

УДК 599.323.4:591.526

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS*, RODENTIA) В СЕВЕРНОМ ПРЕДУРАЛЬЕ ЗА ПОЛУВЕКОВОЙ ПЕРИОД

© 2009 г. А. В. Бобрецов

Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, Якша 169436, Россия

e-mail: [pechilzap@mail.ru](mailto:pechilzap@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.08.2008 г.

Проведен анализ динамики численности красной полевки за полувековой период в Северном Предуралье (Печоро-Ильчский заповедник), который выявил циклические изменения обилия вида. Показано, что внешние факторы (погодные, кормовые, хищники) не в состоянии инициировать эти изменения, но они определяют длительность и особенности отдельных фаз. Ведущая роль в динамике популяций даже в пессимальных условиях среды и при невысокой плотности животных принадлежит механизмам популяционной авторегуляции. Их взаимодействие с внешними факторами и обуславливают периодические изменения численности красной полевки в Северном Предуралье.

Несмотря на огромное количество работ, посвященных динамике популяций мелких млекопитающих, закономерности изменений их численности до сих пор остаются недостаточно изученными, хотя и представляют большой практический интерес. Это обусловлено сложностью и неоднозначностью протекания популяционных процессов и характером их взаимодействия со средой. Сама проблема изучения динамики численности животных включает в себя решение двух вопросов – определение типа изменчивости популяций и выявление факторов, определяющих эту вариабельность.

Лесным полевкам северной части Евразии свойственны два типа популяционной динамики. Среди них наиболее широко известны периодические колебания численности (Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Fuller, 1977; Европейская рыжая полевка, 1981; Henttonen et al., 1984; Hansson, Henttonen, 1985; Чернявский, Лазуткин, 2004 и др.), получившие название популяционных циклов (Krebs, Myers, 1974; Башенина, 1977; Бигон и др., 1989). Вместе с тем для одних и тех же видов отмечены популяции, у которых многолетняя динамика численности носит нециклический характер (Башенина, 1977; Hansson, Henttonen, 1989; Окулова, 1994).

В настоящее время не вызывает сомнения, что изменения численности мелких грызунов находится под контролем многих факторов (Ивантер, 1975; Lidicker, 1988; Шилов, 1991; Евсиков, Мошкин, 1994; Krebs, 1996; Жигальский, 2002 и др.), а проблема изучения популяционной динамики является многоуровневой (Межжерин, 1979). При этом вклад эндогенных и экзогенных факторов в динамику животных в разных географических ре-

гионах может существенно различаться. В оптимальных для вида частях ареала возрастает роль авторегуляторных популяционных механизмов (Кошкина, 1974; Окулова, Мышкин, 1973; Жигальский, 1994), в пессимальных районах – значение абиотических факторов среды (Наумов, 1945; Ивантер, 1975). Однако даже в пессимуме ареала вклад популяционных процессов в динамику численности животных достаточно велик (Жигальский, 2002). Считается также, что эндогенные факторы определяют существование циклических, а экзогенные – нециклических популяций (Hansson, Henttonen, 1985).

Современные статистические методы анализа позволяют более адекватно исследовать разные аспекты данной проблемы. Применение спектрального анализа выявило, что колебания численности популяций ряда видов грызунов, ранее считавшиеся циклическими, в действительности являются случайными (Krebs, 1996). Поэтому для получения надежных результатов требуются длинные ряды наблюдений. Некоторые авторы не рекомендуют использовать ряды, включающие менее 30 последовательных значений (Пузаченко, Пузаченко, 2001). Однако более длительные исследования популяционной динамики животных относительно редки. Такие данные чаще всего накапливаются в заповедниках усилиями нескольких поколений специалистов, использующих одни и те же методики, в силу специфики задач, ориентированных на многолетний мониторинг.

В настоящей работе рассматриваются особенности структуры временного ряда численности одного из самых многочисленных видов мелких грызунов верхнепечорской тайги – красной полевки – за более чем полувековой период. Анали-

зируется роль некоторых внешних и внутренних факторов в ее популяционной динамике.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ, РАЙОН РАБОТЫ

Материалом для данной работы послужили многолетние данные (1951–2003 гг.) по численности красной полевки Печоро-Ильчского заповедника. В 1951 г. в окрестностях Якши О.И. Семеновым-Тянь-Шанским были организованы постоянные учеты мелких млекопитающих. Дважды за сезон – весной (в конце мая) и осенью (в начале сентября) – на стационарной линии в ельнике зеленомошном выставлялось в линию 100 ловушек Геро одна от другой через каждые 10 м. В качестве приманки использовали хлебные кубики, смоченные в растительном масле. Учет проводился в течение 5 суток. За показатель относительной численности принимали число особей, приходящихся на 100 ловушко-суток (л-с). Всего было отработано 52410 ловушко-суток и отловлено 3216 зверьков 13 видов. Более половины сборов пришлось на красную полевку (54.5%).

В течение семи лет (1987–1993 гг.) рядом со стационарной линией проводились зимние учеты мелких млекопитающих (конец февраля – март). Ловушки устанавливали в вырытых в снегу нишах и подснежных пустотах под упавшими деревьями. Уловистость животных в них в этот период была хорошей. Результаты этих учетов использовались для косвенной оценки зимней смертности животных.

Для анализа структуры временных рядов применялись автокорреляционный и спектральный анализ. Вычисления проводились с использованием программного пакета Statistica for Windows 6.0 (модуль “Временные ряды”). Предварительно была проведена процедура нормализации исходных данных – их логарифмирование, так как распределение годовых показателей численности сильно уклонялось от нормального распределения (его соответствие проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова). Коррелирование показателей численности ряда между собой при возрастающем временном интервале (лаге) позволяет получить коэффициенты автокорреляции, на основании которых оценивается наличие периодических составляющих. Наглядно их присутствие отображает коррелограмма (график значений корреляции для различных интервалов времени): значения, превышающие показатели двух стандартных ошибок, и будут указывать на существование циклов определенной длительности.

Использование спектрального анализа предполагает выполнение требования стационарности временного ряда (удаление линейного тренда и т.д.). В модуле “Временные ряды” данная процедура выполняется автоматически. Поиск пери-

одичности осуществлялся при помощи периодограммы (графика зависимости интенсивности колебаний от их частоты). Ярко выраженные пики на соответствующих частотах (в данном случае годах) свидетельствуют о присутствии периодических составляющих определенной протяженности. Их значимость проверялась по таблице результатов.

Полученные данные сопоставлялись с другим показателем – индексом цикличности (Hansson, Henttonen, 1985), который нередко используется в современных работах. Он представляет собой среднее квадратическое отклонение логарифмов численности. Пороговым значением при расчетах данного показателя является величина 0.5. Если он превышает это значение, то популяция считается циклической.

