АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 1

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

Škopek V. Aims of regional ecological research in the Bohemian Forest (Šumava). — Ecology (ČSSR), 1984a, 3, N 1, p. 99—108.
Škopek V. Method and procedure of ascertaining the water regime of a geoecological locality. — Ecology (ČSSR), 1984b, 3, N 3, p. 305—316.
Škopek V., Pomije J., Bartoš M., Lhotkova D. Anthropoecological evaluation of landscape system. — Ecology (CSSR), 1987, 6, N 2, p. 179—186.
Odum E. P. Základy ekologie. Academia Praha, 1977.
Vester F. Urban Systems in Crisis. Unterstanding and Planning of Human Living Space. — The Biocybernetic Approach. Stuttgart: Deutscher Verlag, 1976.
Zonneveld I. S. Lectures on plantecology (Vegetation science), Lecture notes N. G. — ITC Enschede, 1975.

УДК 574.34+599.32

ОЦЕНКА ФАКТОРОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В СЕВЕРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ

О. А. Жигальский, А. Д. Бернштейн

На основании пятнадцатилетних стационарных наблюдений исследовано влияние демографических и погодных факторов на динамику популяции рыжей полевки. Показано, что в лиственных лесах северной лесостепи динамика популяционных процессов связана с уровнем численности и структурой населения в течение всего года, но имеет при этом сезонную специфику. Температура воздуха и количество осадков воздействуют на популяцию в основном в переходные периоды (во время формирования снежного покрова и ранней весной — во время схода снега).

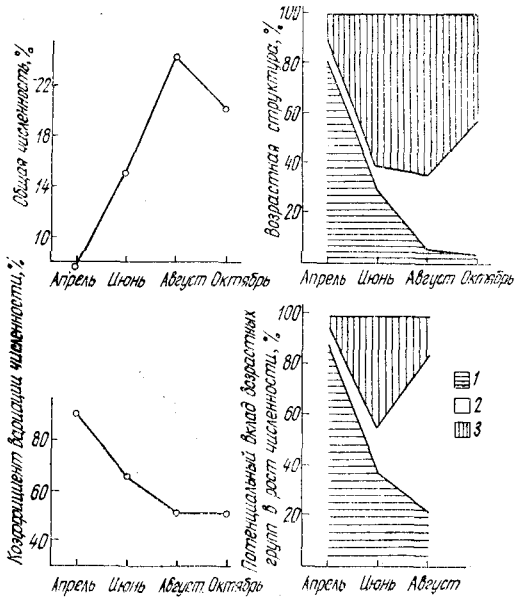
Динамика природных популяций млекопитающих обусловлена процессами смертности и размножения, интенсивность которых в свою очередь зависит в основном от погодных условий (Медведев и др., 1983; Поляков, 1973; Myllymäky, 1985 и др.), состояния кормовой базы (Batzli, 1985; McNab, 1980; Levin, 1982; Secher, 1982 и др.), хищников (Кривошеев, 1981; Masaaki, 1982), численности и структуры населения животных (Кошкина, 1965; Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Шилов, 1984; «Европейская рыжая полевка», 1981; Bujalska, 1985). В настоящее время не вызывает сомнений, что популяционные процессы определяются всей совокупностью этих факторов, эффективность действия которых в разных условиях различна. Оценить регуляторную роль каждого из них в реальных природных ситуациях возможно лишь на основании многолетних стационарных наблюдений с последующей их математической обработкой. Только в этом случае можно перейти от качественного описания к количественной оценке популяционных отношений.

В настоящей работе сделана попытка количественно оценить воздействие отдельных внутрипопуляционных факторов и погодных условий на процессы формирования структуры и численности популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Sch., 1780).

