

УДК 599.323.43(571.65):574.34

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЯ КРАСНОЙ (*Clethrionomys rutilus*) И КРАСНО-СЕРОЙ (*Craseomys rufocanus*) ПОЛЕВОК В ЛИСТВЕННИЧНОМ РЕДКОЛЕСЬЕ СЕВЕРНОГО ПРИХОХТЬЯ

Лазуткин А. Н.

ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: alazut@ibpn.ru

Приводятся итоги 13-летних исследований (2010–2022 гг.) динамики численности красной и красно-серой полевых в лиственничном редколесье Северного Приохотья. Описана цикличность колебаний численности и изменчивость демографических показателей популяций. Проанализирована связь плотности популяций с внешними и внутривидовыми факторами. Приведена сравнительная характеристика результатов исследования с аналогичными данными, полученными в других районах региона.

Ключевые слова: красная и красно-серая полевки, динамика численности, демографические показатели, факторы регуляции численности, Северное Приохотье.

DOI: 10.34078/1814-0998-2023-1-79-89

Популяционные циклы красной и красно-серой полевых исследовались как в палеарктической, так и в неарктической частях (только для красной полевки) их обширных ареалов (Kalela, 1957, 1962; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, 1975; Fuller, 1977; Stenseth, 1985; Бобрецов, 2016; и др.). Проблема динамики численности мелких млекопитающих до сих пор остается во многом дискуссионной. Тем не менее к настоящему времени у большинства экологов наибольшее признание получила многофакторная концепция регуляции численности (Lidicker, 1991; Жигальский, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004; и др.). Лесные полевки Северо-Востока Сибири в этом отношении изучены достаточно хорошо (Чернявский, Короленко, 1979; Курышев, Курышева, 1988; Лазуткин, 1997; Чернявский, Лазуткин, 2004; Чернявский и др., 2007; Лазуткин и др., 2012). При этом их популяции, населяющие обширные лиственничные редколесья побережья Охотского моря, формирующие доминирующий ландшафт данной территории, оставались практически не исследованными. Типичным районом, представляющим данную экосистему, являются окрестности оз. Чистое. Целью работы поставлено выявление характера и механизмов динамики численности двух фоновых видов грызунов – красной (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) и красно-серой (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846) полевых и изучение всего комплекса их внутривидовых и внешних связей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводились в 2010–2022 гг. ежегодно с июня по сентябрь в окрестностях оз. Чистое (59°30' с. ш., 153°20' в. д.). Район исследований расположен на приподнятой (около 100 м) над уровнем моря обширной равнине, окаймляющей упомянутое термокарстовое происхождение озеро, и по типу растительности относится к лиственничным мохово-лишайниковым редколесьям. Древесный ярус представлен исключительно лиственницей (*Larix cajanderi* Mayr), с разной степенью сомкнутости крон, наивысшей в поймах впадающих в озеро ручьев и на склонах озерной террасы. Кустарниковый ярус преимущественно составляют заросли разреженного кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) и березки Миддендорфа (*Betula middendorffii* Trautv. et Mey). Отличительной чертой изучаемого лиственничного редколесья, в сравнении с пойменными высокобонитетными лесами региона, является их малая захламленность упавшими деревьями, что существенно сокращает емкость местообитаний лесных полевых. В данном биотопе были сосредоточены основные работы. В исследуемом районе стабильны как урожай ягод (морошки, голубики, брусники и шикши), так и вегетация злаков, хвощей, мхов и лишайников, относящихся к основным видам корма полевых. Таким образом, данную территорию, представленную лишь одним лиственничным биотопом, можно отнести к сравнительно простой экосистеме. Рассматриваемый район относится к зоне приморского климата (Клюкин, 1970). Зимы ветреные и многоснежные, с плотным снежным покровом, с температурой воздуха, опускающейся до -42 °С. Лето, как правило, умеренно про-

хладное, с температурой, изредка превышающей 25 °С, с частыми холодными сырыми туманами (Замощ, 2006). Описанный район практически не затронут какой-либо хозяйственной деятельностью человека.

Учеты относительной численности полевков проводились ежегодно в одни календарные даты на неизменных маркированных стандартных ловушко-линиях, включавших 25–50 дуплок с приманкой (корочки хлеба, смоченные растительным маслом), расстояние между ними составляло около 5 м. Учетные данные включали зверьков, пойманных только в течение первых 2 сут отлова, поскольку число отловленных полевков в последующие дни снижалось кратно. При установке нескольких ловушко-линий результаты численности усреднялись за каждый календарный месяц. Возраст грызунов определялся по степени развития коренных зубов и состоянию генеративной системы (Тупикова и др., 1970).

Сроки размножения устанавливались по степени развития эмбрионов у первых отловленных беременных самок в начале репродуктивного периода и у последних – в его конце. Относительную продуктивность зимовавших и прибылых самок оценивали путем подсчета плацентарных пятен и эмбрионов у всех размножавшихся зверьков для каждой возрастной группы.

Показатель выживаемости полевков определялся косвенным путем – процентным отноше-

нием июньской численности перезимовавших особей к численности зверьков в минувшем году после завершения репродукции. Всего было отработано около 13 500 ловушко-суток (лов.-сут) и отловлено 1408 красных и 396 красно-серых полевков. Синхронная регистрация температуры атмосферного воздуха и под снегом с октября по май велась непрерывно семью электронными датчиками-логгерами, которые позволяли автоматически с точностью до 0.2 °С измерять температурные показатели с часовой регулярностью.

Статистическая обработка данных проводилась на компьютере с использованием программ Vohcar, Exel и Statistica 10. Для выявления связей численности животных с демографическими показателями и факторами среды применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Значения считались достоверными при уровне значимости менее или равными 0.05 % ($p \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика численности. На рисунке приведены данные относительной среднемесячной летне-осенней численности красной и красно-серой полевков в 2010–2022 гг. Несмотря на определенное сходство изменений как сезонной, так и годовой численности у обоих видов полевков, совпадение в отдельные годы фаз цикла, их динамика не была строго синхронной и у каждого вида имела свою специфику. Популяция красной