Для выявления связей численности животных с факторами среды применяли непараметрические и параметрические статистические методы. В первом случае широко использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Холлендер, Вульф, 1983), во втором – линейный множественный регрессионный анализ (Ферстер, Ренц, 1983). Регрессионное моделирование, по мнению Окуловой (2001), наилучшим образом подходит для анализа таких связей. Оно с успехом применяется в современных исследованиях динамики популяций (Жигальский, 2002; Кшнясев, 2004 и др.). Для выявления совместного влияния факторов использовали двухфакторный дисперсионный анализ (Плохинский, 1970).

Местоположение популяции в ареале, природные условия региона – ключ к пониманию процессов, протекающих в популяциях мелких млекопитающих. Поэтому ниже приводим краткую характеристику стационара полевых работ. Он расположен на восточной окраине Русской равнины в пределах Верхне-Печорской низменности. Среднегодовая температура воздуха составляет здесь  $-0.8^{\circ}\text{C}$ , годовая сумма осадков 627 мм. Наиболее продолжительный сезон года – зима. Средние даты ее наступления приходятся на 23 октября. Снег лежит в среднем в течение 203 дней. Средняя температура самого холодного месяца января составляет  $-17.9^{\circ}\text{C}$ . Высота снежного покрова достигает в среднем 80.6 см. Средняя дата наступления весны (установление средней суточной температуры воздуха выше  $0^{\circ}$ ) приходится на 13 апреля. На открытых местах снег сходит 4 мая, а в ельниках он лежит до 19 мая. Весной довольно часты возвраты холодов. Обычно даты последних заморозков приходятся на конец первой декады июня. Лето относительно короткое, но сравнительно теплое. Средняя температура июля  $+16.4^{\circ}\text{C}$ . Первые осенние заморозки начинаются с середины третьей декады августа. Начало осени, которое датируется 3 сентября, ча-

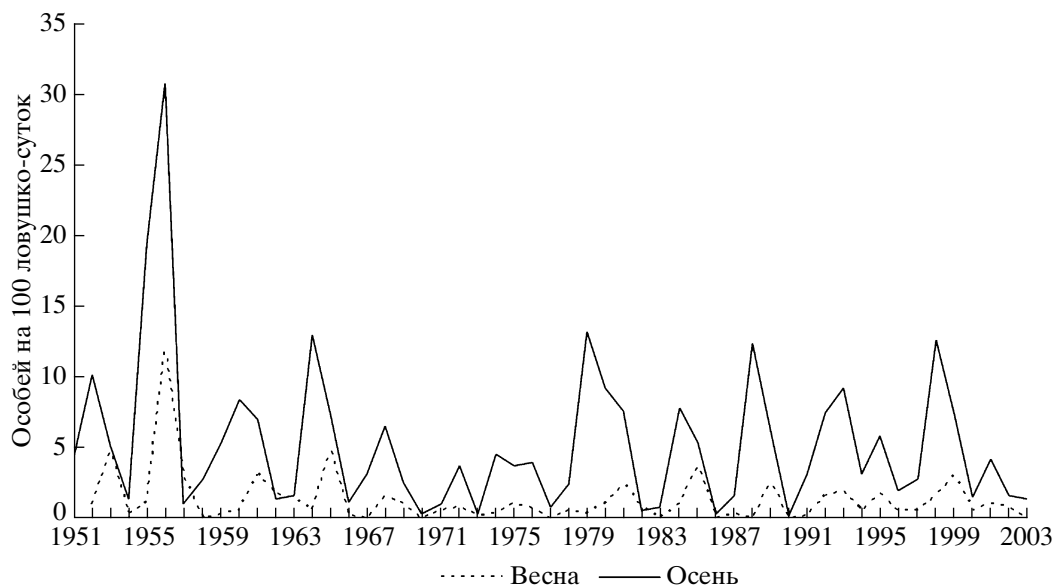


Рис. 1. Динамика численности красной полевки на равнинном участке Печоро-Илычского заповедника.

сто сопровождается устойчивой ясной погодой, которая затем сменяется пасмурной и дождливой. В конце сентября обычен мокрый снег.

В растительном покрове района господствуют сосновые леса разных типов (85.9%), массивы которых перемежаются болотами. Ельники, наиболее оптимальные местообитания для грызунов, занимают здесь незначительные площади (11.2%) и приурочены в основном к долинам рек. Все это позволяет рассматривать равнинную часть заповедника как территорию с относительно пессимальными условиями существования для мелких млекопитающих.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Характеристика временного ряда численности красной полевки

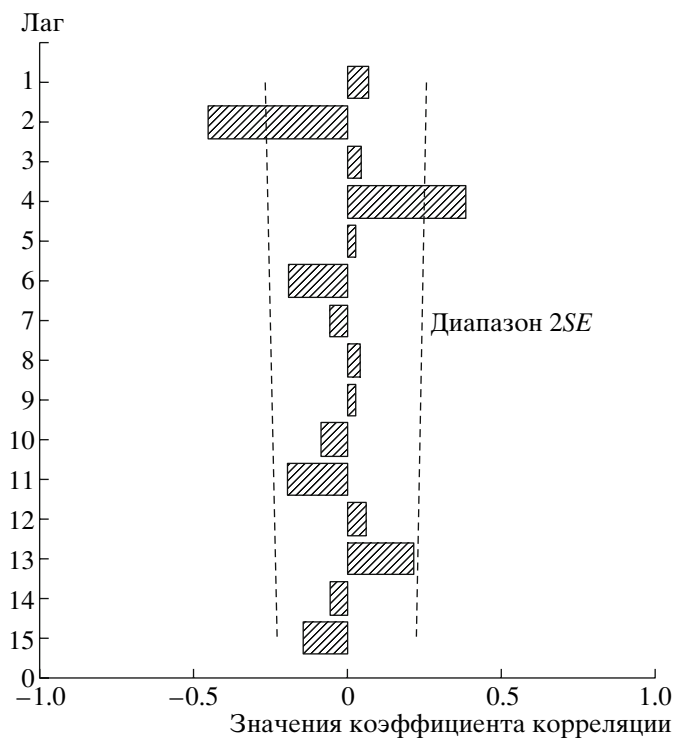
Сезонная динамика популяции красной полевки типична для лесных полевок умеренной зоны. Весной, в начале сезона размножения численность красной полевки обычно низкая, показатели обилия изменялись по годам от 0 до 11.8 экз. и составили в среднем 1.3 экз. на 100 л-с. Чаще всего весенняя численность вида колебалась в пределах 0–4.8 экз. на 100 л-с. В течение лета обилие животных возрастает и по окончании репродуктивного периода в третьей декаде августа – сентябре популяция красной полевки достигает сезонного пика. Показатели осенней численности варьировали от 0.2 до 30.8 экз. и в среднем составили 5.3 экз. на 100 л-с.

