

УДК 599.323.43

К ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА. СООБЩЕНИЕ 1. ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ, ХОД, СРОКИ И ИНТЕНСИВНОСТЬ РЕПРОДУКЦИИ

© 2020 г. Э. В. Ивантер®

Петрозаводский государственный университет, просп. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия

®E-mail: Ivanter@petsu.ru

Поступила в редакцию 01.02.2019 г.

После доработки 18.09.2019 г.

Принята к публикации 01.11.2019 г.

На основе результатов многолетних стационарных и экспедиционных исследований, проводимых на таежном северо-западе России (1958–2017 гг.), охарактеризованы популяционно-экологические особенности размножения рыжей полевки, в том числе связанные с ее обитанием у северных границ распространения: сроки и половые циклы, ход и интенсивность репродукции. Отмечено, что этому виду свойственны продолжительный, длящийся с апреля по сентябрь, период размножения и весьма интенсивное участие в нем прибылых полевок, особенно рожденных в весенне-летнее время. В половом цикле самцов установлена стадия пассивного сперматогенеза с быстрым нарастанием сперматогенного эпителия и появлением сперматоцитов обоих порядков, а также стадия активного сперматогенеза, во время которого зародышевый эпителий приобретает многослойность, а в канальцах и придатках семенника в массе появляются зрелые сперматозоиды. Обнаружено, что овуляция у самок, по-видимому, спонтанная, о чем свидетельствуют случаи нахождения ложных желтых тел у прохолоставших взрослых (перезимовавших) самок, а также у прибылых, размножение которых прерывается сезонной депрессией. Выявлено наличие выполняющей функцию популяционной авторегуляции, зависящей от исходной плотности населения адаптивной, смены участвующих в репродукции возрастных генераций зверьков.

DOI: 10.31857/S0002332920050045

Несмотря на неослабевающий интерес к изучению рыжей полевки, в том числе и в связи с ее широким распространением и многочисленностью (в изученном регионе она абсолютный доминант в населении мелких млекопитающих) и важным биоценотическим значением, экология, и особенно размножение этого вида, по-прежнему остается исследованной недостаточно.

Цель работы – попытка хотя бы частично восполнить существенный пробел в исследовании территории Карелии и прилежащих регионов Восточной Фенноскандии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованиями охвачена Восточная Фенноскандия, включающая в себя Кольский п-ов, Финляндию, Карелию и Карельский перешеек Ленинградской обл. Ландшафты этой территории относятся в основном к зоне таежных лесов и представляют для рыжей полевки северную периферию ареала. Материалом для настоящего сообщения послужили результаты анализа репродуктивного состояния >11 тыс. добытых за все годы

исследований полевок данного вида. Отлов (учет численности) зверьков проводился двумя основными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Учет ловушками заключался в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одной от другой) линий давилок (капканчиков Геро) с приманкой из кусочков смоченного в растительном масле ржаного хлеба (по 25–50 шт. в каждой). За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю особей данного вида в общем улове ловушками (индекс доминирования, %). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатели обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 сут работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное число зверьков данного вида, выраженное в процентах общего числа добытых мелких млекопитающих всех видов (индекс доминирования, %).

У каждой исследованной полевки фиксировались пол, возраст, генеративный статус и состояние репродуктивной сферы, участие в размножении (стадия половой активности, размеры гонад, число эмбрионов и желтых тел и др.). Исследование генеративных органов проводилось по общепринятой методике (Карасева и др., 2008), а определение возраста — в соответствии с рекомендациями Тупиковой с соавт. (Тупикова и др., 1970). Разработанный этими исследователями метод позволяет по степени развития корня зуба M_2 устанавливать возраст каждой особи с точностью до 2 мес. Тем не менее в ряде случаев при отнесении зверька к той или иной возрастной группе мы испытывали определенные затруднения, поэтому помимо строения корня второго коренного зуба для уточнения возраста иногда рассматривались и другие признаки — выраженность черепных гребней и конфигурация черепа, а также развитие тимуса, масса и длина тела. При животоотлове при мечении на площадках (Ивантер и др., 2018) проводилось прижизненное исследование влагалищных мазков у самок, но главным оставался гистологический метод с микроскопированием окрашенных гематоксилином Эрлиха срезов семенников и яичников ($\times 400$). В общей сложности изготовлено, сфотографировано и проанализировано >1.5 тыс. гистологических препаратов. Методика их обработки и анализа строго соответствовала общепринятой (Карасева и др., 2008).