Материалы получены на двух стационарных участках Тульской области, один из которых расположен в массиве дубово-липового леса (1966—1975), а второй — в старом липняке (1976—1980) на северной границе лесостепной зоны. Учеты численности проводили стандартным методом ловушко-линий четыре раза в год (апрель, июнь, август, октябрь). За пятнадцать лет наблюдений отработано около 91 тыс. ловушко-суток и отловлено более 13,5 тыс. рыжих полевок. Подробное описание района работ и материала дано в предыдущих публикациях (Бернштейн и др., 1972, 1980). Состояние популяции анализировали по совокупности оценок численности и структуры населения. В качестве показателя численности использовали «процент попадания» (количество особей на 100 ловушко-суток). Возраст полевок определяли с точностью до двух месяцев (Тупикова и др., 1970), но для анализа взяты группы самцов и самок трех возрастных классов: 7—16, 3—6, 1—2 месяца, а внутри них подразделяли зверьков на неполовозрелых, размножавшихся в текущем сезоне и размножающихся в данный

момент времени (беременные самки и самцы со сперматогенезом). В качестве показателя количественной меры популяционных взаимоотношений использованы коэффициенты частной корреляции (рассчитанные по коэффициентам корреляции Спирмена), а для анализа линейности этих связей — корреляционное отношение и показатель криволинейности (Ферстер, Ренц, 1983). Уровень статистической значимости принят равным 0,05.

Надо подчеркнуть, что в отличие от большинства авторов, при обработке материала мы анализировали связь демографии полевок не с заранее выбранными показателями, а со всеми популяционными и погодными факторами, которые удалось выделить, в том числе и значительно удаленными во времени. В таблицы включены все статистически достоверные коэффициенты корреляции, хотя некоторые из выявленных связей значительно опосредованы и не поддаются логической интерпретации. Их биологическую значимость можно будет оценить лишь при накоплении соответствующего материала по этим популяциям за следующие годы и при сравнении с аналогичными данными из других частей ареала рыжей полевки.



Сезонная динамика популяционных показателей рыжей полевки (средние многолетние значения).

Возраст, мес.: *1* — 7—16; *2* — 3—6; *3* — 1—2.

ОБЩАЯ ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Рыжая полевка на обследованной территории доминирует среди мелких млекопитающих и обитает в условиях, близких к оптимальным. Высокий для этого вида уровень численности характерен для изученных популяций как весной, так и в конце лета (средние многолетние показатели соответственно 9,8 и 20,5% попадания).

В сезонной динамике численности отчетливо выделяются два периода: роста (апрель — август) и спада (август — октябрь — апрель следующего года), что вообще свойственно мелким млекопитающим лесов умеренной зоны (см. рисунок). Сезонные приращения численности (с весны до момента достижения максимума) в разные годы изменяются от 1,1 до 5,2 раза, а в среднем за все годы наблюдений в 3,1 раза. От сезонного пика до октября численность снижается в 1,7 раза и, кроме того, с октября по апрель следующего года еще в 1,8 раза. Изменчивость общей численности по годам также имеет сезонную специфику: коэффициент вариации численности максимален (90%) весной, в июне снижается до 66%, а затем до конца сезона размножения остается на уровне 50%. Продолжительность сезона размножения сильно варьирует по годам. Наиболее интенсивно репродуктивный процесс протекает обычно с апреля по август, но в некоторые годы наблюдается размножение и в другие месяцы, включая зимние и ранневесенние. Из 15 анализируемых лет особи, родившиеся с ноября по март, отмечены в семи случаях.