Вид в равнинной части Печоро-Илычского заповедника по сравнению с другими районами Северо-Востока европейской части страны (Бобре-

цов, Куприянова, 2002) относительно малочислен. Осенняя численность даже в благоприятные годы обычно не превышала 20.0 экз. на 100 л-с. Лишь однажды за 53 года наблюдений этот показатель превысил 30.0 экз. на 100 л-с. Таким образом, осенняя численность полевок в верхнепечорской тайге с учетом этого максимального значения изменялась в 154 раза. Такая амплитуда колебаний обилия вида – одна из самых максимальных на севере Русской равнины. Это в частности подтверждает наше мнение о том, что красная полевка в равнинной части заповедника находится далеко не в лучших условиях существования.

Многолетние колебания численности вида носят здесь явно периодический характер (рис. 1). Статистические методы обработки временных рядов подтвердили наличие закономерной периодичности в динамике популяции красной полевки. При расчете автокорреляционной функции значимыми оказались периоды в 4 и 2 года (рис. 2). В первом случае коэффициент корреляции составил +0.37, во втором случае – –0.45. Это означает, что пики численности полевок регистрируются каждые 4 года, но в промежутках между ними происходит ее падением чаще всего на 2-й год. Кроме того, коррелограмма демонстрирует отсутствие затухания, что также подтверждает циклический характер временного ряда. Сходные результаты дал и спектральный анализ. Периодограмма (рис. 3) указывает на существование ярко выраженного 4-летнего цикла численности красной полевки.

При этом показатель индекса цикличности не превысил 0.48, то есть данную популяцию в таком случае нельзя считать циклической, что противо-

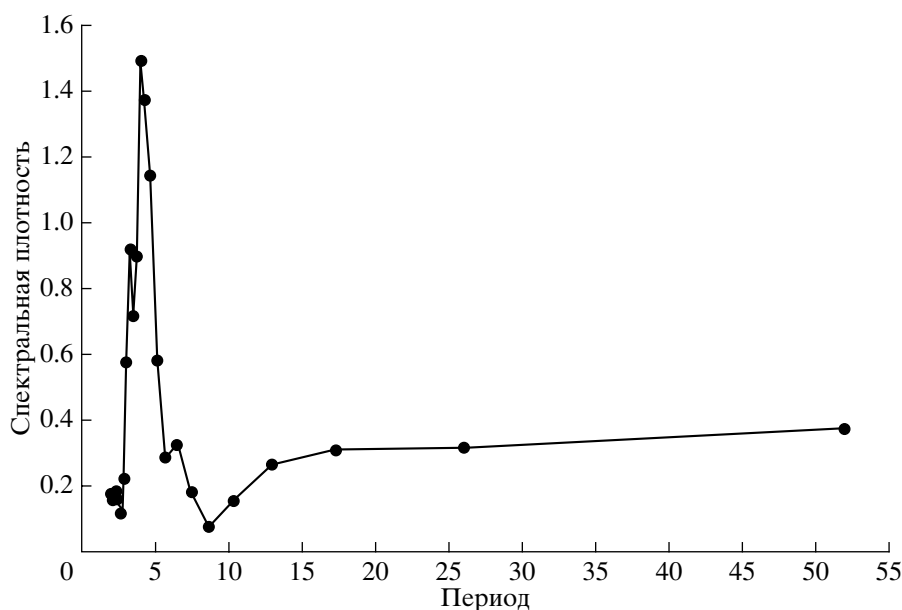


**Рис. 2.** Коррелограмма изменений численности красной полевки на равнинном участке Печоро-Ильчского заповедника.

речит приведенным выше результатам статистических тестов. Поэтому к определению типа динамики популяций мелких млекопитающих только на основе индекса цикличности следует подходить осторожно. По мнению ряда исследо-

вателей, он в большей степени отражает амплитуду колебаний численности, чем их регулярность или длину периода (Жигальский, 1989; Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996). Это хорошо иллюстрируют и наши данные. Исходный ряд численности красной полевки был разбит примерно на четыре равные части. Для увеличения числа таких рядов были использованы также данные по обилию вида в предгорном районе заповедника. В результате было получено шесть временных рядов по 13–15 лет. Для каждого из них были рассчитаны показатели амплитуды колебаний обилия и индекса цикличности. Связь между этими показателями оказалась очень высокой ( $r = 0.94$ ,  $p \leq 0.005$ ). Для временного ряда с максимальной амплитудой колебаний (более 66 раз) величина индекса цикличности составила 0.62. Во всех остальных случаях, когда популяция изменялась по годам менее чем в 30 раз, он колебался в пределах от 0.32 до 0.46. Наиболее высокие значения этого индекса будут в том случае, когда показатели обилия в период депрессии не превышают 1 экз. на 100 л-с (Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996), что было подтверждено и нашими исследованиями по динамике численности лесных полевков на Европейском Севере (Бобрецов, Куприянова, 2002). Такие депрессии – обычное явление в периферийных популяциях или в популяциях, обитающих в пессимальных условиях среды.

Таким образом, для красной полевки Северного Предуралья характерны циклические колебания численности. Впервые они были описаны для данного района Тепловым (1960). Продолжитель-



**Рис. 3.** Спектральная плотность варьирования численности красной полевки в равнинной тайге Печоро-Ильчского заповедника.

ность циклов варьирует от 3 до 5 лет. За период наблюдений было отмечено 14 циклов.

При их описании была принята схема деления цикла на четыре фазы: нарастания, пика, спада и депрессии (Чернявский, Ткачев, 1982; Жигальский, Кшняев, 2000). Начальной считалась фаза нарастания (подъема) численности, которой соответствовал год увеличения обилия после фазы депрессии. Последняя означала минимальный уровень численности за ряд лет. Показатели обилия изменялись в этой фазе от 0.2 до 3.2 экз. на 100 л-с (в среднем  $1.1 \pm 0.2$  экз.). За фазу пика принимался год самой высокой численности, после которого следовало ее снижение. Поэтому показатель обилия не всегда соответствовал максимальному уровню численности и колебался в этой фазе от 3.8 до 30.8 экз. (в среднем  $10.2 \pm 1.8$ ) на 100 л-с. Высокая численность полевков отмечена в 1952, 1955–56, 1964, 1979, 1988 и 1998 гг. В эти годы обилие животных превышало 10 экз. на 100 л-с. Высота пиков и глубина депрессий значительно менялись во времени.

Более половины (57.1%) всех циклов имели продолжительность по четыре года. В этом случае регистрировались все четыре фазы. Наиболее изменчивыми оказались фазы нарастания и спада численности, что было отмечено, например, и у красной полевки Северо-Восточной Сибири, где фаза роста продолжалась от 1 до 3 лет, а фаза спада обилия – чаще всего 2–3 года (Чернявский, Лазуткин, 2004). В зависимости от их продолжительности меняется длительность циклов. В верхнепечорской тайге у данного вида только дважды (14.3%) отмечено увеличение циклов до пяти лет. В первом случае вместо одного года рост численности продолжался два года (1958–1962 гг.), во втором – падение обилия животных растянулось на период более года (1978–1982 гг.). Асимметричные циклы (выпадение фазы роста или падения численности) наблюдались всего три раза (21.4%).