При анализе разовой плодовитости и других показателей репродукции рыжей полевки и их достоверности, а также при изучении влияния экзо- и эндогенных факторов на ход и интенсивность размножения вида применялись статистические приемы, включающие в себя проверку на нормальность распределения, вычисление средних и их статистических ошибок (методы Стьюдента и Фишера) и проведение регрессионного, корреляционного и дисперсионного анализов, а также определения симметричности и асимметричности распределений (для выявления репродуктивных тенденций в микроэволюции) (Ивантер, Коросов, 1992, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

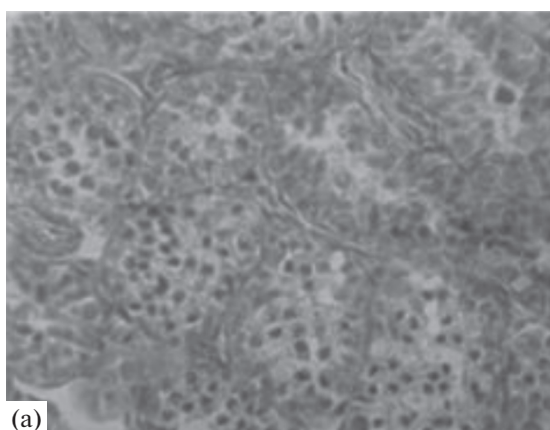
Как показало гистологическое исследование семенников и их придатков, в январе–феврале самцы рыжей полевки находятся в состоянии полового покоя (рис. 1а). Герминативный эпителий извитых канальцев у них 1–3-рядный. В нем присутствуют клетки Сертоли и сперматогонии и лишь изредка встречаются единичные сперматоциты первого порядка. Диаметр канальцев не превышает 40 мкм. В марте в зародышевом эпителии появляются признаки некоторого пролиферативного оживления. Быстро нарастает сперматогенный эпителий, появляются сперматоциты обоих поряд-

ков и сперматиды, просвет канальцев увеличивается (50–95 мкм). Это стадия пассивного сперматогенеза, не заканчивающаяся, как правило, образованием зрелых сперматозоидов (рис. 1б). Активный сперматогенез начинается в апреле (рис. 1в). Зародышевый эпителий становится многослойным, в канальцах семенника и придатка в массе появляются зрелые спермии, просветы канальцев резко увеличиваются, достигая в диаметре 110–200 мкм и даже более. В дальнейшем на протяжении всего репродуктивного периода гистологическая структура семенников и придатков у зимовавших самцов не меняется и практически все они летом активны в половом отношении. Признаки дегенерации клеточных элементов обнаруживаются только в сентябре. Пролиферация к этому времени прекращается, сертолиев симпласт разрыхляется и частично переходит в просвет семенного канала. Окончание гона легко диагностируется визуально. Семенник слегка темнеет, теряет упругость, затем приобретает форму очень узкого, вытянутого овала и еще более темную окраску. Семенные пузырьки становятся мягкими, дегенерируют, уменьшение их размеров происходит очень быстро.

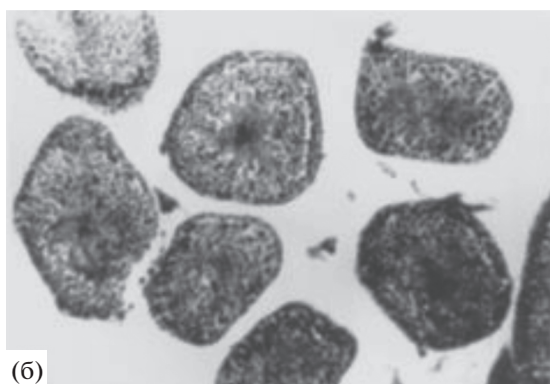
Проведенные исследования показали, что репродуктивный потенциал самок рыжей полевки также достаточно велик. Согласно Н.В. Башениной (1977), в яичнике молодых самок число первичных яйцеклеток достигает 40–50 тыс., у половозрелых — ~ 30 тыс. На одном срезе яичника взрослой размножающейся самки, как правило, можно видеть до 25 фолликулов на разных стадиях созревания. В отдельных скоплениях примордиальных яйцеклеток, образующихся под давлением растущих фолликулов, насчитывается 40–90 клеток. Овуляция же, по видимому, спонтанная, о чем свидетельствуют случаи нахождения ложных желтых тел у прохолоставших самок, а также у молодых самок, размножение которых прерывается сезонной депрессией.