Для общей характеристики возрастной структуры и вклада различных возрастных групп в потенциальный прирост популяции в бесснежный период мы использовали средние многолетние показатели (см. рисунок). В апреле популяция в основном состоит из перезимовавших животных и естественно, что основной вклад в рост численности вносит именно эта группа полевок. В июне преобладают молодые полевки воз-

раста 1—2 мес., однако половой зрелости среди них к этому времени достигает только 49% самок. Поэтому их вклад в потенциальный прирост поголовья (46,5%) немногим больше, чем перезимовавших полевок (39,4%), которые размножаются практически все. В августе перезимовавшие составляют всего 6,4% популяции, а доля младшей возрастной группы достигает максимальных значений. Но среди 1—2-месячных зверьков в конце лета беременных менее 10%, в то время как молодые ранних выводков размножаются значительно интенсивнее. В результате 63% общего приплода популяции приносят самки возраста 3—6 мес., а перезимовавшие и молодые зверьки возраста 1—2 мес. соответственно 20,5 и 15%. В октябре популяция в основном состоит из прибылых зверьков и лишь в некоторые годы в ней присутствуют перезимовавшие особи. В этот период только в течение трех лет были беременные самки, доля которых не превышала 6%.

Таким образом, в начале сезона размножения главенствующую роль в процессах роста популяции играют перезимовавшие зверьки, а начиная с июня потенциальный прирост популяции в основном определяется интенсивностью размножения прибылых полевок, сначала возрастного класса 1—2 мес., а затем 3—6 мес. Динамика участия самцов в размножении сходна с динамикой размножения самок. Доля половозрелых самцов в популяции с 95,5% в апреле снижается до 4% в октябре, причем наибольшая скорость снижения их репродуктивной активности наблюдается в августе — октябре.

ОЦЕНКА РОЛИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ФАКТОРОВ И ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ В ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИИ

Для описания состояния природных популяций в литературе часто используют показатели весенней ($H_в$) и осенней ($H_о$) численности, оценку численности во время сезонного пика ($H_п$), скорость изменения численности, время начала ($H_р$) и окончания ($O_р$) размножения и ряд других. Все эти характеристики суммируют эффекты длительного воздействия популяционных и средообразующих факторов, поэтому рассмотрение их действия на тот или иной показатель представляет интерес как с позиций прикладной, так и теоретической биологии.

В табл. 1 приведены только статистически достоверные коэффициенты Спирмена, оценивающие взаимоотношения различных популяционных процессов. Как видно, общая численность весной определяется, с одной стороны, численностью, структурой и интенсивностью размножения популяции в предыдущем сезоне, а с другой — совокупностью погодных условий в ноябре и в марте — апреле. Между уровнем поголовья перезимовавших особей весной и численностью полевок осенью предыдущего года обнаружены пропорциональные изменения, связанные в основном с колебаниями выживаемости животных в осенне-зимний период. Выживаемость полевок в среднем за все годы наблюдений (суммарно за зимний период) составила 47% и в разные по условиям годы принимала значения от 3 до 93,3%. Выживаемость полевок зимой связана с уровнем численности и возрастной структурой осенью предыдущего года, а также с погодными условиями осенью и весной (см. табл. 1). Однако если весенняя численность обнаруживает положительную коррелятивную связь с осенней, то зимняя выживаемость полевок отрицательно связана с ней. Скорее всего, зимняя гибель зверьков не прямо связана с осенней численностью, а эффект этот опосредован через структуру популяции и определяется тем, какие животные образовали группу зверьков, уходящих в зиму (время их рождения, условия, при которых они родились и развились).

На выживаемость полевок с октября по апрель и состояние популяции весной несомненно влияют также условия перезимовки. При этом

достоверные связи обнаружены лишь с погодой в ноябре и марте, т. е. в переходные периоды года, когда режим температуры и осадков наиболее изменчив. На эти месяцы в условиях северной лесостепи приходится начало образования и разрушения снежного покрова, защитная

Таблица 1

Оценка связей демографических и погодных факторов с показателями состояния популяции рыжей полевки