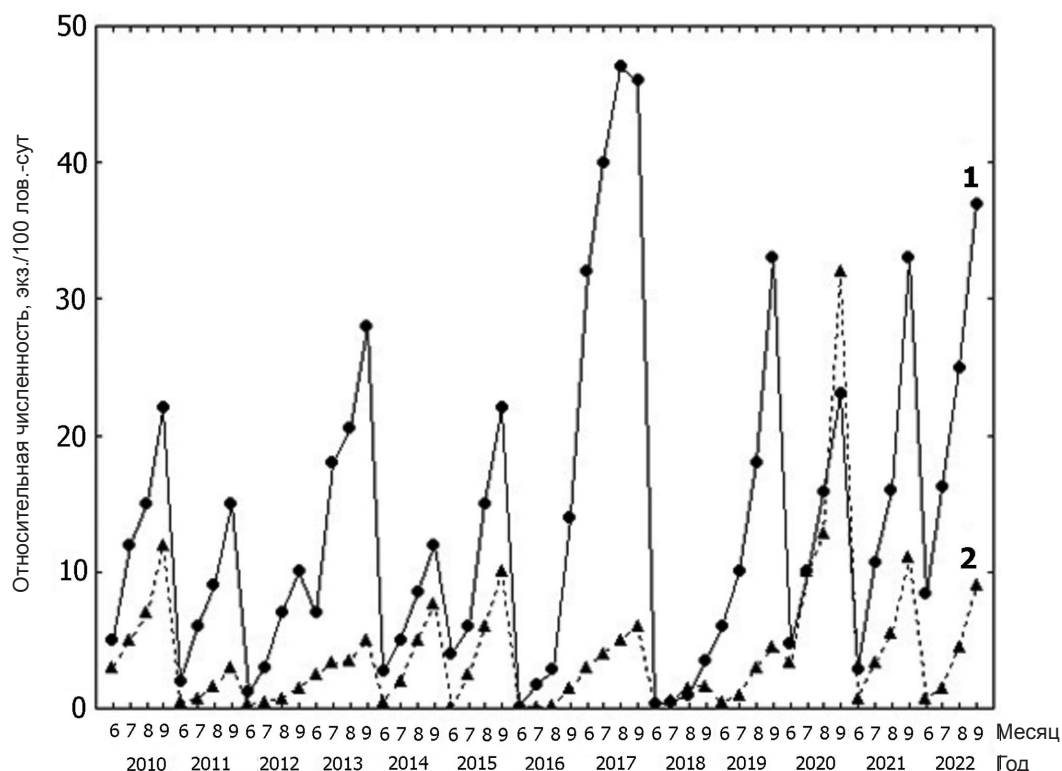


Рисунок. Динамика численности красной (1) и красно-серой (2) полевков в лиственничном редколесье Северного Приохотья (окрестности оз. Чистое) в 2010–2022 гг.

Figure. Population dynamics of the red-backed (1) and grey red-backed (2) voles in the sparse larch forest of the Northern Priokhotye (surroundings of Lake Chistoye) in 2010–2022

полевки, находясь на стадии высокой численности в 2010 г., в 2011 г. снизилась до среднего уровня, а в 2012 г. опустилась до минимума. В 2013 г., минуя стадию роста, численность этого вида вновь достигла пика. Далее численность красной полевки трижды последовательно опускалась до минимальной (2014, 2016 и 2018 г.) и сразу же на следующий год после минимумов поднималась до максимальной (2015, 2017, 2019, 2020, 2021, 2022 г.). В заключительный период наблюдений (2019–2022 гг.) фаза высокой численности у красной полевки была необычно продолжительной и длилась в течение четырех лет подряд. Стадии роста и продолжительные (более 1 года) фазы низкой численности (депрессии) у красной полевки фактически отсутствовали. Абсолютные максимум и минимум осенней численности *Cl. rutilus*, наблюдаемые соответственно в 2017 и 2018 г., составили 47.0 и 3.5 экз. на 100 лов.-сут, т. е. размах годовых колебаний численности этого вида составил около 13 крат. Таким образом, за 13 лет наблюдений популяция красной полевки совершила полные один 3-летний, два 2-летних и один 5-летний цикл. Можно предположить, что при более продолжительном сроке наблюдений количество циклов выявленной размерности будет расти, образуя их периодичность и повторяемость. Это показано нами на примере 42-летнего мониторинга за циклическими популяциями лесных полевок в пойменном лиственничнике Северного Приохотья (Лазуткин, 2021).

Несколько иной характер носила динамика численности красно-серой полевки. В начале наблюдений (2010 г.) осенняя численность у этого вида, так же как и у красной полевки, находилась в фазе достаточно высокой для этого вида численности (12 экз. на 100 лов.-сут), а на протяжении двух последующих лет (2011, 2012 г.) оказалась в стадии депрессии. Показатель осенней численности *Cr. rufocanus* в 2012 г. составил 1.5 экз. на 100 лов.-сут. В течение следующих трех лет численность данного вида последовательно повышалась и достигла в этом интервале времени максимального уровня в 2015 г. (10 экз. на 100 лов.-сут). Далее последовал 5-летний цикл с падением численности *Cr. rufocanus* до минимальной в 2016 и 2018 г. и некоторым подъемом до средней многолетней (6 экз. на 100 лов.-сут) в 2017 г. В 2019 г. численность популяции красно-серой полевки находилась на стадии роста и в 2020 г. достигла к осени максимального уровня за все годы наблюдений – 32 экз. на 100 лов.-сут. В заключительный период наблюдений (2021, 2022 г.) численность данного вида существенно снизилась, но не до депрессивного уровня, и составила в эти годы соответственно 11 и 9 экз. на 100 лов.-сут. Амплитуда годовых колебаний численности у *Cr. rufocanus* составила 23 крат. Таким образом, в отличие от красной полевки нарастание численности красно-серой полевки происходило с выраженной фазой роста и носило более затяжной характер.

Следует отметить, что фаза численности у обоих видов полевок определялась в каждом периоде наблюдений уже в июне. Так, связь между июньской численностью перезимовавших зверьков у обоих видов с итоговой осенней численностью зверьков была высокой и статистически достоверной – коэффициент корреляции для красной полевки составил 0.78; $p < 0.05$, для красно-серой – 0.90; $p < 0.05$.

Сравнение данных о динамике численности лесных полевок в лиственничном редколесье Северного Приохотья с аналогичными результатами, полученными ранее в пойменных лесах бассейна р. Челомджа и в континентальном районе (бассейн р. Буюнда) (Лазуткин, 1997; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012), не выявило у них существенных различий. Так, продолжительность периода циклов с колебаниями, как правило, от 2 до 4, изредка 5 лет у красной полевки и от 3 до 5 лет, иногда и более у красно-серой полевки характерна для всех изученных нами территорий. Достижение популяцией красной полевки наивысшей плотности (до 40–50 экз. на 100 лов.-сут) наблюдалось во всех трех районах. Численность популяции красной полевки, населяющей редколесья Северного Приохотья, сравниваясь и даже уступая в отдельные годы таковой красно-серой полевки, так же как и в ранее изученных районах, в целом была выше (примерно в 2–2.5 раза).

Примечательно, что проведенные параллельно учеты численности красной полевки в окрестностях оз. Чистое и в пойменном лиственничном лесу Северного Приохотья (басс. р. Челомджа), расположенном в 250 км от нового исследованного района, выявили практически полную синхронность колебаний численности этого вида в обоих районах (Лазуткин, 2021). При этом динамика численности красно-серой полевки в этих районах не совпадала и носила разобщенный характер.

Сроки и длительность периода размножения. Опубликованные ранее данные (Чернявский, Короленко, 1979; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012) свидетельствуют о том, что начало репродуктивного периода у красной и красно-серой полевок на Северо-Востоке Сибири варьирует от конца апреля до начала июня, а его окончание – от конца июля до середины сентября. При этом общая продолжительность сезона размножения у них также изменчива и колеблется от 14 до 18 недель. Было показано, что эти характеристики играют определенную роль в регуляции численности зверьков и связаны как с плотностью, так и с погодно-кормовыми условиями. Сроки и продолжительность репродуктивного периода популяций красной и красно-серой полевок в лиственничном редколесье представлены в табл. 1.

Прежде всего, следует отметить, что сроки репродукции, приведенные в табл. 1, в опреде-

Таблица 1. Сроки и продолжительность периода размножения красной и красно-серой полевков в окрестностях оз. Чистое в 2010–2021 гг.