Течка рыжих полевок происходит по общей схеме. Средняя продолжительность полового цикла 5–6, максимальная ~ 14 сут (Ивантер и др., 1981). Характерные изменения обнаруживаются у самок и в гонадах (рис. 2).

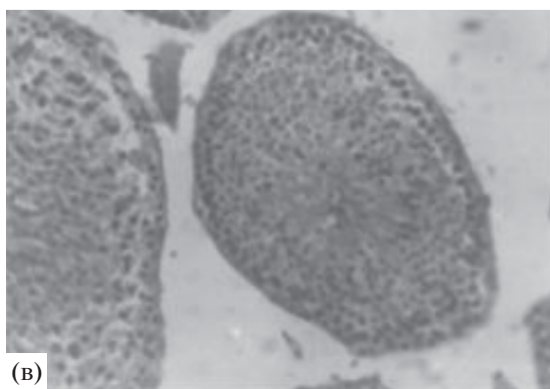
Параллельно рассмотренным процессам изменяются размеры гонад и придаточных желез (табл. 1, рис. 3). С марта по первую декаду мая происходит быстрое увеличение длины и массы семенников и размеров семенных пузырьков. Длина семенника увеличивается за это время от 5.6 до 12.1 мм, масса — от 78 до 745 мг, длина семенных пузырьков — от 0.6 до 10.4 мм. В дальнейшем в течение лета семенники и придатки у перезимовавших особей сохраняют крупные размеры, варьируя в сравнительно небольших пределах: семенники в среднем от 11.6 до 12.5 мм и от 682 до 917 мг, семенные пузырьки от 10.3 до 13.9 мм.



(a)



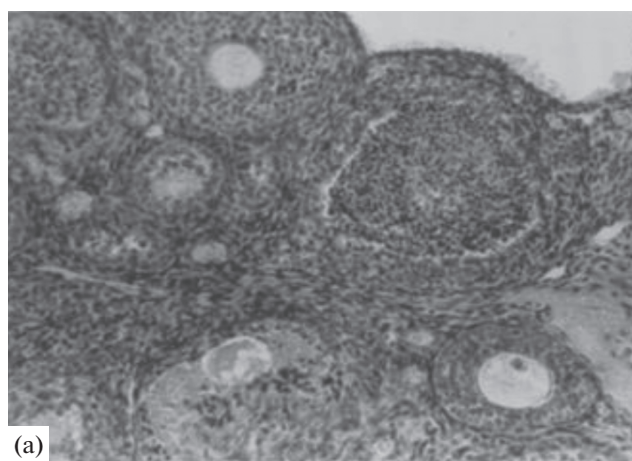
(б)



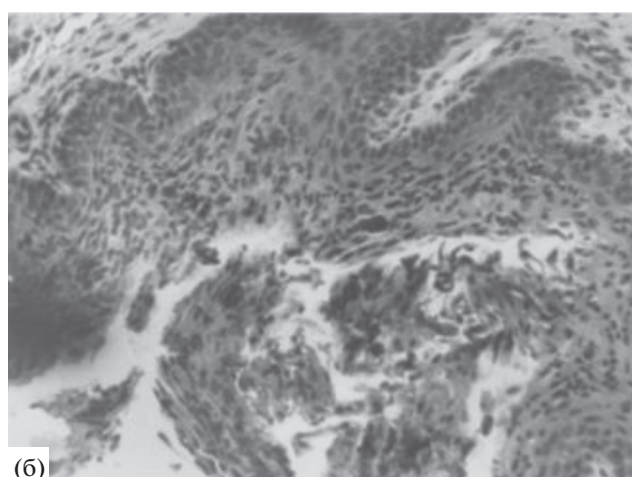
(в)

Рис. 1. Поперечные срезы канальцев семенника самца рыжей полевки. Микрофото, $\times 400$. а – состояние покоя; б и в – пассивный и активный сперматогенез соответственно.