Показатели	Демографические факторы	r_S	Погодные факторы	r_S
Весенняя численность ($H_в$)	$H_о'$	0,71	$K_о(11)'$	0,64
	$Д_1(8)'$	0,51	$T_в(11)'$	—0,49
	$Д_2(10)'$	0,56	$T_{сп}(11)'$	0,73
	$Д_{п2}(8)'$	0,82	$T_в(3)$	—0,73
			$K_о(3)$	0,48
			$K_о(4)$	0,50
Выживаемость за зиму ($B_з$)	$H_о'$	—0,77	$K_о(11)'$	0,42
	$Д_3(10)'$	0,47	$T_{сп}(11)'$	0,56
			$T_в(3)$	—0,73
			$K_о(3)$	0,44
Начало размножения ($H_р$)	$H_о'$	0,74		
	$B_з$	—0,70		
	$Д_1(6)'$	0,69	—	—
	$Д_2(6)'$	—0,74		
	$Д_5(6)'$	—0,58		
	$Д_6(10)'$	0,45		
Численность во время сезонного пика ($H_п$)	$H(4)$	0,53		
	$H(6)$	0,60		
	$Д_2(6)$	0,62	—	—
	$Д_5(6)$	0,48		
	$Д_6(8)$	—0,55		
Осенняя численность ($H_о$)	$H(4)$	0,43		
	$H(6)$	0,56		
	$H(8)$	0,65	—	—
	$Д_2(6)$	0,60		
	$Д_3(8)$	0,47		
Окончание размножения ($O_р$)	$H(4)$	—0,44	$T_в(9)$	0,54
	$H_м$	—0,45		
	$H(10)$	—0,49		
	$Д_2(6)$	—0,52		

Примечание. Здесь и в табл. 2: r_S — коэффициент корреляции Спирмена; H — численность; $Д_1$, $Д_2$, $Д_3$ — доля животных возраста 7—16, 3—6, 1—2 мес.; $Д_я$ и $Д_б$ — доля яловых и беременных самок; $T_в$ — температура воздуха; $K_о$ — количество осадков; $T_{сп}$ — толщина снежного покрова. Цифры в скобках — номера месяцев; переменные, помеченные штрихом, относятся к предыдущему году.

роль которого в жизни мелких млекопитающих общеизвестна. Благоприятными для популяции рыжей полевки оказываются зимы, когда уже в ноябре формируется минимальная толщина снежного покрова (до 22 мм на открытых местах), а в марте его разрушение происходит медленно. Этому способствуют относительно низкая температура воздуха в сочетании с обилием осадков в ноябре и марте (см. табл. 1). В зимние месяцы (декабрь — февраль) при устойчивом снежном покрове изменения погоды не оказывают заметного влияния на существование зверьков.

Сроки начала размножения рыжей полевки в Тульской области (без учета подснежного размножения) в разные годы колеблются в пределах 15—20 дней — с начала до конца апреля и связаны с численностью, возрастной структурой и интенсивностью размножения в предыдущем году. Прямой связи с погодными условиями в осенне-зимний и весенний периоды они не имеют (см. табл. 1).

Летняя и осенняя численность полевок всегда положительно коррелирует с уровнем поголовья зверьков в предшествующие месяцы. Однако в годы большой плотности строгая пропорциональность этих связей нарушается действием плотностно-зависимых факторов: при повышении численности резко сокращается интенсивность воспроизводства молодняка. Для изученных популяций эта закономерность была продемонстрирована нами в предыдущей работе (Жигальский, Бернштейн, 1986). Интересно, что в оптимальных для рыжей полевки условиях при значительных колебаниях весенней численности ($C_V = 90\%$) ее изменения в августе (обычное время достижения сезонного пика) оказалось много меньше ($C_V = 50\%$). Вероятно, внутрипопуляционные авторегуляторные механизмы поддерживают численность в этот период на уровне, близком к максимально допустимому для данных условий («позволяя» ей быстро расти при низких плотностях и ограничивая рост при высоких). Этим частично компенсируются большие изменения численности в начале сезона размножения. Однако необходимо иметь в виду, что при современных методах учета численности лесных полевок «верхняя граница» в годы больших плотностей может быть занижена (уже при численностях порядка 35 особей на 100 ловушко-суток до 10%).