Table 1. Dates and duration of the breeding period of red-backed and grey red-backed voles around Lake Chistoye in 2010–2021

Год	Красная полевка				Красно-серая полевка			
	Сроки размножения	Продолжительность, дней	Численность, экз./100 лов.-сут		Сроки размножения	Продолжительность, дней	Численность, экз./100 лов.-сут	
			июньская	осенняя			июньская	осенняя
2010	20.05–15.08	87	–	22.2	30.05–05.09	98	–	12.0
2011	01.05–10.09	126	2.0	15.0	31.05–12.09	104	0.5	3.0
2012	10.05–10.09	123	1.5	10.0	25.05–02.09	100	0.2	1.5
2013	25.05–04.09	102	7.0	28.0	16.05–09.09	116	1.0	5.0
2014	21.05–12.09	114	2.7	12.0	25.05–19.09	117	0.7	7.7
2015	22.05–27.08	97	4.0	22.0	20.05–25.08	97	1.5	10.0
2016	27.05–20.09	116	0.6	14.0	–	–	–	1.4
2017	04.05–10.08	98	13.6	46.0	08.05–22.08	106	1.4	6.0
2018	05.06–15.09	102	0.7	3.5	26.05–24.08	90	0.1	1.6
2019	14.05–09.09	118	2.4	33.0	09.05–25.08	108	0.2	4.5
2020	27.04–25.08	120	4.4	23.0	13.05–25.08	104	2.9	32.0
2021	15.05–12.09	118	2.9	33.0	01.05–10.09	132	0.7	11.0

*Численность перезимовавших полевков. Прочерк здесь и в других таблицах – нет данных.

ленной степени приближены, поскольку начало и окончание размножения зверьков, по нашим наблюдениям, происходило, как правило, не дружно.

В популяции красной полевки отмечено самое раннее начало размножения (27 апреля) в 2020 г., а самое позднее (5 июня) в 2018 г. Начало репродукции красно-серых полевков происходило в разные годы от 1 до 31 мая. Завершение сезона размножения у красных полевков варьировало от 10 августа до 20 сентября, у красно-серых – от 22 августа до 19 сентября. Общая продолжительность репродуктивного периода красных полевков в разные годы колебалась от 87 до 126 дней, у красно-серых – от 90 до 132 дней. Таким образом, диапазон изменчивости сроков и общей длительности сезона размножения лесных полевков в редколесье Северного Приохотья примерно соответствовал аналогичным данным, полученным в других районах Северо-Востока Сибири (Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012).

Сроки размножения и численность. У обоих видов полевков достоверной связи начала их размножения с плотностью популяции выявить не удалось ($p > 0.05$). Тем не менее следует отметить вероятное ее проявление в отдельные годы. Так, самое позднее за все годы начало размножения красных полевков в 2018 г. (5 июня) наблюдалось после максимальной осенней численности 2017 г. и последовавшей очень высокой зимней смертности зверьков. Хотя другой причиной такой задержки размножения, отмеченной и в популяции красно-серой полевки, мог стать необычно высокий уровень снега в зиму 2017/18 г. с последующим очень поздним завершением снеготаяния. Подобное явление мы наблюдали в

пойменном лиственничнике в бассейне р. Челомджа (Чернявский, Лазуткин, 2004).

Окончание размножения красных полевков в значительной мере определялось численностью зверьков к завершению репродукции и находилось в обратной с ней связи ($r = -0.78$; $p < 0.05$). Более того, сроки прекращения репродукции этого вида, по-видимому, предопределяются плотностью популяции уже в его начале. Так, коэффициент корреляции даты окончания размножения с июньской численностью перезимовавших особей красной полевки был еще более значимый и составил -0.89 ($p < 0.05$). Иными словами, как при высокой исходной численности, так и таковой в конце репродукции сроки последней у красной полевки сокращаются. В популяции красно-серой полевки эта связь была не достоверной ($p > 0.05$), по всей видимости, по причине в целом сравнительно невысокой плотности этого вида в большинстве лет наблюдений. Даже в год достижения популяцией красно-серой полевки максимальной численности за все годы наблюдений (2020 г.) даты начала, окончания и длительность репродуктивного периода у этого вида были на уровне средних многолетних (см. табл. 1). Тем не менее выявленный «популяционный тормоз» в отношении полевков редколесья Северного Приохотья, по крайней мере, в популяции красной полевки, подтверждается с достаточной очевидностью.

Сроки размножения и погодные температурные условия. Для оценки воздействия температурных условий внешней среды на начало размножения полевков были проведены специальные детальные исследования. Результаты этих измерений на всем протяжении длительной репродуктивной паузы зверьков с октября по май приведены в табл. 2.

Таблица 2. Средняя месячная температура атмосферного воздуха и на подснежной земной поверхности в лиственничном редколесье в окрестностях оз. Чистое в 2010–2021 гг.

Table 2. Average monthly temperature of the air and in the under-snow ground surface in the sparse larch forest around Lake Chistoye in 2010–2021