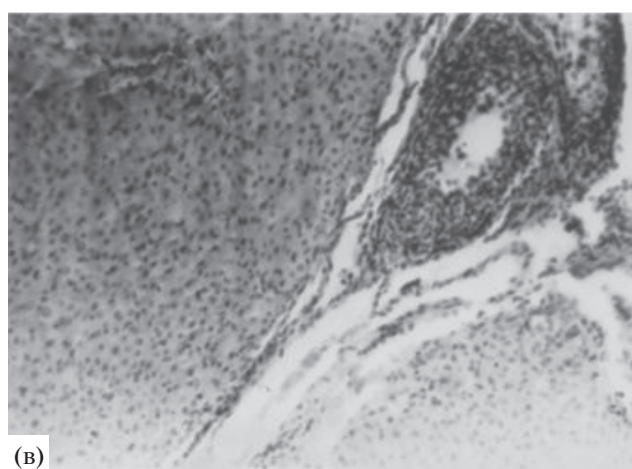
Половое созревание самцов, а значит, и доля половозрелых среди них, как и самок, связаны с их возрастом и фазой репродуктивного цикла. В мае в популяции присутствуют только перезимовавшие самцы, которые практически все участвуют в размножении (активный сперматогенез). В начале фазы интенсивной репродукции все перезимовавшие самцы по-прежнему размножаются. Молодые самцы имеют в это время наибольшую



(a)



(б)



(в)

Рис. 2. Гистологический срез яичника и слизистой влагалища рыжей полевки. а – яичник молодой не размножающейся самки; б – влагалище взрослой самки во время эструса; в – яичник с желтым телом.

скорость полового созревания, хотя некоторые остаются неполовозрелыми. Доля их очень низка в производных и еловых лесах (~ 1 и 4.5% соответ-

Таблица 1. Состояние половой системы и сперматогенез у зимовавших самцов рыжей полевки (сводные данные по всем годам исследований)

Месяц	Декада	Всего исследовано, экз.	Масса тела, г	Длина, мм		Масса двух семенников, мг	Доля самцов со сперматогенезом, % числа исследованных
				семенника	семенных пузырьков		
Март	I, II	6	$\frac{14-16.6}{15.7}$	$\frac{4.5-6.2}{5.4}$	—	$\frac{42-116}{80.0}$	0
Апрель	I,II	10	$\frac{15.2-22.4}{20.0}$	$\frac{6.3-11.6}{8.7}$	$\frac{2.1-9.0}{6.6}$	$\frac{353-651}{520.4}$	80
Май	I	6	$\frac{19.1-26.0}{21.6}$	$\frac{10.6-12.8}{12.2}$	$\frac{9.1-12.5}{10.4}$	$\frac{680-790}{750.5}$	100
	II	30	$\frac{18.8-22.2}{22.0}$	$\frac{5.35-13.0}{10.4}$	$\frac{7.5-13.2}{10.0}$	$\frac{512-949}{692.7}$	100
	III	64	$\frac{11.7-100.9}{24.0}$	$\frac{6.5-15.0}{10.4}$	$\frac{5.3-12.5}{8.8}$	$\frac{430-941}{689.0}$	100
Июнь	I	56	$\frac{19.2-28.2}{23.2}$	$\frac{7.7-14.0}{9.9}$	$\frac{7.7-14.0}{11.2}$	$\frac{300-1300}{899.9}$	100
	II	126	$\frac{17.5-35.0}{24.7}$	$\frac{7.5-15.5}{11.6}$	$\frac{3.7-23.0}{10.3}$	$\frac{65-350}{900}$	100
	III	54	$\frac{19.0-101.1}{25.3}$	$\frac{6.5-14.0}{11.0}$	$\frac{6.2-14.6}{10.1}$	$\frac{550-1300}{828.2}$	100
Июль	I	66	$\frac{12.9-29.0}{23.9}$	$\frac{4.7-10.6}{10.5}$	$\frac{2.9-15.5}{11.6}$	$\frac{200-1800}{866.5}$	100
	II	114	$\frac{11.0-33.5}{23.7}$	$\frac{5.9-10.1}{10.0}$	$\frac{8.1-13.3}{12.1}$	$\frac{212-1250}{793.4}$	100
	III	95	$\frac{12.1-29.1}{23.2}$	$\frac{5.2-11.5}{9.7}$	$\frac{7.2-21.0}{12.7}$	$\frac{120-1200}{744.3}$	100
Август	I	42	$\frac{19.7-29.4}{24.1}$	$\frac{8.2-15.5}{10.1}$	$\frac{9.5-14.5}{12.9}$	$\frac{520-1040}{818.9}$	100
	II	27	$\frac{15.9-26.6}{23.5}$	$\frac{2.5-11.3}{9.4}$	$\frac{8.9-17.3}{12.4}$	$\frac{550-1200}{967.3}$	100
	III	31	$\frac{19.3-27.4}{23.4}$	$\frac{4.3-11.4}{9.2}$	$\frac{5.4-16.5}{11.6}$	$\frac{600-1040}{780.0}$	100
Сентябрь	I	12	$\frac{19.4-26.1}{22.8}$	$\frac{4.4-10.3}{7.9}$	$\frac{4.3-13.5}{9.4}$	$\frac{101-1020}{573.7}$	0

Примечание. В числителе – пределы колебаний, в знаменателе – средние значения показателей; для табл. 1 и 2.

