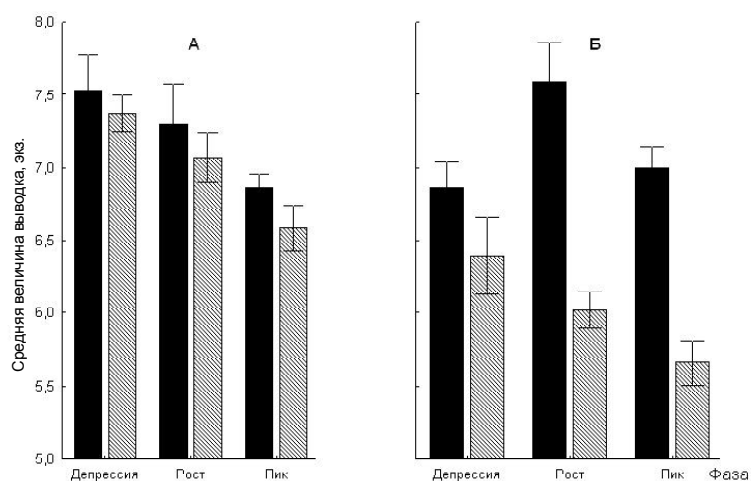


Рис. 3. Изменение средней величины выводка у красной (А) и красно-серой (Б) полевков в зависимости от фазы популяционного цикла в бассейне р. Буюнда в 2002–2010 гг.: черное – зимовавшие, заштрированное – сеголетки

Fig. 3. Variability of the average litter size in the northern red-backed (A) and the grey-sided (B) voles in the basin of the Buyunda R. in 2002–2010, depending on the population cycle phase: black – overwintered animals, shaded – yearlings

полевков. В годы высокой численности обоих видов (2004, 2007, 2010) вклад в приращение численности популяции, перезимовавшей группой, составил у красной полевки 90,4, 98,5, 69,6%, у красно-серой – 80,7, 74,7, 57,9%. В годы низкой численности их участие в пополнении популяции резко снижалось и возрастала роль вступивших в размножение самок-сеголеток. Так в

2002, 2005, 2008 г. удельный вес в приросте популяции за счет размножающихся прибылых самок составил у красной полевки соответственно 65,2, 75,9, 73,7%, у красно-серой – 67,7, 69,9, 83,0%. Эти данные подтверждают достоверной коррелятивной связью с положительной численностью при сопоставлении с вкладом перезимовавших –  $r = 0,92$  ( $p < 0,01$ ) для красной полевки,  $r = 0,62$  ( $p < 0,05$ ) для красно-серой и отрицательной с теми же значениями коэффициента – с вкладом сеголеток.

**Плодовитость.** Перезимовавшие самки красной и красно-серой полевков в районе исследования, так же, как и в других частях ареала, давали за сезон размножения до трех пометов, сеголетки – обычно до двух (в единичных случаях – также до трех). Данные по изменчивости средней, минимальной и максимальной величины выводка у зимовавших и прибылых самок красной и красно-серой полевков приведены в табл. 2. Сравнение полученных данных с таковыми в других частях ареала этих видов не выявило существенных отличий.

Некоторыми учеными (Кошкина, Коротков, 1975; Ивантер, 1975; Окулова, 1986; Курышев, Курышева, 1988; Чернявский, Лазуткин, 2004) была установлена обратная зависимость пло-

довитости от уровня численности популяции. Аналогичные результаты получены и на материале, представленном в настоящем исследовании (рис. 3). Выявлены достоверные различия между средними величинами выводков на разных фазах популяционного цикла у перезимовавших (К.-W. ANOVA:  $H(2, n = 363) = 9,2$  ( $p < 0,05$ ) и сеголеток (К.-W. ANOVA:  $H(2, n = 247) = 12,6$  ( $p < 0,01$ ) красной полевки, а также сеголеток красно-серой (К.-W. ANOVA:  $H(2, n = 200) = 6,08$  ( $p < 0,05$ ). Достоверная связь отсутствовала лишь у перезимовавших самок красно-серой полевки, выборка которых была несколько меньше (К.-W. ANOVA:  $H(2, n = 170) = 4,56$ ;  $p = 0,10$ ). Следует отметить, что в большинстве лет наблюдений величина выводка у зимовавших особей обоих видов была выше, чем у потомства.