Продолжительность цикла, а следовательно, и длительность его отдельных фаз зависит от уровня численности, а также погодных и кормовых условий, то есть экологической обстановки года (Ивантер, 1975). В качестве иллюстрации данного положения приведем описания нескольких различных циклов. Особенностью первого из них (1955–1957 гг.) является высокий уровень численности и как следствие этого асимметричность цикла. Он характеризовался резким подъемом плотности населения красной полевки уже в первый год, когда численность животных увеличилась с 1.2 экз. весной до 19.4 экз. на 100 л-с осенью. Обычно при таком высоком уровне в условиях незначительной емкости местообитаний на следующий год должен был последовать крах популяции. Однако этого не произошло. В 1955 г.

для мелких грызунов сложилась уникальная кормовая ситуация – были отмечены высокие урожаи семян хвойных ели (5 баллов по Каперу), сосны (4 балла) и ягод черники (4 балла) и брусники (3 балла). Необычно теплой осенью (в октябре средняя температура воздуха превысила средне-многолетний показатель на  $3.2^\circ$ ) семена ели в массе высыпались на землю еще до снега. Поэтому полевки благополучно пережили зиму. Их относительная численность в конце мая 1956 г. составила 11.8 экз. на 100 л-с – рекордный для весны показатель. Зверьки рано приступили к размножению, в результате их обилие в конце сезона достигло максимального для равнинного района заповедника показателя – 30.8 экз. на 100 л-с. На третий год последовал резкий спад численности популяции, которая сразу вошла в фазу депрессии (1.0 экз. на 100 л-с).

Следующий цикл (1958–1962 гг.) был самым продолжительным. Нарастание численности происходило в течение двух лет. В конце лета первого года показатель обилия составил 2.8 экз., на второй год только – 5.4 экз. на 100 л-с. Этот период отличался холодными веснами, а также слабыми урожаями ягод и семян хвойных деревьев. Численность на фазе пика (8.4 экз. на 100 л-с) была ниже среднемноголетнего показателя для данной стадии цикла. Видимо, поэтому на четвертый год спад обилия полевков был незначительным (7.0 экз. на 100 л-с).

Другой пятилетний цикл (1978–1982 гг.) характеризовался длительной фазой спада численности, затянувшейся на два года. При этом уровень обилия животных был относительно высоким. Показатели численности после фазы пика (13.2 экз.) понизились в первый год только до 9.2 экз., а на второй – до 7.6 экз. на 100 л-с. Погодные и кормовые условия этих лет были вполне благоприятными для полевков. В 1980 г. были отмечены обильные урожаи (по 4 балла) брусники и семян ели, которые позволили животным благополучно пережить зиму, но не смогли остановить дальнейшего падения численности животных.

В многолетнем аспекте в динамике численности красной полевки выделяются три периода, которые различаются средним уровнем обилия, глубиной депрессий и высотой пиков. Относительно высокой была плотность вида с 1951 по 1966 гг. Средняя численность полевков за этот период составила 7.5 экз. на 100 л-с. В годы депрессий показатели обилия не опускались ниже 1.0 экз. на 100 л-с. Второй период (1967–1977 гг.) характеризовался низкой численностью животных (в среднем 2.8 экз.), незначительными по высоте пиками (4.7 экз.) и глубокими депрессиями (ниже 0.8 экз. на 100 л-с). Начало его совпало с заметным похолоданием, когда среднегодовая температура воздуха опускалась до  $-4.2^\circ\text{C}$ . С 1978 г. численность

**Таблица 1.** Оценка влияния различных средовых факторов на динамику численности красной полевки по результатам регрессионного анализа

Фактор	$\beta$	$t$	$p$
Температура воздуха			
в апреле текущего года	-0.251	2.18	0.035
в декабре предыдущего года	-0.473	3.70	0.001
в июне текущего года	+0.277	2.42	0.020
в сентябре предыдущего года	+0.329	2.86	0.007
в октябре предыдущего года	+0.322	2.74	0.009
Сумма осадков			
в июне текущего года	-0.344	2.96	0.005
в июле текущего года	-0.201	1.75	0.087
Урожай ягод брусники	+0.167	1.41	0.017

Примечание.  $\beta$  – стандартизированный коэффициент регрессии,  $t$  – критерий Стьюдента,  $p$  – уровень значимости.

красной полевки вновь увеличилась и в среднем за все последующие годы составила 5.0 экз., в фазе пика – 9.9 экз., а в фазе депрессии – 1.0 экз. на 100 л-с.

#### Роль разных факторов в динамике численности красной полевки

Комплексная природа динамики численности лесных полевок не исключает существенной роли отдельных факторов, значение которых может меняться в разные фазы цикла. В северных популяциях грызунов, находящихся в пессимальных условиях, к числу важнейших и постоянно действующих факторов относятся погодные условия (Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975). В Карелии, например, они на 80% определяют обилие перезимовавших рыжих полевок в июне (Ивантер, Жигальский, 2000). На севере Архангельской обл. осенняя численность красной полевки находится под контролем 37 погодных факторов (Окулова и др., 2004).

Для Печоро-Илычского заповедника известно, что в дождливые и холодные годы у лесных полевок наблюдаются депрессия или спад численности (Теплов, 1960). Для более полного выявления связей между показателями осенней численности и среды нами было проанализировано 24 погодных и фенологических параметров. При этом ранговый корреляционный анализ выявил только один значимый фактор – среднюю температуру воздуха в апреле ( $r = -0.41$ ,  $p < 0.01$ ). Использование линейного множественного регрессионного анализа показало уже 6 параметров среды (табл. 1). Такое расхождение в числе связей, выявленных при использовании разных методов, объясняется тем, что методы параметрической статистики обладают более широкими разрешающими возможностями по сравнению с непара-

метрическими. Наиболее значимыми оказались связи численности красной полевки с температурным режимом определенных периодов года – сентября, октября и декабря предыдущего года, апреля и июня текущего сезона.

Теплая погода в июне текущего года благоприятно отражается на размножении красной полевки, а в сентябре и октябре предыдущего года способствует ее зимнему выживанию. В первой декаде декабря высота снежного покрова обычно превышает 30 см, поэтому сильные морозы в этот период практически не оказывают влияния на численность вида. Однако резкое потепление и разрушение снежного покрова с последующими морозами увеличивает зимнюю смертность животных.

Прохладная погода в апреле благоприятно влияет на осеннюю численность красной полевки. Это связано с тем, что наибольшая смертность животных в печорской тайге наблюдается ранней весной в период их полового созревания. Положительные температуры в апреле раньше времени разрушают снежный покров, вызывая нестабильность условий среды в приземном слое: в результате частых возвратов холодов значительная часть зверьков гибнет.