ственно). В июне большая часть самцов продолжает активно размножаться, и только в ельниках до 20% самцов неполовозрелые. Возможно, это объясняется повышенной здесь численностью зверьков, приводящей к замедлению полового созревания самцов (Ивантер, 1975). При этом скорость их созревания в большей степени, чем у самок, связана с изменениями плотности и структуры популяции.

Во второй половине лета доля неполовозрелых самцов неуклонно растет, и в сентябре в размно-

жении принимают участие лишь единичные особи (не более 5%), тогда как доля половозрелых самок намного выше (20 и 50% соответственно для еловых и вторичных лесов). Осенью большинство самцов раньше, чем самки, прекращают размножение (наблюдается затухание сперматогенеза и дегенерация семенников). Вполне вероятно, что наряду с сезонной обусловленностью этих явлений снижение половой активности самцов вызвано еще и более высокой чувствительностью к

ИВАНТЕР

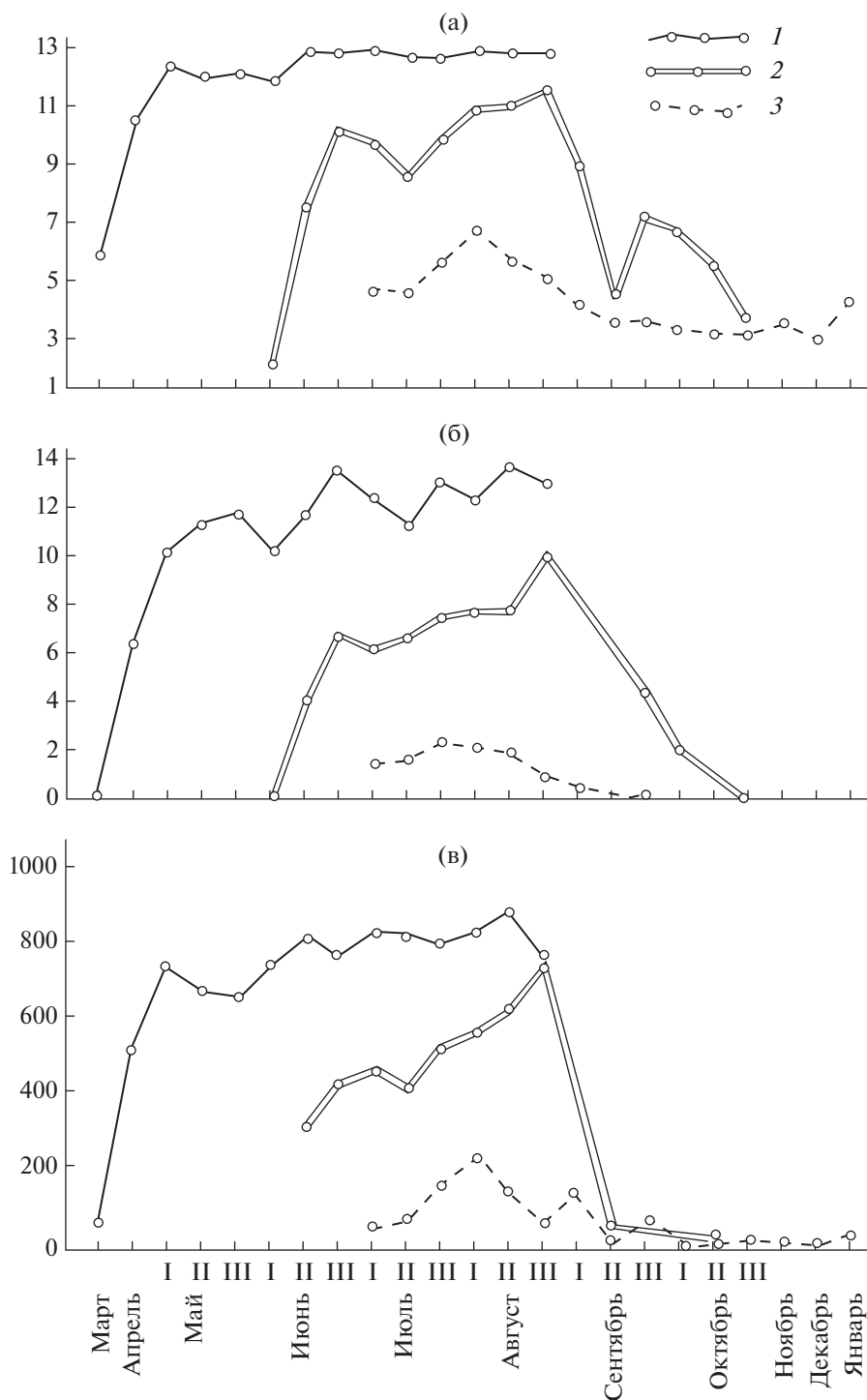


Рис. 3. Изменение длины семенника, мм (а), высоты семенных пузырьков (б) и массы двух семенников, мг (в) у самцов рыжей полевки разного возраста. 1 – зимовавшие, 2 – прибывшие ранних выводков (родившиеся с начала мая по конец июня), 3 – прибывшие поздних выводков (родившиеся в июле и позднее). I–III – декады.

изменениям демографических ситуаций, и особенно к возрастанию численности. Подробнее это будет рассмотрено в сообщении 2.

Общий ход и интенсивность размножения взрослых самок показаны в табл. 2, а сроки – в

табл. 3. Первые беременные самки были отловлены 20.04.1960, самая поздняя дата – 20.05.1965, средняя многолетняя – 03.05. Это свидетельствует о довольно значительных (с амплитудой ~1 мес.) колебаниях сроков начала размножения. Подоб-