**Выживаемость.** В результате исследований в Северном Приохотье было установлено, что зимняя выживаемость лесных полевков зависит от климатических условий и уровня численности в конце сезона размножения (Лазуткин, 1995; 1997). На начальном этапе работ аналогичное предположение было сделано и для долины р. Буянда (Чернявский и др., 2007).

Известно, что выживаемость полевков в зимний период определяет исходную весеннюю численность популяции. В свою очередь численность полевков в начале репродуктивного периода имеет решающее значение для формирования итоговой осенней численности. Такая зависимость между исходной и итоговой численностью установлена и для буяндских популяций:  $r = 0,83$  ( $p < 0,01$ ) для красной полевки и  $r = 0,95$  ( $p < 0,01$ ) для красно-серой.

Чтобы установить влияние погодно-климатических условий зимнего периода на выживаемость зверьков, нами был проведен многолетний непрерывный мониторинг синхронных изменений температуры под снегом и в окружающем воздухе, а также уровня снежного покрова в местах обитания полевков (рис. 4).

Показатель зимней выживаемости оказался чрезвычайно изменчивой величиной. У красной полевки значения колебались в разные годы от 3,6 до 95%, у красно-серой – от 0,8 до 80%. Выживаемость

зверьков в разные годы для обоих видов изменялась синхронно (см. рис. 4). Климатические условия зимнего периода на протяжении всех лет наблюдений также изменялись значительно. Наибольшую связь с выживаемостью животных из проанализированных климатических показателей проявили среднемесячные температуры под снегом в местах непосредственного обитания зверьков. Так, в зимы 2004/2005 и 2005/2006 г., с самыми холодными за весь период наблюдений подснежными условиями, были отмечены наименьшие показатели выживаемости полевков обоих видов. Периоды с довольно теплыми подснежными температурами (зимы 2003/2004, 2006/2007, 2008/2009 г.) совпадали с высокой выживаемостью полевков.

Корреляционный анализ выявил положительную связь между зимней выживаемостью полевков и изменчивостью температуры под снегом. Данный коэффициент для красно-серой полевки составил  $r = 0,61$  ( $p < 0,05$ ), для красной –  $r = 0,51$  ( $p = 0,052$ ), т. е. был близким к достоверному (Лазуткин, 2011). Следует отметить, что повышенная смертность полевков зимой не всегда объяснялась ее суровыми условиями. Так, в зиму 2007/2008 г., при подснежных температурах на уровне средней многолетней успешно перезимовало всего около 3% полевков обоих ви-