Год	Месяц							
	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май
2010/11	<u>-6.0*</u>	<u>-12.5</u>	<u>-17.0</u>	<u>-19.0</u>	<u>-20.0</u>	<u>-12.0</u>	<u>-2.5</u>	2.9
	<u>-5.9</u>	<u>-10.4</u>	<u>-5.0</u>	<u>-15.0</u>	<u>-18.5</u>	<u>-9.2</u>	<u>-4.3</u>	
	<u>-5.5</u>	<u>-10.2</u>	<u>-3.5</u>	<u>-9.4</u>	<u>-9.9</u>	<u>-8.7</u>	<u>-4.3</u>	
2011/12	<u>-5.1</u>	<u>-16.4</u>	<u>-25.6</u>	<u>-19.6</u>	<u>-22.3</u>	<u>-18.9</u>	<u>-3.8</u>	4.4
	<u>-5.3</u>	<u>-14.3</u>	<u>-24.1</u>	<u>-18.6</u>	<u>-18.0</u>	<u>-18.0</u>	<u>-6.1</u>	
	<u>-3.7</u>	<u>-7.3</u>	<u>-12.5</u>	<u>-8.6</u>	<u>-9.5</u>	<u>-7.2</u>	<u>-3.6</u>	
2012/13	<u>-0.4</u>	<u>-9.3</u>	<u>-21.5</u>	<u>-20.1</u>	<u>-24.6</u>	<u>-15.3</u>	<u>-2.7</u>	4.6
	<u>-0.2</u>	<u>-8.1</u>	<u>-14.0</u>	<u>-13.2</u>	<u>-19.0</u>	<u>-13.3</u>	<u>-4.4</u>	
	<u>0.1</u>	<u>-5.5</u>	<u>-5.6</u>	<u>-6.1</u>	<u>-10.9</u>	<u>-8.9</u>	<u>-2.4</u>	
2013/14	<u>-7.1</u>	<u>-11.2</u>	<u>-17.4</u>	<u>-23.7</u>	<u>-13.5</u>	<u>-11.9</u>	<u>-4.7</u>	3.9
	<u>-7.9</u>	<u>-10.2</u>	<u>-16.4</u>	<u>-19.9</u>	<u>-12.5</u>	<u>-12.6</u>	<u>-7.0</u>	
	<u>-4.7</u>	<u>-6.7</u>	<u>-6.9</u>	<u>-9.2</u>	<u>-6.0</u>	<u>-5.6</u>	<u>-2.4</u>	
2014/15	<u>-1.2</u>	<u>-17.4</u>	<u>-22.4</u>	<u>-16.5</u>	<u>-20.0</u>	<u>-15.7</u>	<u>-6.8</u>	4.4
	<u>-1.7</u>	<u>-12.7</u>	<u>-19.7</u>	<u>-15.5</u>	<u>-9.0</u>	<u>-11.6</u>	<u>-9.2</u>	
	<u>-0.6</u>	<u>-8.2</u>	<u>-11.9</u>	<u>-9.7</u>	<u>-8.3</u>	<u>-4.8</u>	<u>0</u>	
2015/16	<u>-0.4</u>	<u>-20.0</u>	<u>-26.2</u>	<u>-23.2</u>	<u>-27.6</u>	<u>-11.7</u>	<u>-2.9</u>	6.0
	<u>-0.1</u>	<u>-16.0</u>	<u>-23.0</u>	<u>-19.0</u>	<u>-21.0</u>	<u>-12.0</u>	<u>-5.0</u>	
	<u>-0.1</u>	<u>-11.3</u>	<u>-15.2</u>	<u>-13.7</u>	<u>-18.9</u>	<u>-11.5</u>	<u>-1.2</u>	
2016/17	<u>-2.7</u>	<u>-15.1</u>	<u>-20.6</u>	<u>-28.8</u>	<u>-15.4</u>	<u>-4.5</u>	<u>-1.3</u>	4.9
	<u>-3.5</u>	<u>-15.0</u>	<u>-19.1</u>	<u>-26.6</u>	<u>-15.5</u>	<u>-7.0</u>	<u>-4.0</u>	
	<u>-1.8</u>	<u>-12.3</u>	<u>-13.0</u>	<u>-17.8</u>	<u>-11.2</u>	<u>-5.1</u>	<u>-2.1</u>	
2017/18	<u>-5.4</u>	<u>-15.3</u>	<u>-26.0</u>	<u>-22.8</u>	<u>-15.6</u>	<u>-15.8</u>	<u>-2.0</u>	4.7
	<u>-5.0</u>	<u>-8.8</u>	<u>-8.2</u>	<u>-10.3</u>	<u>-5.0</u>	<u>-7.2</u>	<u>-4.3</u>	
	<u>-3.5</u>	<u>-4.2</u>	<u>-5.3</u>	<u>-6.1</u>	<u>-3.2</u>	<u>-5.1</u>	<u>-1.1</u>	
2018/19	<u>-1.4</u>	<u>-12.0</u>	<u>-21.8</u>	<u>-22.2</u>	<u>-26.1</u>	<u>-17.1</u>	<u>0.9</u>	6.8
	<u>-1.1</u>	<u>-8.9</u>	<u>-16.2</u>	<u>-17.6</u>	<u>-21.0</u>	<u>-16.5</u>	<u>-2.1</u>	
	<u>0</u>	<u>-6.1</u>	<u>-6.3</u>	<u>-8.1</u>	<u>-10.1</u>	<u>-3.9</u>	<u>1.2</u>	
2019/20	<u>-3.2</u>	<u>-8.2</u>	<u>-23.8</u>	<u>-24.6</u>	<u>-24.2</u>	<u>-11.9</u>	<u>-5.6</u>	5.0
	<u>-3.1</u>	<u>-5.7</u>	<u>-18.0</u>	<u>-20.2</u>	<u>-22.8</u>	<u>-13.2</u>	<u>-6.0</u>	
	<u>-1.1</u>	<u>-4.2</u>	<u>-11.5</u>	<u>-11.4</u>	<u>-13.8</u>	<u>-5.6</u>	<u>-0.1</u>	
2020/21	<u>-0.4</u>	<u>-16.0</u>	<u>-23.1</u>	<u>-27.1</u>	<u>-16.1</u>	<u>-18.2</u>	<u>-4.0</u>	4.0
	<u>-0.2</u>	<u>-13.9</u>	<u>-20.1</u>	<u>-24.3</u>	<u>-12.1</u>	<u>-15.5</u>	<u>-5.5</u>	
	<u>1.1</u>	<u>-10.5</u>	<u>-12.0</u>	<u>-14.6</u>	<u>-9.4</u>	<u>-7.3</u>	<u>-1.4</u>	

*Сверху вниз температура: воздуха, поверхности почвы под снегом в «холодном» и «теплом» биотопах.

Измеряли температуру как атмосферного окружающего воздуха, так и под снегом на земной поверхности. В силу неравномерности залегания снежного покрова в зависимости от рельефа и ветровых надувов снега местообитания полевков были подразделены на «холодные» и «теплые» биотопы. И средняя температура окружающего воздуха, и ее значение под снегом существенно варьировали в разные годы. Можно предполагать, что влияние температурных условий на сроки полового созревания полевков может наиболее реально проявиться в начальный период этого процесса, т. е. в интервале с марта по май. Однако проведенный статистический анализ не выявил достоверной связи сроков начала размножения у обоих видов полевков с весенними температурными условиями среды их обитания. Так, в наиболее теплую, с самой высокой подснежной температурой за все годы весну в 2019 г. сроки начала размножения полевков у обоих видов были близки к

средним многолетним. Отмеченной выше задержке размножения у красной полевки, а также и у красно-серой в 2018 г. (см. табл. 1) сопутствовала весна со средними температурными показателями. Таким образом, влияние температурных условий на сроки начала размножения полевков в лиственничном редколесье окрестностей оз. Чистое, по-видимому, незначительно. Имеются, однако, данные, указывающие на то, что в годы с повышенной температурой воздуха в марте-апреле начало размножения у полевков и бурозубок в условиях Северного Приохотья может сдвигаться на более ранние сроки (Докучаев, Киселев, 2018).

Интенсивность размножения. Рядом авторов с большой убедительностью показано, что участие сеголеток в размножении у многих видов грызунов является одним из важнейших факторов внутривидовой регуляции численности (Kalela, 1957; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Окулова, Бернштейн,

1995; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012). Данные об участии в размножении сеголеток полевков в окрестностях оз. Чистое приведены в табл. 3.

Вовлечение сеголеток в процесс репродукции существенно отличалось в разные годы наблюдений и зависело от фазы популяционного цикла. Так, доля участвующих в размножении сеголеток красной полевки оказалась в достоверной отрицательной связи с осенней численностью популяции, для самцов $r = -0.55$ ($p < 0.05$), для самок $r = -0.71$ ($p < 0.05$). И хотя для популяции красно-серой полевки этот показатель оказался не достоверным – для самцов $r = -0.49$ ($p > 0.05$), для самок $r = -0.43$ ($p > 0.05$), связь плотности зверьков с участием в репродукции сеголеток этого вида может быть вероятной. Следует заметить, что степень участия в размножении молодых, по-видимому, предопределяется еще до их появления и зависит от плотности популяции родительского поголовья перезимовавших полевков. Подсчитанные коэффициенты корреляции между июньской численностью перезимовавших особей и долей участвующих в размножении их потомства для самцов красной полевки составили -0.55 ($p < 0.05$), для самок – -0.66 ($p < 0.05$) соответственно для красно-серой полевки – -0.49 ($p < 0.05$) и -0.47 ($p = 0.05$).