ные отклонения связаны, очевидно, с фенологией весны и состоянием кормовой базы. В годы с ранней теплой и дружной весной (1963, 1966, 1973, 1979, 1989, 2003 гг.) размножение начиналось на 2–3 нед раньше, чем при позднем наступлении весенних явлений (1961, 1968, 1980, 1987, 1992, 2004 гг.). Ранее это объясняли тем, что весеннее наращивание массы — необходимое условие для размножения — начинается у рыжих полевок только после схода снега, поэтому поздние весны приводят к задержке репродукции (Fuller, 1967).

Не меньшее значение имеет численность перезимовавшего поголовья. Например, в 1960, 1966, 1973, 1979, 1982, 1989–1990, 2013 гг. при высокой плотности весенней популяции, несмотря на очень раннюю, умеренно влажную и теплую весну (разрушение снежного покрова происходило соответственно 19, 24, 27 и 17 марта, тогда как средний многолетний показатель — 8 апреля), массовый выход молодняка из нор в связи с поздним рождением, судя по началу их отлова, задержался по сравнению с обычным более чем на 1 нед. Запаздывание начала размножения в связи с высокой плотностью популяции описано для темных и красных полевок (Godfrey, 1955; Кошкина, 1957). Очевидно, это справедливо и для таежных популяций рыжей полевки. Сроки вступления в размножение отдельных самок сильно варьируют. В мае попадались самки в течке (11.5%), на разных стадиях беременности (61.5%), кормящие (15.5%), откормившие первый выводок (4%) и не закончившие лактацию, но уже вынашивающие второй выводок (7.5%). В годы с благоприятными условиями размножение бывает более интенсивным и дружным (в нем участвует до 100% созревших самок), а с неблагоприятными — отличается низкой интенсивностью, особенно в группе прибылых (среди которых доля размножающихся не превышает 20%). К тому же у перезимовавших самок оно сильно растянуто по срокам. Как отмечено выше, первые молодые полевки отлавливаются в конце мая—начале июня (табл. 3), но массовый выход молодняка приходится на вторую половину июня. К этому времени приурочены и первые случаи рождения второго выводка.