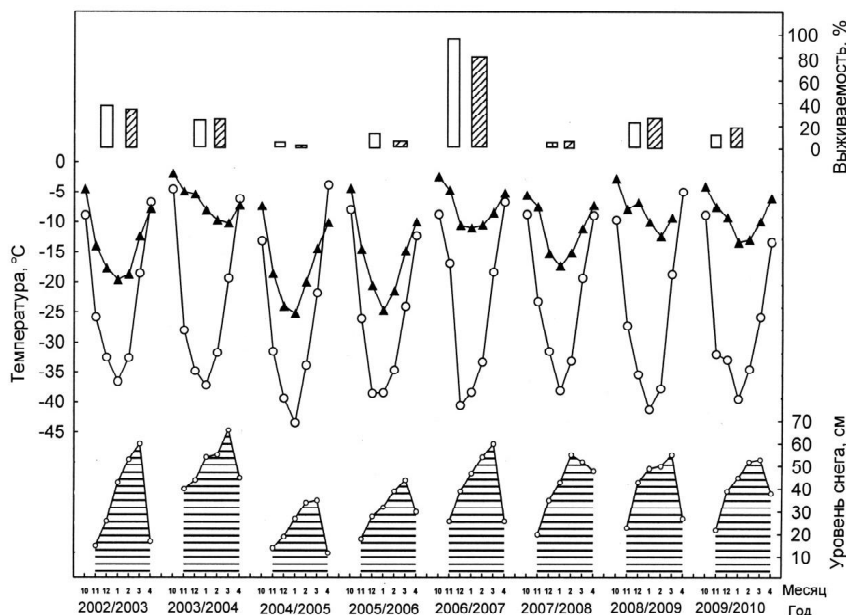


Рис. 4. Изменения зимних климатических условий и выживаемости полевков в долине р. Буянда в 2002–2010 гг. (по: Лазуткин, 2011): 1 – зимняя выживаемость красных полевков; 2 – зимняя выживаемость красно-серых полевков; 3 – средняя месячная температура окружающего воздуха; 4 – средняя месячная температура под снегом (усредненная по биотопам); 5 – высота снежного покрова

Fig. 4. Variability of survival of the red-backed voles in winter climatic conditions in the valley of the Buyunda R. in 2002–2010 (by Лазуткин, 2011): 1 – winter survival of the northern red-backed voles; 2 – winter survival of the grey-sided voles; 3 – average monthly air temperature; 4 – average monthly under-snow temperature (averaged by biotopes); 5 – snow cover depth