Дополнительным показателем, позволяющим оценить роль размножающихся сеголеток в приращение общего поголовья полевков, может служить отношение суммы эмбрионов и плацентарных пятен у всех отловленных за сезон размножения самок сеголеток к общей, включающей таковые у перезимовавших самок. Выраженный в таком виде вклад в прирост популяций размножающимся молодняком также значительно колебался по годам – от 27 до 81 % у красных и от 34 до 80 % у красно-серых полевков. Вклад самок сеголеток красной полевки в общий прирост популяции

был в отрицательной связи с плотностью популяции ($r = -0.74$; $p < 0.05$). В силу небольших выборок этой когорты в популяции красно-серой полевки такой четкой картины выявить не удалось ($r = -0.54$; $p > 0.05$). Тем не менее эта связь подтверждается данными участия в размножении и самцов сеголеток красно-серой полевки – в годы повышенной и высокой численности этого вида процент вовлеченных в репродукцию у них был минимальным.

Таким образом, участие в размножении сеголеток как красной, так и красно-серой полевков в условиях лиственного редколесья Северного Приохотья сохраняет значение важнейшей составляющей внутривидового механизма регуляции численности.

Плодовитость. Данные об изменчивости плодовитости лесных полевков в изученном районе приведены в табл. 4.

Вариабельность среднего размера выводка как у красной, так и у красно-серой полевков была сравнительно не высокой. В разные годы наблюдений у зимовавших зверьков первого вида эта величина составляла 5.0–7.5, у сеголеток – 5.4–7.3, соответственно, у второго вида – 6.0–8.0 и 5.0–7.2 детеныша на самку. Максимальное количество выводков за один репродуктивный период, приходящееся на одну самку, у большинства перезимовавших особей обоих видов составило 3, а у сеголеток чаще 1–2, изредка 3 выводка. Сравнение количественных характеристик репродуктивного потенциала у самок красной и красно-серой полевков в окрестностях оз. Чистое с аналогичными результатами, полученными в бассейне р. Челомджа и в верховьях Колымы (Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012), не выявило между ними существенных различий. Не было обнаружено какой-либо связи плодовитости самок с плотностью популяции – на разных фазах численности у обоих видов полевков различия были статистически не значимы.

Таблица 3. Доля размножающихся сеголеток красной и красно-серой полевков в окрестностях оз. Чистое в 2010–2021 гг.

Table 3. The proportion of reproducing yearlings of red-backed and grey red-backed voles around Lake Chistoye in 2010–2021

Год	Красная полевка				Красно-серая полевка			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	Экз.	Из них половозрелые, %	Экз.	Из них половозрелые, %	Экз.	Из них половозрелые, %	Экз.	Из них половозрелые, %
2010	19	5.3	16	12.5	6	0	12	8.3
2011	37	37.8	28	25.0	2	0	2	50.0
2012	27	63.0	6	66.7	2	100.0	1	100.0
2013	81	6.2	60	16.7	17	29.4	13	23.1
2014	48	16.7	42	33.3	22	36.4	22	36.4
2015	26	3.9	26	19.2	9	11.1	7	57.1
2016	13	100.0	10	60.0	–	–	–	–
2017	110	19.1	111	8.1	9	66.7	8	25.0
2018	9	77.8	3	100.0	6	66.7	5	40.0
2019	76	32.9	21	42.0	18	61.1	15	40.0
2020	46	8.7	7	18.0	56	25.0	50	44.0
2021	73	27.4	48	31.2	14	35.7	11	54.5

Таблица 4. Изменчивость величины выводка у красной и красно-серой полевых в окрестностях оз. Чистое в 2010–2021 гг. (по количеству эмбрионов и плацентарных пятен)

Table 4. Variability of the litter size in red-backed and grey red-backed voles around Lake Chistoye in 2010–2021 (by the number of embryos and placental scars)

Год	Красная полевка				Красно-серая полевка			
	Зимовавшие		Сеголетки		Зимовавшие		Сеголетки	
	Экз.	$M \pm m$ min ÷ max	Экз.	$M \pm m$ min ÷ max	Экз.	$M \pm m$ min ÷ max	Экз.	$M \pm m$ min ÷ max
2010	2	5.0	2	6.0	1	7.0	1	5.0
2011	4	6.8 ± 0.2 6 ÷ 7	8	6.3 ± 0.3 5 ÷ 7	–	–	1	6.0
2012	4	7.5 ± 0.3 7 ÷ 8	5	6.6 ± 0.5 5 ÷ 8	–	–	1	2.0
2013	17	6.9 ± 0.2 5 ÷ 8	15	6.5 ± 0.1 6 ÷ 8	6	6.3 ± 0.2 6 ÷ 7	6	7.2 ± 0.8 5 ÷ 10
2014	6	6.5 ± 0.5 5 ÷ 8	16	6.6 ± 0.3 5 ÷ 10	6	6.3 ± 0.4 5 ÷ 8	12	5.4 ± 0.3 4 ÷ 7
2015	6	6.0 ± 0.2 5 ÷ 7	5	5.4 ± 0.5 4 ÷ 7	3	8.0 ± 1.0 6 ÷ 9	4	6.5 ± 0.5 6 ÷ 8
2016	2	7.0	6	7.2 ± 0.4 5 ÷ 8	–	–	–	–
2017	25	6.8 ± 0.2 5 ÷ 9	10	6.6 ± 0.4 5 ÷ 8	4	7.0 7 ÷ 7	3	5.0 ± 0.5 4 ÷ 6
2018	1	7.0	4	7.3 ± 0.7 6 ÷ 9	–	–	2	7.0
2019	17	7.1 ± 0.2 6 ÷ 9	23	6.6 ± 0.2 4 ÷ 8	–	–	8	7.1 ± 0.7 5 ÷ 10
2020	15	7.0 ± 0.3 4 ÷ 9	10	5.4 ± 0.4 4 ÷ 7	24	6.5 ± 0.1 6 ÷ 8	27	6.0 ± 0.2 4 ÷ 9
2021	14	6.7 ± 0.2 5 ÷ 9	16	7.1 ± 0.2 5 ÷ 9	2	6.0	6	6.2 ± 0.2 5 ÷ 7
Итого:	113	6.8 ± 0.2 4 ÷ 9	120	6.5 ± 0.3 4 ÷ 10	46	6.6 ± 0.3 5 ÷ 9	71	6.1 ± 0.3 4 ÷ 10

Половая структура популяции. Анализ полового состава популяций красной и красно-серой полевых показал, что в когорте перезимовавших зверьков обоих видов во все годы наблюдений численно преобладали самцы (табл. 5).

Та же картина, за исключением одного периода (2017 г.), наблюдалась в группе не размножающихся сеголеток красной полевки. В группах размножающихся сеголеток обоих видов и не участвующих в репродукции молодых красно-серой полевки самцы и самки в разные годы наблюдений занимали количественное доминирование поочередно. Связь изменчивости соотношения полов с плотностью популяции была выявлена только в самой представительной выборке неполовозрелых сеголеток красной полевки. Коэффициент корреляции доли самцов этой возрастной группы в зависимости от численности полевых составил -0.66 ($p < 0.05$), т. е. в годы высокой численности доля самцов этой возрастной группы снижалась, а доля самок повышалась. Одной из причин выявленной зависимости может служить меньшая активность и соответственно уловистость самок, участвующих в размножении при низкой численности. Аналогичные тенденции были выявлены нами в популяциях обоих видов полевых в пойменных лиственничниках Верхней Колымы и Северного Приохотья (Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012).