Зимние учеты показали, что в шести случаях из семи индексы численности красной полевки в конце зимы практически не отличались от таковых осенью предыдущего года. Более того, они были несколько выше за счет некоторой концентрации животных в данном местообитании в этот период. Так, осенью 1988 г. численность полевок в ельнике зеленомошном достигала 12.4 экз., в середине марта 1989 г. 17.5 экз., но уже в конце мая этот показатель уменьшился до 2.6 экз. на 100 л-с. В 1992–1993 гг. обилие изменялось соответственно от 7.5 до 6.0 и 2.0 экз. на 100 л-с. Лишь однажды (1989–1990 гг.) накануне депрессии чис-

ленности вида была отмечена значительная зимняя смертность животных. В сентябре 1989 г. показатель обилия составил 6.2 экз. на 100 л-с. В конце февраля следующего года он уменьшился до 1.0 экз., а в конце мая зверьки перестали регистрироваться в уловах. Погодные условия предзимья и зимы были вполне благоприятными, поэтому, скорее всего, отход животных был вызван какими-то внутренними причинами.

Следует отметить, что перечисленные выше факторы, к которым следует отнести также количество осадков июня текущего года, вносят основной вклад и в изменения численности рыжей полевки Карелии (Ивантер, Жигальский, 2000) и красной полевки севера Архангельской области (Окулова и др., 2004). По сравнению с этими регионами число средовых факторов в печорской тайге существенно сокращается.

Полученные результаты подтверждают известную закономерность – роль внешних условий в жизни мелких млекопитающих усиливается в так называемые “переходные” периоды – весной во время таяния снега и осенью во время формирования постоянного снежного покрова. Для Северного Предуралья это апрель – первая половина мая и конец октября – начало декабря, но наиболее значимым периодом является первый.

Снежный покров, играющий большую роль в динамике численности мелких млекопитающих в других частях ареала (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975; Sonerud, 1986), в условиях Северного Предуралья не оказывает влияния на численность животных, на что в свое время указывал еще Теплов (1960). Высота снега здесь значительно больше, чем в других районах европейской части России и это нивелирует резкие перепады температуры воздуха у поверхности земли. Вследствие этого, как показали приведенные выше данные, смертность полевок зимой в целом незначительна.

Многие исследователи связывают изменения численности лесных полевок с урожаем кормов, главным образом семян хвойных деревьев (Формозов, 1948; Башенина, 1951; Теплов, 1960; Попов, 1989 и др.). В годы урожая их доля в питании красной полевки печорской тайги значительно увеличивается. Однако семена хвойных деревьев становятся доступными для полевок после их высыпания на землю или в результате сбрасывания шишек птицами, главным образом клестами. В начале лета 1989 г. были подсчитаны запасы “кислой” шишки ели. Несмотря на относительно невысокий урожай (2 балла по Капсеру) они оказались значительными, в ельниках зеленомошных на 1 га приходилось в среднем 41 тыс. шишек. Около 15% этих запасов были уничтожены полемками. Обилие семян ели оказывает значительное влияние на численность зверьков только в не-

которые годы. Как уже упоминалось выше, мощный урожай семян ели в 1955 г. обусловил вспышку численности красной полевки в заповеднике на следующий год. Однако аналогичный урожай в 1985 г. не смог предотвратить дальнейшее снижение численности этого вида. В первом случае популяция вида находилась на фазе подъема численности, во втором – на фазе спада. Резкое падение обилия красной полевки на фоне обильных урожаев семян ели (4 балла) предшествующего сезона наблюдалось также в 1952, 1962 и 1990 гг. Поэтому за полувековой период наблюдений связь численности полевок с урожайностью семян хвойных деревьев, в частности ели, оказалась очень слабой и статистически не достоверной ( $r = 0.16$ ,  $p > 0.05$ ).

Неоднозначным образом влияют на численность полевок и урожаи кедр. Например, Теплов (1960) связывал увеличение плотности красной полевки в Печоро-Илычском заповеднике с плодоношением этой древесной породы. Однако на многолетних материалах достоверная положительная связь между ними не выявлена. В то же время мощные локальные урожаи кедровых орехов в некоторые годы, безусловно, могут поддерживать высокую численность полевок. Так, в 1986 г. на фоне очень слабого плодоношения кедр (1 балл) на большей части заповедника была отмечена депрессия численности красной полевки (0.4 экз. на 100 л-с). В марте 1987 г. был обнаружен участок тайги на востоке горного района, где урожай семян этой древесной породы был очень высоким (4–5 баллов). Здесь наблюдалась интенсивная миграция кедровок из-за Урала, которые в массе сбрасывали шишки на снег. Их семенами интенсивно кормилась красная полевка, численность которой составляла на этом участке 14.6 экз. на 100 л-с.

Другая важная группа кормов – ягодные кустарнички (черника, брусника и др.). Доля ягод в рационе полевок значительно колеблется по годам и связана с обильными урожаями. Например, в 2000 г. черника присутствовала в 46.1% исследуемых желудках животных, а на следующий год – только в 2.3%. В первом случае урожай черники составлял 4 балла, во втором – 2 балла. Однако в целом связь между численностью красной полевки и урожаем ягод черники отсутствовала ( $r = 0.06$ ,  $p > 0.05$ ). Более тесная зависимость обнаружена с урожаями ягод брусники. В годы обилия ягод полевки часто делают их небольшие запасы (до нескольких десятков), которые прячут под упавшими деревьями и в гнилых пнях.

Приведенные выше материалы свидетельствуют о некоторой автономности популяционной динамики красной полевки от погодных условий и некоторых видов кормов. Полевые эксперименты на лесных полемках показали, что

**Таблица 2.** Влияние урожаев семян хвойных деревьев на численность красной полевки на разных фазах цикла (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа)

Вариации по фактору	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера	Уровень значимости
Урожай семян ели					
Фаза численности	519.6	3	173.20	14.06	<0.001
Урожай семян ели	127.2	5	25.44	2.06	>0.05
Фаза × урожай	542.0	15	36.13	2.93	<0.01
Остаточная вариация	357.4	29	12.32	–	–
Урожай семян сосны					
Фаза численности	188.5	3	62.83	3.93	<0.05
Урожай семян сосны	85.1	5	17.02	1.07	>0.05
Фаза × урожай	809.1	15	53.94	3.38	<0.01
Остаточная вариация	463.2	29	15.97	–	–

зависимость этих видов от кормовой обеспеченности обусловлена взаимодействием этого фактора с другими условиями среды и внутривидовыми процессами (Добринский и др., 1988; Löfgren et al., 1996). У флуктуирующих популяций решающее значение при этом имеет фаза цикла. В зависимости от внутреннего состояния популяции (ее траектории развития) последствия воздействия отдельных факторов на динамику численности будут разными (Межжерин, 1979). Отсюда становится понятным неоднозначное влияние урожаев семян хвойных деревьев на обилие красной полевки: на фазе подъема численности они имеют значение, на фазе спада и депрессии нет. Это подтверждает и двухфакторный дисперсионный анализ, который продемонстрировал значимость этих кормов только в случае взаимодействия их с фазой цикла (табл. 2).