Сезонный пик численности приходится, как правило, на август, и время его достижения не имеет статистически достоверных связей ни с одним из рассмотренных факторов. Сроки окончания размножения, напротив, колеблются в разные годы с августа по октябрь, коррелируя отрицательно с уровнем поголовья полевок весной и в конце репродуктивного сезона, а также с возрастной структурой популяции летом, и положительно — с температурой воздуха в сентябре. При этом в годы высокой численности размножение прекращается уже в августе и лимитирующими оказываются лишь популяционные факторы, тогда как при низкой численности на сроки затухания размножения в какой-то степени влияют также погодные условия сентября.

Прирост численности популяции с весны до сезонного пика обнаруживает отрицательные связи с численностями полевок в апреле и июне (коэффициенты корреляции Спирмена —0,42 и —0,48). Их наличие в первую очередь обусловлено действием плотностно-зависимых факторов, замедляющих рост численности путем снижения интенсивности размножения. В то же время связь эта неоднозначна: сила влияния уровня численности на прирост поголовья меньше, чем на интенсивность размножения (см. табл. 2). Это, возможно, связано с тем, что в годы высокой численности, наряду со снижением репродуктивной активности, уменьшается и смертность зверьков всех возрастов.

Погодные условия с мая по август, вероятно, не оказывают существенного влияния на состояние популяции, так как не имеют достоверных связей ни с одним из рассмотренных здесь популяционных показателей (см. табл. 1).

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ И ФАКТОРЫ, ВОЗДЕЙСТВУЮЩИЕ НА НЕГО

Репродуктивный потенциал популяции можно регулировать посредством изменения либо доли прохолоставших половозрелых самок, либо сроков полового созревания молодых зверьков. Интенсивность функцио-

нирования каждой из этих составляющих в свою очередь связана с состоянием популяции в предыдущие моменты времени, с процессами, протекающими в популяции в исследуемый момент с биологической спецификой сезонных генераций полевок, а также с внешними по отношению к популяции факторами, в том числе с метеорологическими условиями. В течение сезона размножения эффективность каждой группы воздействий изменяется. Все статистически достоверные связи репродуктивного потенциала с перечисленными факторами приведены в табл. 2.

Таблица 2

Оценка связей популяционных и погодных факторов с репродуктивной активностью популяции рыжей полевки