Следует согласиться с рядом авторов (Кучерук, Рюмин, 1935; Кошкина, Коротков, 1975; Большаков, Кубанцев, 1984; Анищенко, 1991; Оленев, Григоркина, 2011), что количественное преобладание самцов в уловах связано с их повышенной миграционной активностью в период репродукции. Как показано нами выше, в годы высокой численности в популяциях резко возрастала доля не участвующих в размножении зверьков. По всей видимости, в данной когорте зверьков в силу торможения процесса полового созревания их активность снижалась, и наблюдалось выравнивание в соотношении полов. Таким образом, на наш взгляд, сдвиги в половой структуре популяции в определенной мере являются результатом воздействующего плотностного фактора.

Выживаемость полевых. Наиболее изменчивым демографическим показателем в обеих исследованных популяциях полевых оказалась выживаемость зимующих зверьков в течение продолжительной репродуктивной паузы – от окончания предыдущего до начала следующего сезона размножения (табл. 6).

Данный показатель у полевых в разные годы варьировал от 1.0–1.5 до 97.1–99 % и носил, несмотря на разобщенность динамики численности у обоих видов полевых, как правило, синхронный характер ($r = 0.74$, $p < 0.05$). Сходные данные были получены нами ранее в популяциях этих

Таблица 5. Доля самцов в популяциях красной и красно-серой полевоек в окрестностях оз. Чистое в 2010–2021 гг., %

Table 5. The proportion of males for the red-backed and grey red-backed voles populations in around of Chistoe Lake in 2010–2021, %

Год	Красная полевка						Красно-серая полевка					
	Зимовавшие		Сеголетки размножающиеся		Сеголетки не размножающиеся		Зимовавшие		Сеголетки размножающиеся		Сеголетки не размножающиеся	
	Всего, экз.	Из них самцы, %	Всего, экз.	Из них самцы, %	Всего, экз.	Из них самцы, %	Всего, экз.	Из них самцы, %	Всего, экз.	Из них самцы, %	Всего, экз.	Из них самцы, %
2010	2	50.0	3	33.3	32	56.2	1	0	1	0	17	35.3
2011	8	75.0	21	66.7	44	52.3	1	100	1	0	3	66.7
2012	5	60.0	21	80.9	12	83.3	1	100	3	66.7	—	—
2013	30	66.7	15	33.3	126	60.3	5	60.0	8	62.5	22	54.5
2014	21	80.9	22	36.4	68	58.8	6	50.0	16	50.0	28	50.0
2015	21	71.4	6	16.7	46	54.3	5	80.0	5	20.0	11	72.7
2016	4	75.0	19	68.4	4	100	—	—	—	—	—	—
2017	54	68.5	30	70.0	191	46.6	8	75.0	8	75.0	9	33.3
2018	2	50.0	10	70.0	2	100	1	100	6	66.7	5	40.0
2019	21	57.1	46	54.3	86	59.3	2	100	17	64.7	16	43.8
2020	38	68.4	11	36.4	74	56.8	31	58.1	36	38.9	70	60.0
2021	23	60.9	35	57.1	86	61.6	5	60.0	11	45.5	14	64.3

Таблица 6. Выживаемость (%) красной и красно-серой полевоек в окрестностях оз. Чистое в 2010–2021 гг.

Table 6. Survival (%) of the red-backed and grey red-backed voles around Lake Chistoye in 2010–2021

Год	Красная полевка	Красно-серая полевка
2011	9.1	4.2
2012	10.0	6.7
2013	70.0	66.7
2014	9.6	14.0
2015	33.3	19.5
2016	2.7	1.0
2017	97.1	99.0
2018	1.5	1.7
2019	68.6	12.5
2020	13.3	64.4
2021	9.6	2.2

видов в пойменных лиственничниках Северного Приохотья и континентальной Колымы (Лазуткин, 1995, 1997; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012). Как показал статистический анализ, от зимней выживаемости полевоек зависела их июньская численность. Так, коэффициент корреляции этой связи между ними у красной полевки составил 0.82 ($p < 0.05$), у красно-серой полевки – 0.67 ($p < 0.05$). В свою очередь, как мы уже упоминали, от июньской численности полевоек зависела осенняя численность – для красной полевки $r = 0.78$ ($p < 0.05$), для красно-серой $r = 0.90$ ($p < 0.05$). Таким образом, на наш взгляд, зимняя выживаемость полевоек явилась одним из важнейших демографических показателей, определяющих ту или иную фазу цикла динамики численности.

Представляло интерес выявить факторы, влияющие на смертность полевоек. Прежде всего, обращает на себя внимание то, что после лет высокой численности происходило резкое понижение численности зверьков и, напротив, после низкой осен-

ней плотности численность полевоек в течение репродуктивной паузы снижалась незначительно. Статистический анализ подтвердил наличие обратной зависимости выживаемости грызунов от плотности популяции, достоверной для *Cl. rutilus* ($r = -0.67$; $p < 0.05$) и не достоверной, но также существенной для *Cr. rufocanus* ($r = -0.45$; $p > 0.05$).

Существует точка зрения, что смертность мелких грызунов наиболее высока в так называемые переходные или критические периоды их жизни – осенью и весной (Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Сафронов, 1983). Мы проанализировали воздействие на выживаемость полевоек температурных условий в местах их обитания (см. табл. 2). Действительно, сопоставление выживаемости зверьков обоих видов со средней месячной температурой окружающего воздуха и ее значений под снегом в самые холодные зимние месяцы (с декабря по февраль) связи между ними не выявило. Также оказалась статистически не значимой связь выживаемости полевоек на всем протяжении снегового периода и с температурой воздуха под снегом. Тем не менее на выживаемость зверьков обоих видов оказала положительное влияние температура в атмосферном окружающем воздухе – у красной полевки коэффициент корреляции этой связи с температурой в апреле составил 0.52; $p < 0.05$, а у красно-серой – с температурой в ноябре ($r = 0.49$; $p = 0.05$) и в марте ($r = 0.70$; $p < 0.05$). Примечательно, что именно температура воздуха в апреле оказалась в высокой ранговой корреляционной связи с плотностью популяции красной полевки и на Северо-Востоке европейской части России (Бобрецов, 2016). Таким образом, выживаемость полевоек определялась совместным воздействием внутривидового (плотность зверьков) и внешнего (температура воздуха) регуляторов. В отдельные годы, как мы пока-

жем далее, на изменчивость выживаемости полевок могут оказывать влияние и другие факторы.