Хищники без сомнения являются важным фактором смертности грызунов. Видимо, поэтому скандинавские исследователи отводят им ведущую роль в организации циклов у мелких млекопитающих (Hansson, Henttonen, 1985; Hansson, 1987; Hanski et al., 1991; Hanski et al., 1993). Было установлено, что с юга на север возрастает степень цикличности (определялась по индексу цикличности) и синхронности динамики популяций разных видов. Увеличивается также длина циклов и амплитуда их колебаний. Объясняется эта закономерность тем, что на севере в условиях глубокого снега и более длительного его залегания наибольшее преимущество получают хищники-специалисты (мелкие куньи), плотность которых также повышается с юга на север. Эти хищники и инициируют циклы численности полевок, тогда как хищники-генералисты их модифицируют.

Однако существует и другое более простое объяснение этой закономерности. Индекс цикличности, как уже упоминалось выше, тесно свя-

зан с коэффициентом вариации численности. По данным тех же исследователей (Hansson, Henttonen, 1985), вариабельность численности популяций рыжей и темной полевок в Скандинавии растет с юга на север. Давно известно, что на периферии ареала плотность популяций животных менее устойчива и колеблется в большем диапазоне, чем в районах с оптимальными условиями (Наумов, 1945; Ходашева, 1966; Майр, 1968), что связано, прежде всего, со значительной изменчивостью погодных и кормовых условий. В этом отношении показательные исследования Окуловой и Катаева (2003) по динамике численности красносерой полевки. Для данного вида они получили максимальные значения индекса цикличности для региона, в котором высота снежного покрова была минимальной, но показатель коэффициента вариации обилия полевок был максимальным.

Гипотезе скандинавских исследователей противоречат также данные по Печоро-Ильчскому заповеднику. Здесь высота снежного покрова, продолжительность его залегания и плотность хищников-специалистов увеличиваются с запада на восток. В предгорном районе средняя максимальная высота снега за сезон ( $X = 106.8 \pm 3.14$ ,  $n_{\text{лет}} = 27$ ) на 26.2 см больше, чем на равнине ( $X = 80.6 \pm 1.25$ ,  $n_{\text{лет}} = 52$ ), где проводились наши исследования, и лежит он здесь на 27 дней дольше. Плотность куньих в предгорьях в три раза выше (Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника, 2004). При этом индекс цикличности для красной полевки в предгорном районе составил 0.40, а на равнине 0.48, тогда как, исходя из выше упомянутой гипотезы, наибольшее значение его должно достигать в первом районе. Между тем изменчивость обилия красной полевки оказалась выше в равнинной части заповедника ( $CV = 102.4\%$ ) по сравнению с предгорной тайгой ( $CV = 59.1\%$ ), что объясняется существенными



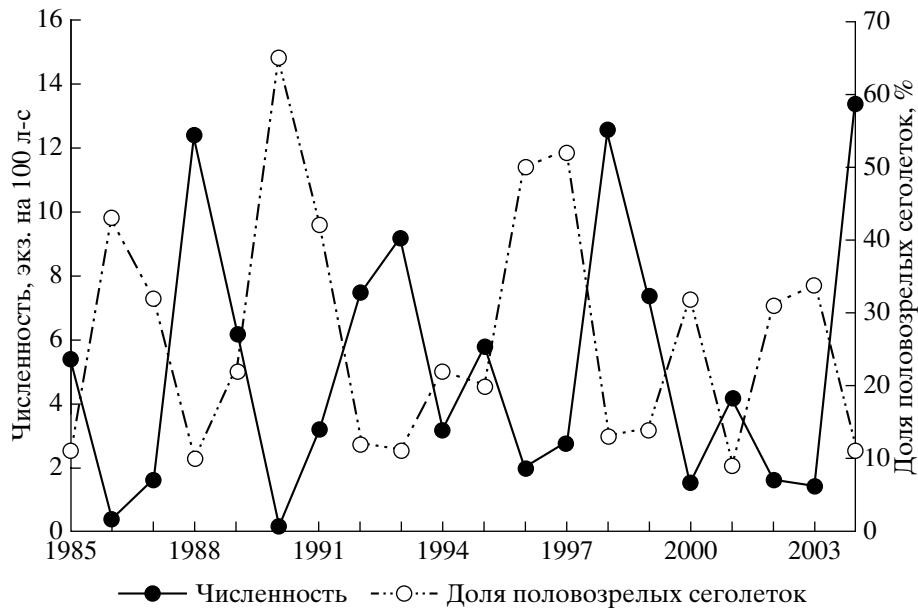


Рис. 4. Связь между долей половозрелых молодых животных и численностью красной полевки в равнинной части Печоро-Ильчского заповедника.

различиями в кормовых и защитных условиях данных районов.

В рамках гипотезы хищничества невозможно объяснить также синхронность в циклах численности полевок и землероек. Известно, что последние занимают относительно скромное место в питании хищных животных. Например, в верхнепечорской тайге в рационе горностая они составляют только 19.2%, тогда как полевки – 55.1% (Теплов, 1960), в питании обыкновенного канюка – соответственно 2.2 и 78.3% (Нейфельд, 2005). Следовательно, пресс хищников на эти группы мелких млекопитающих должен быть различным. А если учесть, что численность землероек в Северном Предуралье выше численности полевок, то динамика их популяций в этом случае должна не совпадать во времени. Тем не менее, показатель ранговой корреляции Спирмена между обилием красной полевки и обыкновенной бурозубки, фоновыми видами мелких млекопитающих, составляет +0.54 ( $p \leq 0.001$ ). Подобная ситуация описана также для западной Финляндии, где несмотря на превалирование землероек над грызунами, доля первых в питании горностая и ласки, не превышает 0.5%, однако спады численности у полевок и землероек происходят синхронно (Korpimäki, Norrdahlk, 1987).

Нередко в качестве одного из ведущих факторов динамики численности рассматривают межвидовые отношения (Формозов, 1948; Кошкина, 1971; Надеев, Ермаков, 1980; Hansson, 1983; Шенброт, 1986). Следствием их является асинхронность в динамике численности близких видов: при увеличении обилия доминирующего в данной

местности вида плотность соподчиненного вида уменьшается. Она отмечена для красной и рыжей полевок Карелии и юга таежной зоны европейской части страны (Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975; Попов, 1989). В то же время в северных районах изменения численности этих видов носят вполне согласованный характер (Бобрецов, Куприянова, 2002). В Печоро-Ильчском заповеднике, например, показатель коэффициента ранговой корреляции между ними составил +0.52 ( $p < 0.001$ ). Обычно у красной и рыжей полевок фазы депрессии и подъема численности совпадали. Лишь в некоторые годы наблюдалось расхождение в фазах пика и спада. При этом первой входила в фазу пика красная полевка, и лишь при понижении ее численности возрастало обилие рыжей полевки.