Месяц	Доля	Возраст самок, мес.							
		Всех возрастов		7—16		3—6		1—2	
		Факторы	r_S	Факторы	r_S	Факторы	r_S	Факторы	r_S
Апрель	Беременных	$Д_{б1}(4)$ $Д_{я2}(10)'$ $Т_в(10)'$	0,95 —0,48 0,50	$Д_б(4)$ $Д_я(10)'$ $Т_в(10)'$	0,95 —0,46 0,49	—	—	—	—
	Яловых	$Н(10)'$ $Д_з(10)'$ $Д_{из}(10)'$ $Т_в(10)'$ $Т_в(11)'$	0,46 —0,52 0,56 —0,42 —0,40	$Н(10)'$ $Д_з(10)'$ $Д_1(10)'$ $Д_я(10)'$	0,43 0,42 —0,43 0,55	—	—	—	—
Июнь	Беременных	$Н(6)$ $Д_я(6)$	—0,43 —0,79	$Д_б(6)$ $Д_я(6)$	0,88 —0,61	—	—	$Н(6)$ $Д_б(6)$ $Д_я(6)$	—0,53 0,56 —0,72
	Яловых	$Н(4)$ $Н(6)$	0,64 0,69	Яловых нет		—	—	$Н(4)$ $Н(6)$	0,62 0,67
Август	Беременных	$Н(6)$ $Н(8)$ $Т_в(8)$	—0,63 —0,72 0,49	$Д_б(6)$ $Д_я(6)$ $К_о(6)$ $Т_в(8)$	0,48 —0,38 —0,45 0,70	$Н(4)$ $Н(8)$ $Д_я(6)$ $Д_б(6)$ $Т_в(8)$	—0,43 —0,40 0,46 —0,44 0,43	$Н(6)$ $Н(8)$ $Д_б(6)$ $Д_я(6)$ $Т_в(8)$	—0,74 —0,62 0,49 —0,67 0,54
	Яловых	$Н(6)$ $Н(8)$ $Д_б(6)$ $Д_я(6)$ $К_о(6)$ $Т_в(8)$ $К_о(8)$	0,54 0,64 —0,46 0,45 0,46 —0,58 0,38	—	—	$Н(4)$ $Н(6)$ $Н(8)$ $Д_б(6)$ $Д_я(6)$ $К_о(6)$ $Т_в(8)$ $К_о(8)$	0,82 0,56 0,52 —0,54 0,54 0,58 —0,43 0,46	$Н(6)$ $Н(8)$ $Д_б(6)$ $Д_я(6)$ $Т_в(8)$	0,75 0,62 —0,40 0,52 —0,49
Октябрь	Яловых	$Н(6)$ $Н(8)$ $Д_б(6)$ $Д_б(8)$ $Д_я(6)$ $Д_я(8)$ $К_о(8)$ $Т_в(10)$	0,45 0,48 —0,64 —0,42 0,57 0,53 0,46 —0,58	—	—	$Н(6)$ $Н(8)$ $Н(10)$ $Д_б(6)$ $Д_б(8)$ $Д_я(6)$ $Д_я(8)$ $К_о(9)$ $Т_в(10)$	0,63 0,71 0,48 —0,46 —0,69 0,49 0,70 0,41 —0,43	—	—

В апреле интенсивность размножения определяет в основном демография полевок осенью предыдущего года (численность, возрастная структура и интенсивность размножения), а также температура возду-

ха в октябре и ноябре, т. е. в тот период, когда в популяции формируется группа животных, уходящих в зиму и служащих основой нового цикла размножения. Пока не ясен механизм, который реализует эти связи. Одно из возможных объяснений — перестройка половой, возрастной и генетической структуры популяции под действием высоких плотностей и неблагоприятных погодных условий, направленная на избирательный отбор (в течение осенне-зимнего периода) зверьков, имеющих какие-либо преимущества в размножении и выживании. Следует подчеркнуть, что низкой репродуктивной активности полевок весной предшествует высокая осенняя численность, значительное количество полевок возраста 3—6 месяцев и большая доля неразмножающихся животных (см. табл. 2). Такое сочетание популяционных характеристик свойственно для лет высоких численностей. Эффект больших плотностей, с одной стороны, выражается в снижении репродуктивной активности и увеличении смертности взрослых животных, а с другой — в последующем снижении жизнеспособности и интенсивности размножения полевок, находившихся в период высокой численности на стадиях эмбрионального и ранних этапах постэмбрионального развития (Медведев и др., 1983; Jaszczak, 1974, 1975).

В июне размножение перезимовавших самок ничем не ограничено, а степень участия в размножении прибылых зимнего и ранневесеннего рождения (3—6 мес.) регулируется главным образом численностью в анализируемый момент времени и не связано с предысторией популяции. В то же время половое созревание молодых животных (1—2 мес.) практически в равной степени определяется плотностью популяции весной и в данный период. Погодные условия мая и июня практически не оказывают влияния на характеристики размножения.

В августе основу популяции составляют прибылые зверьки (см. рисунок). Репродуктивная активность их к концу лета всегда снижается в связи с естественной цикличностью этого процесса в природе, однако в разные годы она подвержена значительным колебаниям, причем параметры размножения в каждом возрастном классе зависят от целого ряда условий. Размножение немногочисленных перезимовавших самок не ограничивается ни изменениями численности, ни структурой популяции в данный момент, но обнаруживает достоверные корреляционные связи с погодными факторами (см. табл. 2).