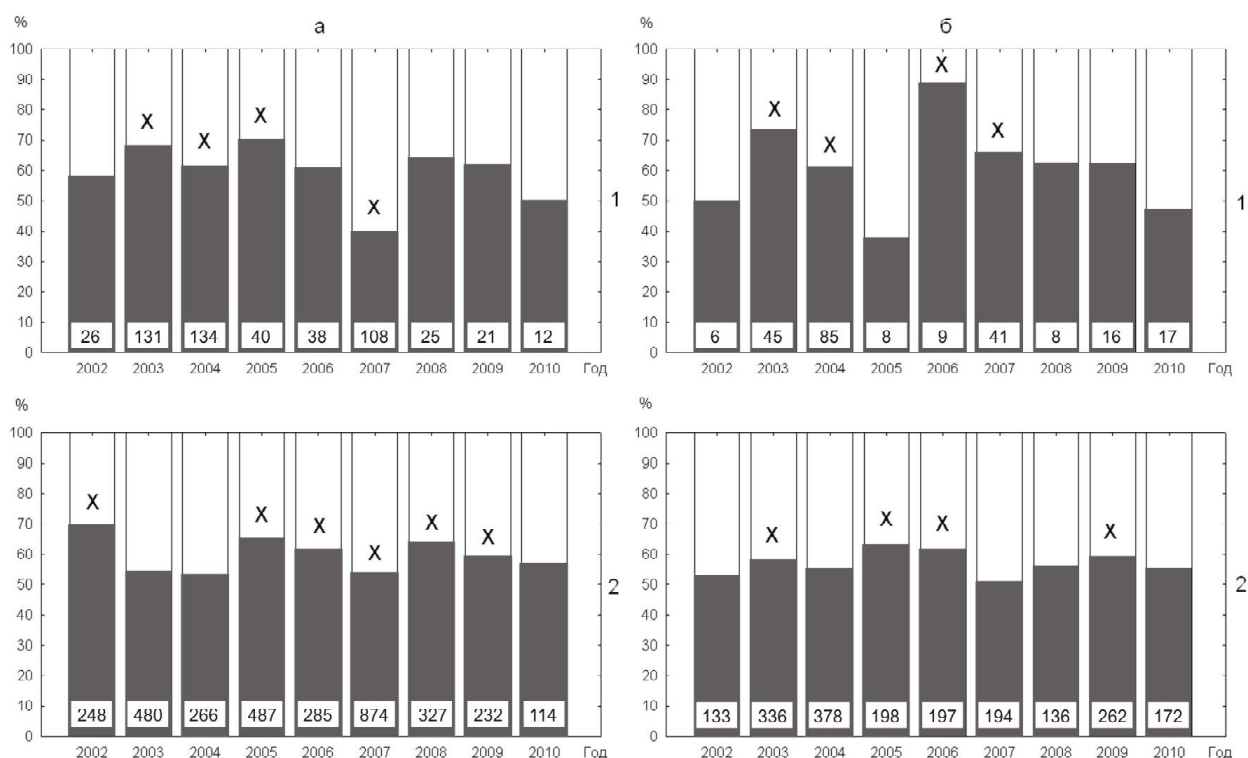


Рис. 5. Соотношение полов у зимовавших (1) и сеголеток (2) красной (а) и красно-серой (б) полевок в бас. р. Буюнда в 2002–2010 гг.: черное – самцы, светлое – самки; цифрами обозначено общее количество зверьков; X – достоверные различия по критерию  $\chi^2$

Fig. 5. Sex ratio of the overwintering (1) and the yearlings (2) animals of the northern red-backed (a) and the grey-sided (b) voles in the basin of the Buyunda R. in 2002–2010: black – males, shaded – females; X – significant difference according to Pearson criterion ( $\chi^2$ )

дов. Мы считаем, что на выживаемость полевок в эту зиму оказала существенное влияние повышенная плотность популяции (пик в 2007 г.).

**Возрастная и половая структура популяции.** Процесс сезонной перестройки возрастной структуры у красной и красно-серой полевок, в сущности, одинаков и заключался в постепенной элиминации на протяжении лета перезимовавших особей и увеличении численности сеголеток. В годы депрессии и роста численности резко увеличивалась доля размножающихся особей среди прибылых. На пике численности, наоборот, размножение сеголеток тормозилось, и группа прибылых в популяции в основном была представлена репродуктивно неразвитыми зверьками. После окончания размножения все участвовавшие в репродукции особи, как правило, умирали и независимо от фазы цикла структура популяции становилась практически однородной, представленной в основном прибылыми двух последних генераций.

Как отмечалось ранее исследователями (Кучерук, Рюмин, 1935; Кошкина, Коротков, 1975; Большаков, Кубанцев, 1984; Анищенко, 1991; Оленев, Григоркина, 2011), для популяций красной и красно-серой полевок характерно заметное количественное преобладание самцов, что

обычно связывают с их повышенной активностью. Анализ полового состава популяций полевок в долине р. Буюнда показал, что практически во все годы также преобладали самцы. Однако статистически значимыми различия в соотношении полов для обоих видов полевок оказались примерно в половине случаев (рис. 5).

Сгруппировав годы по фазам популяционного цикла, мы выявили, что количественное доминирование самцов было в большей степени выражено на фазах роста и депрессии, и в меньшей – на фазе пика. Статистический анализ подтвердил данную закономерность для сеголеток –  $\phi = 5,81$  ( $p < 0,05$ ) красной и  $\phi = 2,08$  ( $p < 0,05$ ) красно-серой полевок. Скорее всего выявленная особенность – результат изменения доли размножающихся (по отношению к неразмножающимся) самцов-сеголеток на разных фазах популяционного цикла. Известно, что при половом созревании подвижность особей мужского пола у полевок увеличивается (Большаков, Кубанцев, 1984; Лукьянов, Лукьянова, 2002). В годы пиков в июле и августе в популяции преобладают прибылые, в основной массе не вступающие в размножение особи. Среди неразмножающихся сеголеток подвижность самцов и самок практически не