Другие факторы в регуляции численности полевок. В экологических исследованиях в числе причин, влияющих на колебания численности мелких млекопитающих, традиционно называются трофические условия жизни зверьков. Как мы уже отмечали, урожайность основных кормов полевок (хвощи, злаки, мхи, лишайники и др.) в районе наших исследований на протяжении всего периода работ была стабильной. Также были несущественными колебания плодоношения другого вида кормов полевок – ягод брусники, голубики и шикши. В отдельные, очень редкие годы, наблюдается высокая урожайность семян лиственницы, являющихся излюбленной и важной составляющей в рационе полевок. По нашим наблюдениям, таким периодом выделился 2016 г., и это совпало с последующей максимальной (97.1–99 %) за все годы выживаемостью полевок обоих видов. Хотя на низкую смертность зверьков, как мы выявили выше, в этот год положительно повлияла и их низкая исходная численность. И даже самая низкая за все годы в зиму 2016/17 г. средняя месячная температура окружающего воздуха (–28.8 °C) и под снегом (от –17.8 до –26.6 °C) в январе (см. табл. 2) не повлияла на успешную перезимовку зверьков. В изучаемом районе изредка наблюдаются чрезвычайно многоснежные зимы. Таковой была зима 2017/18 г., которая, наряду с одними из самых низких (1–2 %) показателей выживаемости полевок, выделялась и таким явлением, как поедание полёвками коры лиственницы, практически не используемой в качестве источника питания в другие годы наших наблюдений. На очень высокую зимнюю смертность зверьков в упомянутом году отрицательное влияние, по-видимому, оказала и их исходная высокая осенняя численность, т. е. в условиях изучаемого лиственничного редколесья эпизодические изменения в качестве кормов полевок могут существенно воздействовать на их выживание и играть определенную роль в комплексе механизмов, регулирующих их численность.

Влияние хищников на элиминацию полевок, оцененное нами ранее в пойменном лиственничнике бассейна р. Челомджа (Чернявский, Лазуткин, 2004), несмотря на значительное представительство там миофагов, в формировании численности лесных полевок было признано весьма незначительным. Как регулятор численности зверьков еще менее значимым, по нашим наблюдениям, он оказался в районе оз. Чистое. Так, в пределах наших учетных линий ласка была отловлена единственный раз за 13 лет. Судя по проведенным нескольким зимним троплениям, следы горностаия здесь обычны, но также редки; соболь и лисица практически отсутствуют. Нужно признать единичным и присутствие на изучаемой территории птиц-миофагов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на более простую экосистему лиственничного редколесья в Северном Приохотье, в сравнении с ранее изученными пойменными лиственничниками бассейна Челомджи и Верхней Колымы, характер динамики численности популяций двух видов лесных полевок, обитающих в этих районах, оказался в значительной мере сходным. В целом плотность полевок в лиственничном редколесье была несколько меньшей, чем в ранее изученных пойменных лесах, но не столь значительно. Для популяции как красной, так и красно-серой полевок были характерны циклические изменения численности, с определенной видовой спецификой. Цикл красной полёвки составлял, как правило, от 2 до 3 лет, красно-серой – 5 лет. У первого вида, как исключение из правила, отмечен период высокой численности в течение 4 лет подряд. Определенной особенностью цикла красной полёвки являлось выпадение фазы роста численности – пик наступал сразу же на следующий год после низкой численности. Не было выявлено значительных отличительных черт в характере изменчивости всего комплекса (сроки репродукции, участие в размножении молодняка, плодовитость, выживаемость, структура популяции) демографических показателей – диапазон их варибельности оказался в пределах значений, описанных нами ранее у этих видов полевок в других частях региона. Выявлены разноточности достоверные связи плотности популяции практически со всеми выше перечисленными демографическими параметрами у зверьков обоих видов. В период размножения наиболее важной являлась доля участвующих в нем сеголеток, а в течение длительной репродуктивной паузы – выживаемость полевок. В свою очередь, выживаемость зверьков оказалась зависимой как от температурных условий осени и весны (а отчасти и состояния кормовой базы), так и от исходной плотности грызунов.

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме: «Млекопитающие Арктики и Субарктики: структура и динамика сообществ, проблемы охраны» № АААА–А18–118010990006–3 (ИБПС ДВО РАН).

ЛИТЕРАТУРА

- Анищенко Т. Г. Половые аспекты стресса // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111. С. 460–475.
- Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. Москва : Наука, 1977. 357 с.
- Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 381 с.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций и ее динамика. Москва : Наука, 1984. 233 с.
- Докучаев Н. Е., Киселев С. В. Необычно раннее начало размножения у мелких млекопитающих на юге

Магаданской области в 2017 г. // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2018. № 3. С. 50–55.

Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.

Замощ М. Н. Климат побережья // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток : Дальнаука, 2006. С. 117–137.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Ленинград : Наука, 1975. 246 с.

Клюкин Н. К. Климат // Север Дальнего Востока. Москва : Наука, 1970. С. 101–129.

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. Москва : Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 5–61.

Курышев С. В., Курышева 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. Москва : Изд-во МГУ, 1935. Вып. 2. С. 93–125.

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.

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. 24 с.

Лазуткин А. Н. Многолетний мониторинг численности лесных полевков в Государственном природном заповеднике «Магаданский» в 1980–2021 гг. : Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. 2021. Вып. 29. С. 319–325.

Лазуткин А. Н., Ямборко А. В., Киселев С. В. Популяционная динамика лесных полевков (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буюнда) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2012. № 4. С. 66–74.

Окулова Н. М. Размножение и смертность в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и

основные факторы, воздействующие на эти процессы // Зоологический журнал. 1975. Т. 54, № 11. С. 1703–1714.

Окулова Н. М., Бернштейн А. Д. Доля размножающихся среди самок-сеголеток – гибкий демографический параметр у лесных полевков // Экология популяций: структура и динамика. Москва, 1995. Ч. 2. С. 667–678.

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

Сафронов В. М. Зимняя экология лесных полевков в Центральной Якутии. Новосибирск : Наука, 1983. 156 с.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.

Тушикова Н. Б., Сидорова Г. А., Коновалов Э. А. Определитель возраста лесных полевков // Фауна и экология грызунов. 1970. Вып. 9. С. 160–167.

Чернявский Ф. Б., Короленко Г. Е. Динамика численности и изменчивости некоторых популяционных показателей красной полевки на Крайнем Северо-Востоке Сибири // Экология. 1979. № 1. С. 80–88.

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

Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н., Ямборко А. В. Динамика и демография популяций лесных полевков (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2007. № 2. С. 107–112.

Fuller W. A. Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: Numbers and survival // Canadian Journal of Zoology. 1977. Vol. 55, No. 1. P. 42–55.

Kalela O. Regulation of reproduction rate in subarctic population of *Clethrionomys rufocanus* (Sund) // Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Ser. A. 1957. Vol. 4, No. 34. P. 1–60.

Kalela O. On fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Ser. A IV. Biologica. 1962. Vol. 66. P. 1–38.

Lidicker W. Z. In defense of a multifactor perspective in population ecology // Journal of Mammalogy. 1991. Vol. 72, No. 3. P. 631–635.

Stenseth N. C. *Clethrionomys* biology: Population dynamics, dispersal, reproduction and social structure // Annales Zoologici Fennici. 1985. Vol. 22. P. 205–395.

Поступила в редакцию 23.12.2022 г.

Поступила после доработки 10.02.2023 г.