Доля беременных и неполовозрелых среди прибылых полевок обоих возрастных групп в августе связана с плотностью популяции и интенсивностью размножения в предшествующие периоды, а также с уровнем численности в данный период. Судя по коэффициентам частной корреляции, наибольшее воздействие эти факторы оказывают на самых молодых зверьков (1—2 мес.). Обращает на себя внимание тесная связь доли неполовозрелых самок, родившихся весной и в начале лета (3—6 мес.), с уровнем численности в апреле и репродуктивной активности самок младшей возрастной группы (1—2 мес.) — с численностью в июне. Можно предположить, что, так же как и весной, плотность популяции воздействует на молодняк через родительское поколение. Кроме того, доля яловых среди прибылых снижается, а беременных возрастает при повышении температуры воздуха в августе и уменьшении количества осадков в этом месяце. Снижение температуры воздуха и увеличение количества осадков, скорее всего, нарушают энергетический баланс у полевок и вызывают перераспределение поступающей в организм энергии. Вероятно, та часть энергии, которая при оптимальных температурах используется на размножение или половое созревание, при понижении температуры должна расходоваться на дополнительную терморегуляцию.

В октябре, когда популяция еще больше омолаживается, размножение продолжается лишь в редкие годы низкой численности. При этом

почти все зверьки возраста 1—2 мес. и большая часть самок июльского рождения (3 мес.) остаются неполовозрелыми в силу биологической специфики этих поколений (Шварц и др., 1957; Покровский, 1967). В то же время доля яловых среди прибылых самок старшего возрастного класса связана с целым рядом факторов: уровнем численности в летне-осенний период, интенсивностью размножения популяции в предыдущие месяцы и с погодой в сентябре — октябре. При этом темпы полового созревания самок осенью и вся совокупность факторов, с которыми они скоррелированы, определяют не столько их репродуктивную активность в данный момент, сколько состояние популяции к следующей весне (см. табл. 1 и 2).

Таким образом, эффективность действия плотностных и погодных факторов на популяционную динамику обладает явно выраженной сезонной спецификой. В условиях сравнительно мягкого климата и высокого уровня численности погодные условия влияют на численность и репродуктивную активность в основном в переходные периоды (ноябрь, март, сентябрь — октябрь), а популяционные факторы — в различной степени в течение всего года. В холодное время, помимо плотности популяции, выживание полевок определяют главным образом сроки установления, толщина и продолжительность залегания снежного покрова, который к декабрю уже сформирован и обладает достаточными теплоизоляционными свойствами. Это обеспечивает независимость существования зверьков от воздействия низких температур в течение всей зимы. В теплое время года (май — август), в отличие от того, что наблюдала в Западной Сибири Н. М. Окулова (1986), погодные условия несущественно влияют на состояние популяции. Отсутствие связи показателей численности и темпов роста популяции с погодой в летние месяцы указывает на то, что в условиях северной лесостепи изменения температуры воздуха и количества осадков в этот период не выходят, как правило, за пределы значений, критических для рыжей полевки.

Процессы размножения, формирующие численность в начале лета, определяются как состоянием популяции и интенсивностью ее размножения, так и погодными условиями в предыдущем году и не связаны с изменениями численности в весенний период. В июне размножение контролируется только плотностно-зависимыми механизмами и изменениями в структуре популяции весной и в настоящий момент времени. Начиная с августа наблюдается торможение размножения, которое особенно отчетливо проявляется в удлинении сроков полового созревания молодых полевок позднелетних выводков. Этот процесс и связанное с ним снижение численности еще более ускоряются при высоком уровне поголовья зверьков и неблагоприятных погодных условиях в конце лета и осенью.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
20 апреля 1987 г.

ЛИТЕРАТУРА

Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. О предпосылках развития эпизоотии геморрагической лихорадки с почечным синдромом. — Проблемы особо опасных инфекций (Саратов), 1972, № 3(25), с. 189—193.