различается, что проявляется в одинаковой вероятности поимки особей разного пола. На фазах депрессии и роста доля подвижных размножающихся самцов увеличивается, что, возможно, и является причиной повышения количества особей мужского пола в отловах. Таким образом, увеличение доли неразмножающихся самцов (по отношению к размножающимся) в годы высокой численности может способствовать выравниванию наблюдаемого соотношения полов среди сеголеток.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые данные по динамике численности красной и красно-серой полевков выявили наличие четко выраженной цикличности у изученных популяций. Выделены и детально описаны три 3-летних популяционных цикла, в каждом из которых зафиксировано правильное чередование фаз: депрессия, рост, пик (кроме цикла красной полевки в 2002–2004 гг.). Отсутствовала стадия спада численности, т. е. за пиком численности сразу же наступала депрессия. Каждая фаза, как правило, длилась один год. В процессе учетных работ выявлена необычно высокая для континентальных районов Колымы численность красно-серой полевки. В данном районе этот вид является содоминантом красной. Все проанализированные демографические и репродуктивные показатели взаимосвязаны с плотностью популяции. Из них наиболее значимыми у обоих видов полевков оказались зимняя выживаемость и степень включения в размножение сеголеток. Пики численности полевков наступали при достаточно высокой весенней численности, т. е. после успешной перезимовки животных. При этом на фазе пика основной прирост популяции происходил за счет перезимовавших особей, размножение сеголеток было практически «заблокированным». Участие в репродукции сеголеток мобилизовалось и реализовалось преимущественно в годы депрессии и роста численности. Среди внешних факторов регуляции численности высоко значимыми оказались подснежные температурные условия, влияние которых было опосредовано через зимнюю смертность полевков. Выявлена достоверная положительная связь выживаемости полевков с подснежной температурой в местах непосредственного обитания зверьков. Тем не менее следующие друг за другом суровые зимы 2004/2005 и 2005/2006 г. не нарушили в динамике численности грызунов выявленной правильной цикличности. Трофические условия и обилие хищников в период исследований были относительно стабильными и, на наш взгляд, существенного влияния на ход динамики не оказывали. Характер популяционной динамики ис-

следованных лесных полевков оказался в значительной мере сходным с таковым в географически более удаленных к югу районах Северного Приохотья. Однако в отличие от приохотских популяций циклические изменения численности *Cl. rutilus* и *Cl. rufocanus* в континентальной Колыме – с более суровыми в климатическом отношении условиями – выражены наиболее четко и синхронизированы у обоих видов.

Работа поддержана грантами РФФИ 02-04-48024, 07-04-00069, 08-04-10013к, 09-04-10015ки ДВО РАН 2007-2008-Р1-Гр0-СО6, 2007-Р3-ГрД-СО6.

### ЛИТЕРАТУРА

- Анищенко Т. Г. Половые аспекты стресса и адаптации // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 111, № 4. – С. 460–475.
- Бобрецов А. В., Курпьянова И. Ф. Динамика популяций лесных полевков на Европейском Севере // Экология. – 2002. – № 3. – С. 220–227.
- Бобрецов А. В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, № 9. – С. 1115–1126.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций и ее динамика. – М.: Наука, 1984. – 233 с.
- Жигальский О. А., Кишняев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. – 2000. – № 5. – С. 376–383.
- Ивантер И. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, № 8. – С. 976–989.
- Ивантер И. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. – Л.: Наука, 1975. – 246 с.
- Кошкина Т. В. О периодических изменениях численности полевков на Кольском полуострове // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71. – Вып. 3. – С. 14–26.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Свердловск, 1974. – 55 с.
- Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. – М.: Изд-во МГУ, 1975. – Вып. 12. – С. 5–61.
- Кривошеев В. Г., Гутин Л. И. Экологическая структура сообществ мелких грызунов и зайцеобразных в горных ландшафтах верховий Колымы // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 30–43.
- Курьшев С. В., Курьшева Л. П. Динамика демографических показателей в ходе популяционного цикла лесных полевков (род *Clethrionomys*) Приохотья // Экология. – 1988. – № 6. – С. 24–29.
- Кучерук В. В., Рюмин А. В. Материалы по изучению популяций серой полевки: сб. работ науч. студ. кружков (МГУ). – М.: Изд-во МГУ, 1935. – Биол. вып. 2. – С. 93–125.
- Кишняев И. А., Давыдова Ю. А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевков в южной тайге // Вестник Нижегород. гос. ун-та. – Сер. биология. – 2005. – № 1. – С. 113–123.



Лазуткин А. Н. Влияние зимних климатических условий на выживаемость лесных полевков // Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России : материалы Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А. П. Васильковского и в честь его 100-летия, Магадан, 22–24 ноября 2011 г. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. – С. 140–141.