Между тем существование связи между скоростью изменения численности популяции и самой ее численностью указывает на наличие популяционных механизмов регуляции плотности животных (Уильямсон, 1975). Значение коэффициента ранговой корреляции между этими параметрами в верхнепечорской популяции красной полевки составило  $-0.62$  ( $p < 0.001$ ). При малых размерах популяции ее обилие обычно возрастает, а при больших снижается. При численности 0.2–1.5 всегда происходит ее подъем, а при численности 7.6–30.8 экз. на 100 л-с – всегда спад. Исключение составил лишь 1955 г., когда при исходной численности 19.4 экз. на следующий год размеры популяции вида увеличились, что, как указывалось выше, было обусловлено уникальной экологической обстановкой. Однако такая

ситуация для полевки сложилась за 53 года только один раз. При уровне численности 1.6–7.4 экз. на 100 л-с популяция красной полевки ведет себя неоднозначно. Увеличение или уменьшение ее размеров зависит, прежде всего, от фазы цикла.

До недавнего времени считалось, что популяционные механизмы регуляции численности полевки четко выражены только в оптимуме ареала в условиях высокой плотности животных. Однако последние исследования убедительно свидетельствуют о значительной их роли и в пессимальных условиях среды. Так, по данным Жигальского (2002) динамика численности рыжей полевки в Карелии на 50% определяется плотностно-зависимыми факторами. К наиболее важным из них многие исследователи относят число размножающихся сеголеток (Newson, 1963; Кошкина, 1965; Тупикова, Коновалова, 1971; Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, 1975; Чернявский, Лазуткин, 2004). Этот параметр быстрее других реагирует на изменение плотности животных (Окулова, Бернштейн, 1995). У красной полевки верхнепечорской тайги данный показатель изменялся по годам от 9.7 до 64.3% и составил в среднем 27.7% (данные за 1983–2003 гг.). При этом связь между долей половозрелых молодых животных и численностью (рис. 4) статистически значима ( $r = -0.79$ ,  $p < 0.001$ ). Наибольшее количество размножающихся молодых животных регистрировалось в фазе депрессии (41.2%), наименьшее – в фазе пика (12.1%). В фазе подъема в среднем отмечено 29.3%, на спаде – 18.1%. Таким образом, даже в условиях низкой численности, которая является следствием относительно неблагоприятных условий среды и малой емкости местообитаний, отчетливо действуют популяционные механизмы регуляции численности животных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные методы анализа временных рядов подтвердили принадлежность популяции красной полевки верхнепечорской тайги к циклическим популяциям. При этом часто используемый в исследованиях индекс цикличности не всегда адекватно указывает на наличие периодичности и в большей степени является отражением вариабельности численности. Длительность циклов (3–5 лет, чаще 4 года) у данного вида совпадает с таковыми, отмеченными для лесных полевки других северных таежных регионов.

Проведенный анализ влияния различных факторов на динамику популяции красной полевки показал, что ни один из них в отдельности не может инициировать циклы численности. Среди них значимая роль принадлежит погодным условиям в так называемые “переходные” периоды года, особенно весной. Но число таких погодных параметров в динамике популяции красной полевки

Северного Предуралья оказалось значительно меньше, чем в других северных регионах. Кормовые условия оказывают влияние на динамику популяции только в определенные фазы цикла численности. Следовательно, погодные и кормовые факторы за редким исключением обычно оказывают модифицирующее значение. Они влияют на длительность отдельных фаз численности, определяют высоту пиков и глубину депрессий.

Роль хищников как основного фактора цикличности популяций явно переоценена. Имеющиеся немногочисленные работы показывают, что доля изъятия хищниками мелких грызунов из популяций не превышает 10% (Plešák, 1989; King, 1980; Чернявский, Лазуткин, 2004), в то время как общие потери составляют 50–60% (Чернявский, Лазуткин, 2004). Поэтому воздействие хищников на численность своих жертв не является критическим, и они не могут рассматриваться в качестве регулирующего фактора.

Относительная автономность популяционной динамики красной полевки от внешних факторов указывает на действительную роль плотностно-зависимых факторов. К наиболее важным из них относится удельный вес молодых животных, участвующих в размножении. Доля сеголеток закономерно изменяется в течение цикла. Даже в условиях низкой плотности животных роль эндогенных факторов в динамике численности полевки довольно высока, что еще раз подтвердили наши исследования.

Таким образом, периодические колебания численности мелких грызунов представляют собой результат взаимодействия внутривидовых процессов с внешней средой. При этом решающее значение имеет внутренне состояние популяции, ее траектория развития.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Данная работа стала возможной благодаря участию в учетах мелких млекопитающих в разное время сотрудников Печоро-Илычского заповедника – О.И. Семенова-Тян-Шанского (1951–1957), В.С. Пояркова (1958), Ф.Е. Богана (1959–1965), С.М. Сокольского (1966–1976), А.Б. Бешкарева (1976–1977), В.В. и В.П. Тепловых (1978–1983). Автор выражает признательность Н.А. Щипанову (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за ценные замечания и советы.

Работа выполнена при поддержке программы “Биоразнообразие и динамика генофондов”, п. 3.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В., 1951. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 56. Вып. 2. С. 4–13. – 1968. Материалы к экологии мелких млекопитаю-