Бернштейн А. Д., Мясников Ю. А., Панина В. А. Активность очагов геморрагической лихорадки с почечным синдромом и динамика популяции основных носителей. — В кн.: Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом в Среднем Поволжье и Приуралье. — Л.: Медицина, 1980, с. 58—68.

Европейская рыжая полевка. Под ред. Н. В. Башениной. — М.: Наука, 1981. — 346 с.

Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки. — ДАН СССР, 1986, 291, № 1, с. 250—252.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. — Л.: Наука, 1975. — 244 с.

Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1965, **70**, № 1, с. 5—17.
Кривошеев В. Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности. — В кн.: Экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. М., 1981, с. 61—82.
Медведев В. С., Савченков Ю. И., Солдатова О. Г., Венгер Т. Ф. Влияние экстремизации факторов среды на репродуктивную функцию и приспособленность потомства у млекопитающих. — В кн.: Териологические исследования в Якутии. Якутск, 1983, с. 84—91.
Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). — М.: Наука, 1986. — 248 с.
Покровский А. В. Сезонные изменения скорости полового созревания самок степной пеструшки и некоторых других видов полевок. — Труды Уральского отд. МОИП, 1967, т. 25, с. 78—80.
Поляков И. Я. Динамика численности животных и управление ею. — В кн.: Современные проблемы экологии. М., 1973, с. 121—144.
Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок. — В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1970, вып. 9, с. 160—167.
Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок Вятско-Камского междуречья. — В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1971, вып. 10, с. 145—171.
Ферстер Э., Ренц Б. Методы регрессивного и корреляционного анализа. — М.: Финансы и статистика, 1983. — 302 с.
Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогноза численности мышевидных грызунов. — Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1957, вып. 8, с. 3—60.
Шилов И. А. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение. — Экология, 1984, № 2, с. 3—10.
Batzli G. O. The role of nutrition in population cycles of microtine rodents. — Acta zool. Fenn., 1985, N 173, p. 13—17.
Bujalska G. Regulation of female maturation in *Clethrionomys species*, with special reference to an island population of *Cl. glareolus*. — Ann. zool. Fenn., 1985, **22**, N 3, p. 331—342.
Jaszczak K. The influence of parental age on the genetic quality of the progeny of mice. II. Certain parametres of fertility and the ration of sexes in successive generations. — Genet. polon., 1974, **15**, N 4, p. 483—490.
Jaszczak K. The influence of parental age on the genetic quality of the progeny of mice. IV. The level of spontaneous and induced chromosome translocations in the male germ cells. — Genetica pol., 1975, **16**, N 1, p. 109—115.
Levin R. Food fuels reproductive success. — Science, 1982, **217**, N 4556, p. 238—239.
McNab B. K. Food habits, energetics and population biology of mammals. — Amer. Natur., 1980, **116**, N 1, p. 106—124.
Masaaki Y. Influence of red fox predation on a local population of small rodents. I. Population fluctuation in small rodents. — Appl. Entomol. and Zool., 1982, **17**, N 1, p. 8—19.
Myllymäki A., Hansson L., Christiansen E. Models for forecasting population trends in two species of microtine rodent, *Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus*. — Acta zool. Fenn., 1985, N 173, p. 93—101.
Secher J. T. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in decidious forests. — Oecologia, 1982, **54**, N 2, p. 184—192.

УДК 597.152.6+597.554.3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ КАРПОВЫХ РЫБ ВОЛГО-КАСПИЙСКОГО РАЙОНА

А. Н. Мироновский, А. В. Кожара, В. Н. Яковлев

Обсуждается популяционная структура ряда карповых рыб Волго-Каспийского района, выявленная морфологическими методами. Популяции видов, имеющих морской нагульный ареал, резко отличаются от нижневолжских, в то время как популяции чисто жилых видов с ними сходны. Предполагается, что специфика популяций первой группы отражает селективный эффект морских условий обитания на покатную молодь рыб.