Лазуткин А. Н. Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у лесных полевков (Род *Clethrionomys*) в Северном Приохотье : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1997. – 23 с.

Лазуткин А. Н. Оценка факторов зимней выживаемости красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в Северном Приохотье // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 72–81.

Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1107–1134.

Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). – М. : Наука, 1986. – 248 с.

Окулова Н. М., Катаев Г. Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) в разных частях ареала // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 9. – С. 1095–1111.

Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (Rodentia, Cricetidae, Muridae) // Там же. – 2011. – Т. 90, № 1. – С. 45–58.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1970. – Т. 75. – Вып. 2. – С. 11–26.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевков // Фауна и экология грызунов. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – Вып. 10. – С. 160–167.

Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н., Ямборко А. В. Динамика и демография популяций лесных полевков (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2007. – № 2. – С. 107–111.

Чернявский Ф. Б., Короленко Г. Е. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных

показателей красной полевки на Крайнем Северо-Востоке Сибири // Экология. – 1979. – № 1. – С. 80–88.

Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. О динамике численности и демографии красной и красно-серой полевки в Северном Приохотье // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 109–118.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. – М. : Наука, 1982. – 164 с.

Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. – Магадан : ИБПС ДВО РАН, 2004. – 150 с.

Boonstra R., Krebs Ch. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // *Oecologia*. – 2012. – Vol. 168, No. 3. – P. 601–620.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Can. J. Zool.* – 1960. – Vol. 38, No 1. – P. 99–113.

Fuller W. A. Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival // *Canad. J. Zool.* – 1977. – Vol. 55, No. 1. – P. 42–55.

Gotfrey G. K. Observations on the nature of the decline in numbers of two *Microtus* populations // *J. Mammal.* – 1955 – Vol. 36, No. 2. – P. 209–214.

Henntonen H., McGuire A., Hansson L. Comparison of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // *Annales Zoologici Fennici*. – 1985. – Vol. 22, No. 3. – P. 221–227.

Kalela O. On fluctuation in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A.* – 1962. – Vol. 66, No. 4. – P. 1–38.

Kalela O. Regulation of reproduction rate in subarctic population of *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // *Ibid.* – 1957. – Vol. 4, No. 34. – P. 1–60.

Krebs C. J., Myers J. U. Population cycles in small mammals // *Adv. Ecol. Res.* – 1974. – Vol. 8. – P. 267–399.

Pruitt W. O. Synchronous biomass fluctuations of some northern mammals // *Mammalia*. – 1968. – Vol. 32, No. 2. – P. 172–191.

Stenseth N. C. *Clethrionomys* biology: population dynamics, dispersal, reproduction and social structure // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985. – Vol. 22, No. 3. – P. 205–395.

Поступила в редакцию 02.03.2012 г.

## POPULATION DYNAMICS OF THE RED-BACKED VOLES (*CLETHRIONOMYS*) IN THE UPPER REACHES OF THE KOLYMA RIVER (THE BUYUNDA RIVER)

A. N. Lazutkin, A. V. Yamborko, S. V. Kiselyov

For the first time a long-term monitoring (2002–2010) of population dynamics and variability of demographic parameters of red-backed voles of two species, northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) and grey-sided vole (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846), has been conducted in the upper reaches of the Kolyma (the Buyunda R.). Phases of population depression, growth and peak changed successively and synchronously in both species, forming a complete 3-year cycle. Phase of population decrease was absent. Important regulators of the population number were winter surviving and the yearling degree of participation of in breeding. Other demographic parameters (duration of the reproductive period, breeding performance, sex-and-age-related structure of population) also influenced the number of animals, but did not significantly change the cycle structure. Of the external factors regulating the red-backed voles' mortality, the under-snow climatic conditions of the winter period was of great importance. The total course of the red-backed voles population dynamics in the researched area can be characterized as cyclic. In general, the population dynamics is similar to that in the Northern Priokhotie and significantly differs from other regions of the continental Northeast Siberia, studied earlier, by higher parameters.

**Key words:** upper reaches of the Kolyma, red-backed voles, population dynamics, demographic parameters.