При этом общая продолжительность сезона размножения рыжей полевки в рассматриваемом регионе изменяется в довольно широких пределах. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4–6 мес., но конкретные сроки начала и окончания размножения сильно растянуты. Первых беременных перезимовавших самок иногда отлавливали в III декаде апреля, иногда в 20-х числах мая (разница — месяц), а по средним многолетним наблюдениям — в I декаде этого месяца. Первые прибылые зверьки появляются в отловах в I декаде мая (наиболее ранние случаи) и до середины июня (самый поздний срок). Среднее многолетнее значение для разных

биотопов — конец мая—начало июня, но массовый выход молодняка приходится на вторую половину июня. Сроки окончания размножения колеблются в еще большей степени, чем сроки его начала, и, как показали некоторые исследователи (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Жигальский, 2002), помимо фенологически обусловленного снижения интенсивности размножения и полного его прекращения во второй половине лета время завершения репродукции определяется еще и численностью популяции. При высокой численности летом размножение заканчивается уже в августе, а в годы низкой численности репродуктивно активные самки встречаются и в конце сентября.

Это явление хорошо прослеживается при сравнении интенсивности размножения полевок в ельниках и в производных смешанных и лиственных лесах (рис. 4, 5). Поголовье зверьков в коренных биотопах выше, чем в производных. И хотя различия незначительны, они, вероятно, вполне достаточны для “включения” внутривидовых механизмов, тормозящих размножение. Отсюда довольно существенная разница в долях размножающихся самок (21 и 50%). При этом в ельниках в 21% участвующих в размножении самок входят главным образом молодые полевки раннелетних пометов, которые размножались ранее, но не участвуют в репродукции в сентябре, а в производных лесах к ним добавляется еще и 30% зверьков позднелетних пометов, которые в сентябре беременны.

В Карелии время окончания размножения популяции определяется прибылыми самками (зимовавшие исчезают в августе). Сроки окончания репродукции варьируют по годам в еще большей степени, чем сроки начала, причем они определяются в основном плотностью популяции: по достижении определенных критических показателей численности размножение прекращается (Тупикова, Коновалова, 1971). Согласно полученным этими авторами данным, при высокой интенсивности весенне-летнего размножения, приводящей к раннему наступлению сезонного пика численности, размножение популяции резко затормаживается уже в августе. Между тем в условиях медленного нарастания численности в связи с вялым размножением период репродукции сильно растягивается, захватывая весь сентябрь.

При рассмотрении имеющихся в литературе материалов по срокам и интенсивности размножения рыжей полевки бросаются в глаза закономерные географические различия. По направлению к югу и юго-западу наблюдается удлинение периода размножения без заметного изменения его интенсивности (без увеличения доли участия в размножении молодых и числа пометов у самок). Это позволяет считать, что низкая численность вида в экстремальных северных условиях связана не столько с пониженной репродукцией,

Таблица 2. Интенсивность размножения зимовавших и прибылых самок рыжей полевки (сводные данные за все годы исследований)

Месяц	Декады	Общее число исследованных самок	Масса тела, г	Относительное число самок, % общего числа					
				в течке	беременных	кормящих	одновременно беременных и кормящих	рожавших	без следов размножения
Март	I, II	7	$\frac{13.7-16.1}{14.9}$	—	—	—	—	—	100
Апрель	II, III	6	$\frac{13.8-17.7}{16.0}$	16.7	16.7	—	—	—	66.6
Май	I	3	$\frac{16.9-25.0}{20.4}$	33.3	66.6	—	—	—	—
	II	16	$\frac{19.7-31.7}{25.8}$	—	75.0	6.3	6.3	12.5	—
	III	35	$\frac{17.2-32.2}{25.7}$	7.8	77.9	7.8	7.8	31.2	—
Июнь	I	29	$\frac{19.5-42.7}{25.9}$	—	69.0	10.3	3.4	13.8	—
	II	68	$\frac{14.4-44.8}{29.9}$	—	54.4	11.8	10.3	19.1	—
	III	25	$\frac{18.1-33.4}{27.8}$	—	36.0	16.0	20.0	24.0	—
Июль	I	38	$\frac{20.1-42.7}{27.6}$	—	50.0	18.4	7.9	21.1	2.6
	II	54	$\frac{18.8-44.8}{28.7}$	—	50.0	24.1	1.9	16.7	7.4
	III	51	$\frac{20.8-40.2}{29.4}$	—	47.1	11.8	9.8	15.7	15.7
Август	I	33	$\frac{23.8-42.4}{29.1}$	—	33.3	15.2	3.0	24.2	21.2
	II	22	$\frac{23.2-35.8}{28.9}$	—	27.3	9.1	4.5	27.3	31.8
	III	16	$\frac{25.2-33.7}{28.7}$	—	43.8	6.3	—	37.5	12.5
Сентябрь	I	16	$\frac{7.8-31.7}{21.5}$	—	6.3	25.0	—	68.8	—
	II	2	25.7, 28.5	—	—	—	—	100	—
	III	6	$\frac{19.5-31.8}{26.4}$	—	—	16.7	—	83.3	—
Октябрь	I	3	$\frac{28.8-27.7}{25.6}$	—	—	—	—	100.0	—