POPULATION DYNAMICS AND DEMOGRAPHY OF THE RED-BACKED AND GREY RED-BACKED VOLES IN THE SPARSE LARCH FOREST OF THE NORTHERN PRIOKHOTYE

A. N. Lazutkin

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

The article presents the results of 13-year (2010–2022) studies of the dynamics of the red-backed and grey red-backed vole number in the sparse larch forest of the Northern Priokhotye. The author describes cyclicism in population fluctuations and variability of demographic indicators

of populations. The relationship of population density with external and intrapopulation factors is analyzed. The results of the study have been compared with similar data from other parts of the area.

Keywords: northern red-backed and grey red-backed voles, population dynamics, demographic indicators, population regulation factors, Northern Priokhotye.

REFERENCES

- Anishchenko, T. G., 1991. Sexual Aspects of Stress, *Uspekhi Sovremennoy Biologii*. 111, 460–475 [In Russian].
- Bashenina, N. V., 1977. Ways of Adaptation of Mouse-like Rodents. Moscow, Nauka [In Russian].
- Bobretsov, A. V., 2016. Population Ecology of Small Mammals in the Plain and Mountain Landscapes of the North-East of the European Russia. Moscow, KMK Scientific Press Ltd. [In Russian].
- Bolshakov, V. N., Kubantsev, B. S., 1984. Sexual Structure of Populations and Its Dynamics. Moscow, Nauka [In Russian].
- Chernyavsky, F. B., Korolenko, G. E., 1979. Dynamics of the Number and Variability of Some Population Indicators of the Northern Red-backed Vole in Siberia's Far North-East, *Ecology*. 1, 80–88 [In Russian].
- Chernyavsky, F. B., Lazutkin, A. N., 2004. Cycles of Lemmings and Voles in the North. Magadan, IBPN FEB RAS [In Russian].
- Chernyavsky, F. B., Lazutkin, A. N., Yamborko, A. V., 2007. Dynamics and Demography of Populations of Forest Voles (R. *Clethrionomys*) in the Taiga Zone of the Right Bank of the Kolyma, *Vestnik NESCFEB RAS*. 2, 107–112 [In Russian].
- Dokuchayev, N. Ye., Kiselyov, S. V., 2018. Unusually Early Beginning of Small Mammals Reproduction in the South of Magadan Oblast in 2017, *Vestnik NESCFEB RAS*. 3, 50–55 [In Russian].
- Fuller, W. A., 1977. Demography of Subarctic Populations of *Clethrionomys gapperi*: Abundance and Survival, *Canadian Journal of Zoology*. 55, 1, 42–55.
- Ivanter, E. V., 1975. Population Ecology of Small Mammals the USSR's Northwest Taiga. Leningrad, Nauka [In Russian].
- Kalela, O., 1957. Regulation of Reproduction Rate in Subarctic Population of *Clethrionomys rufocanus* (Sund), *Annales Academiae Scientiarum Fennicae A*. 4 'Biol.', 34, 1–60.
- Kalela O., 1962. On Fluctuations in the Numbers of Arctic and Boreal Small Rodents as a Problem of Production Biology, *Annales Academiae Scientiarum Fennicae Ser. A IV. Biologica*. 66, 1–38.
- Klyukin, N. K., 1970. Climate, *North of the Far East*. Moscow, Nauka. 101–129 [In Russian].
- Koshkina, T. V., 1974. Population Regulation of the Rodent Number : Avtoref. Diss. ... Doktora Biol. Nauk. Sverdlovsk [In Russian].
- Koshkina, T. V., Korotkov, Yu. S., 1975. Regulatory Adaptations in Red Vole Populations in the Optimum Range, *Fauna and Ecology of Rodents*. Moscow, Lomonosov Moscow State University. 12, 5–61 [In Russian].
- Kucheruk, V. V., Ryumin, A. V., 1935. Materials on the Study of Gray Vole Populations, *Collection of Student Scientific Societies' Works*. Moscow, Moscow State University. 2, 93–125 [In Russian].
- Kuryshchev, S. V., Kuryshcheva, L. P., 1988. Demographic Indicator Dynamics in the Course of the Forest Vole (Genus *Clethrionomys*) Population Cycle in Priokhotye, *Ecology*. 6, 24–29 [In Russian].
- Lazutkin, A. N., 1995. Assessment of Winter Survival Factors for the Northern Red-backed Vole (*Clethrionomys rutilus*) in Northern Priokhotye, *Fauna and Ecology of Mammals of North-East Siberia*. Magadan, NESCFEB RAS. 72–81 [In Russian].
- Lazutkin, A. N., 1997. Dynamics of Abundance and Variability of Ecological and Physiological Indicators in Red Backed Voles (g. *Clethrionomys*) in the Northern Priokhotye : Avtoref. Diss. ... Kandidata Biol. Nauk. Vladivostok [In Russian].
- Lazutkin, A. N., 2021. Long-term Monitoring of the Red Backed Voles Number in the Magadansky State Nature Reserve in 1980–2021, *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*. 29, 319–325 [In Russian].
- Lazutkin, A. N., Yamborko, A. V., Kiselyov, S. V., 2012. Population Dynamics of Red-backed Voles (g. *Clethrionomys*) in the Upper Reaches of the Kolyma (Buyunda River), *Vestnik NESCFEB RAS*. 4, 66–74 [In Russian].
- Lidicker, W. Z., 1991. In Defense of a Multifactor Perspective in Population Ecology, *Journal of Mammalogy*. 72, 3, 631–635.
- Okulova, N. M., 1975. Reproduction and Mortality in the Population of the Northern Red-backed Vole (*Clethrionomys rutilus*) and the Basic Factors Affecting These Processes, *Zoologicheskii Zhurnal*. 54, 11, 1703–1714 [In Russian].
- Okulova, N. M., Bernshtein, A. D., 1995. The Proportion of Breeding Youngsters among Females: A Flexible Demographic Parameter in Forest Voles, *Ecology of Populations: Structure and Dynamics*. Moscow. P. 2, 667–678 [In Russian].
- Olenev, G. V., Grigorkina, E. B., 2011. Dynamic Sex Ratio in Populations of Cyclomorphic Mammals (Rodentia, Cricetidae, Muridae), *Zoologicheskii Zhurnal*. 90, 1, 45–58 [In Russian].
- Safronov, V. M., 1983. Winter Ecology of Forest Voles in Central Yakutia. Novosibirsk, Nauka [In Russian].
- Semyonov-Tyan-Shansky, O. I., 1970. Cyclicity in Forest Vole Populations, *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists, Department of Biology*. 75, 2, 11–26 [In Russian].
- Stenset, N. S., 1985. Biology of *Clethrionomys*: Population Dynamics, Settlement, Reproduction, and Social Structure, *Annales Zoologici Fennici*. 22, 205–395.
- Tupikova, N. B., Sidorova, G. A., Kononov, E. A., 1970. Identification Guide for the Age of Forest Voles, *Fauna and Ecology of Rodents*. 9, 160–167 [In Russian].
- Zamoshch, M. N., 2006. Climate of the Coast, *Landscapes, Climate, and Natural Resources of the Tauysk Bay (Sea of Okhotsk)*. Vladivostok, Dalnauka. 117–137 [In Russian].
- Zhigalsky, O. A., 2002. Analysis of Small Mammals Population Dynamics, *Zoologicheskii Zhurnal*. 81, 9, 1078–1106 [In Russian].