- щих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермского пед. ин-та. Т. 52. С. 3–44. – 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 354 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таусенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 2. 477 с.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф.*, 2002. Динамика популяций лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia) на Европейском Севере // Экология. № 3. С. 220–227.
- Добринский Н.Л., Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М.*, 1988. Зависимость динамики населения лесных полевков от кормобеспеченности (результаты полевых экспериментов) // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск. Т. 2. С. 80–81.
- Европейская рыжая полевка, 1981. М.: Наука. 352 с.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П.*, 1994. Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сиб. экол. журн. № 4. С. 331–346.
- Жигальский О.А.*, 1989. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 48 с. – 1994. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экология. № 3. С. 50–60. – 2002. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О.А., Кинясев И.А.*, 2000. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимальном ареале // Экология. № 5. С. 376–383.
- Ивантер Э.В.*, 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А.*, 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. Т. 79. № 8. С. 976–989.
- Кошкина Т.В.*, 1965. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 70. Вып. 1. С. 5–19. – 1966. О периодических изменениях численности полевков (на примере Кольского полуострова) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 71. Вып. 3. С. 14–26. – 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 76. Вып. 1. С. 50–62. – 1974. Популяционная регуляция численности грызунов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 59 с.
- Кошкина Т.В., Коротков Ю.С.*, 1975. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимальном ареале // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 12. С. 5–61.
- Кинясев И.А.*, 2004. Избранные методы статистического анализа: приложения в исследованиях динамики численности и структуры популяций мелких млекопитающих // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар. Ч. 2. С. 86–96.
- Майр Э.*, 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 454 с.
- Межжерин В.А.*, 1979. Динамика численности животных и построение прогнозов // Экология. № 3. С. 5–12.
- Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника, 2004. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во. 464 с.
- Надеев Н.В., Ердаков Л.Н.*, 1980. Экологические особенности механизма изоляции популяций лесных полевков // Экология. № 1. С. 76–82.
- Наумов Н.П.*, 2000 (1945). Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журн. общей биол. Т. 61. № 5. С. 535–548.
- Нейфельд Н.Д.*, 2005. Обыкновенный канюк в Печоро-Ильчском заповеднике // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар. Вып. 14. С. 219–225.
- Окулова Н.М.*, 1975. Размножение и смертность в популяции красной полевки и основные факторы, воздействующие на эти процессы // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 11. С. 1703–1714. – 1994. Демография циклических и ациклических популяций лесных грызунов // Циклические процессы в природе и обществе. Ставрополь: Изд-во Ставропол. гос. ун-та. Вып. 3. С. 95–101. – 2001. Изучение многолетних колебаний численности животных статистическими методами // Математические методы в экологии. Тез. докл. Всерос. научн. школы. Петрозаводск. С. 235–237.
- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д.*, 1995. Доля размножающихся среди самок-сеголеток – гибкий демографический параметр у лесных полевков // Экология популяций: структура и динамика. М. Ч. 2. С. 667–678.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д.*, 2003. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала // Зоол. журн. Т. 82. № 9. С. 1095–1111.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В.*, 2004. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полевки // Териологические исследования. Вып. 5. С. 33–47.
- Окулова Н.М., Мыскин А.А.*, 1973. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоол. журн. Т. 52. № 12. С. 1849–1860.
- Плохинский Н.А.*, 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 367 с.
- Попов В.А.*, 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 469 с.
- Попов И.Ю.*, 1989. Динамика населения мелких млекопитающих Ветлужского ботанико-географического района и некоторые влияющие на нее факторы // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М. С. 160–185.
- Пузаченко А.Ю., Пузаченко Ю.Г.*, 2001. Оценка параметров динамики природных процессов по материалам “Летописи природы”. М. 54 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.*, 1970. Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.
- Теплов В.П.*, 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных пещорской тайги // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 8. Сыктывкар. С. 5–222.

- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А., 1971. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 10. С. 145–171.
- Ферстер Э., Ренц Б., 1983. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика. 302 с.
- Формозов А.Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 3. С. 3–110.
- Ходашева К.С., 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 7–37.
- Холлендер М., Вульф Д.А., 1983. Непараметрические методы статистики. М.: Финансы и статистика. 518 с.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., 2004. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. 150 с.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М. 164 с.
- Шенброт Г.И., 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники ВИНТИ. № 14. Зоология позвоночных. С. 5–70.
- Шилов И.А., 1991. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. Вопросы териологии. М.: Наука. С. 151–172.
- Уильямсон М., 1975. Анализ биологических популяций. М.: Мир. 271 с.
- Fuller W.A., 1977. Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival // Canad. J. Zool. V. 55. P. 42–51.
- Hanski J., Hansson L., Henttonen H., 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle // J. Animal Ecology. V. 60. P. 253–367.
- Hanski J., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H., 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos // Nature. V. 364. № 15. P. 232–235.
- Hansson L., 1983. Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Microtus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus* // Oikos. V. 40. № 2. P. 258–266. – 1987. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions // Oikos. V. 50. № 3. P. 308–318.
- Hansson L., Henttonen H., 1985. Gradient in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia. V. 67. P. 394–402. – 1988. Rodent dynamics as a community process // Trends Ecol. Evolution. V. 3. P. 195–200.
- Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A., 1984. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // Mem. Soc. Fauna et flora Fenn. V. 60. № 3. P. 84–92.
- Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic // Acta theriol. V. 41. № 1. P. 1–34.
- King C.M., 1980. The weasel *Mustela nivalis* and its prey in an English woodland // J. Anim. Ecol. V. 49. № 1. P. 127–159.
- Korpimäki E., Norrdahl K., 1987. Low proportion of shrews in diet of small mustelids in western Finland // Z. Saugetierk. V. 52. № 4. P. 257–260.
- Krebs C.J., 1996. Population cycles revisited // J. Mammal. V. 77. № 1. P. 8–24.
- Krebs C. J., Myers J.H., 1974. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. V. 8. P. 267–399.
- Lidicker W., 1988. Solving the enigma of microtine cycles // J. Mammal. V. 69. № 2. P. 225–235.
- Löfgren O., Hörnfeldt B., Eklund U., 1996. Effect of supplemental food on a cyclic *Clethrionomys glareolus* population at peak density // Acta theriol. V. 41. № 4. P. 383–394.
- Newson R., 1963. Differences in numbers, reproduction and survival between two neighboring populations of bank voles *Clethrionomys glareolus* // Ecology. 44. P. 110–120.
- Plešák T., 1989. Zur ernährung des Hermelins *Mustela erminea* der südlichen Taiga // Wiss. Beitr. M.-Jnther-Univ., Halle-Wittenberg P. № 39. Teil 2. S. 579–584.
- Sonerud G.A., 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia // Holarctic Ecol. № 9. P. 33–47.

## DYNAMICS OF THE RED VOLE (*CLETHRIONOMYS RUTILUS*, RODENTIA) NUMBER FOR FIFTY YEARS IN THE NORTHERN CIS-URAL REGION

A. V. Bobretsov

Pechoro-Ilychskii State Nature Reserve, Yaksha 169436, Russia

e-mail: pechilzap@mail.ru

The data on red vole were collected in 1951–2003 in the in the northern Cis-Ural region (Pechoro-Ilychskii Reserve). Traps were installed in green moss spruce forests annually in August. The abundance of voles was estimated per 100 trap-days and varied from 0.2 to 30.0 individuals. The periodic fluctuation of the population density was supported statistically using the time series method. Fourteen 3- to 5-year cycles were distinguished. More than 57% of the cycles were 4-year ones. Weather in spring and in autumn was found to be the factor mainly responsible for the dynamics of the vole number. The food supply influenced the population only at the period of growth. The leading role of predators as a factor generating cycles is rejected. The distinct correlation between the population characteristics and phases of the population cycle is regarded as an evidence of the importance of density-dependent processes. The population cycles at the area studied arise due to the interaction of the intrapopulation processes and environmental impact.