Таблица 3. Сроки размножения рыжей полевки в Карелии по данным многолетних отловов

Показатель	Число лет наблюдений	Крайние даты	Средняя многолетняя
Дата первого отлова			
беременной зимовавшей самки	51	20.04.1960–29.08.2010	17.05
кормящей зимовавшей самки	51	10.05.1953–19.08.1975	19.05
зимовавшей самки со второй беременностью	56	06.06.1966–19.08.1975	13.06
Прибылых	66	18.05.1966–11.06.1997	12.06
беременной прибылой самки	56	13.06.1962–04.04.1985	08.07
кормящей прибылой самки	56	14.06.1972–06.09.1985	09.07
Дата последнего отлова	56		
зимовавшего зверька	66	05.08.1994–12.10.1967	11.09
беременной прибылой самки	56	04.09.1985–28.09.1958	16.09
кормящей прибылой самки	56	06.09.1985–13.10.1958	14.09

сколько с более высокой смертностью зверьков. К этому следует добавить, что различия в календарных сроках начала размножения на севере, в средней части и на юге ареала менее значительны, чем различия в ходе весенних явлений. Следовательно, северные популяции вида действительно отличаются фенологически более ранним началом размножения, как было установлено для многих субарктических популяций грызунов (Шварц, 1959, 1963).

Общую картину размножения перезимовавших полевок в Карелии можно проследить по изменению числа беременных и кормящих самок (табл. 1). Первый пик размножения приходится на середину мая: все отловленные самки беременны или кормят молодых. В конце мая намечается небольшой спад в размножении взрослых зверьков, что видно по сокращению доли беременных самок и снижению отлова молодых во второй половине июня. Однако в I декаде июня, а затем в начале июля и середине августа размножение вновь становится более интенсивным: взрослые самки в массе приносят второй (в июне) и третий (в июле–августе) выводок. Позже число беременных самок постепенно снижается и сходит на нет к началу сентября. Таким образом, сезон размножения зимовавших рыжих полевок охватывал в годы наблюдений почти весь бесснежный период и длился с конца апреля–начала мая до сентября. У большинства перезимовавших самок за это время произошло не менее двух, а у четверти – три генерации.

Исходя из продолжительности беременности, равной 18–20 сут (Свириденко, 1967), темп их размножения в обычные годы можно представить следующим образом: первое спаривание происходит в конце апреля–начале мая, рождение молодых – в III декаде месяца, выход последних из гнезд и расселение – в середине июня. Это первая

генерация. Второе спаривание (оно происходит менее дружно) наблюдается, видимо, в конце мая–июне, рождение малышей – во второй половине июня–начале июля, выход и расселение их – с середины июля по I декаду августа. Третий выводок рождается в июле–августе и появляется в уловах начиная с конца июля. Участие взрослых самок в размножении практически поголовное. В мае–июле в общем числе исследованных взрослых самок (174) без следов размножения (яловых) оказались 3, или 1.7%. Небольшое увеличение этого показателя в августе связано, очевидно, с тем, что видимость плацентарных пятен у рыжих полевок часто не превышает 2 мес. (Свириденко, 1967), поэтому в группу “без следов размножения” могут попасть самки, родившие выводок в мае и после этого не размножавшиеся.

Описанный выше закономерный характер сезонных изменений интенсивности размножения взрослых полевок (наличие у них трех более или менее четких периодов активизации, связанных с рождением и выкармливанием выводков) в известной мере схематичен и условен. Неодновременное в один и тот же сезон и по годам размножение взрослых самок, различные интервалы между спариваниями и неодинаковое число пометов у отдельных зверьков – все это затушевывает общую картину размножения, поскольку максимумы его в значительной мере перекрываются и сглаживаются.

Оценивая интенсивность размножения взрослых самок по степени участия их в репродукции и числу выводков за сезон, следует учитывать изменчивость этих показателей по годам. Первый из них (доля участия в размножении) отличался наибольшей стабильностью и оставался неизменным на протяжении всех лет наблюдений. Яловые самки, т.е. вообще не размножавшиеся, среди взрослых животных практически отсутствовали.

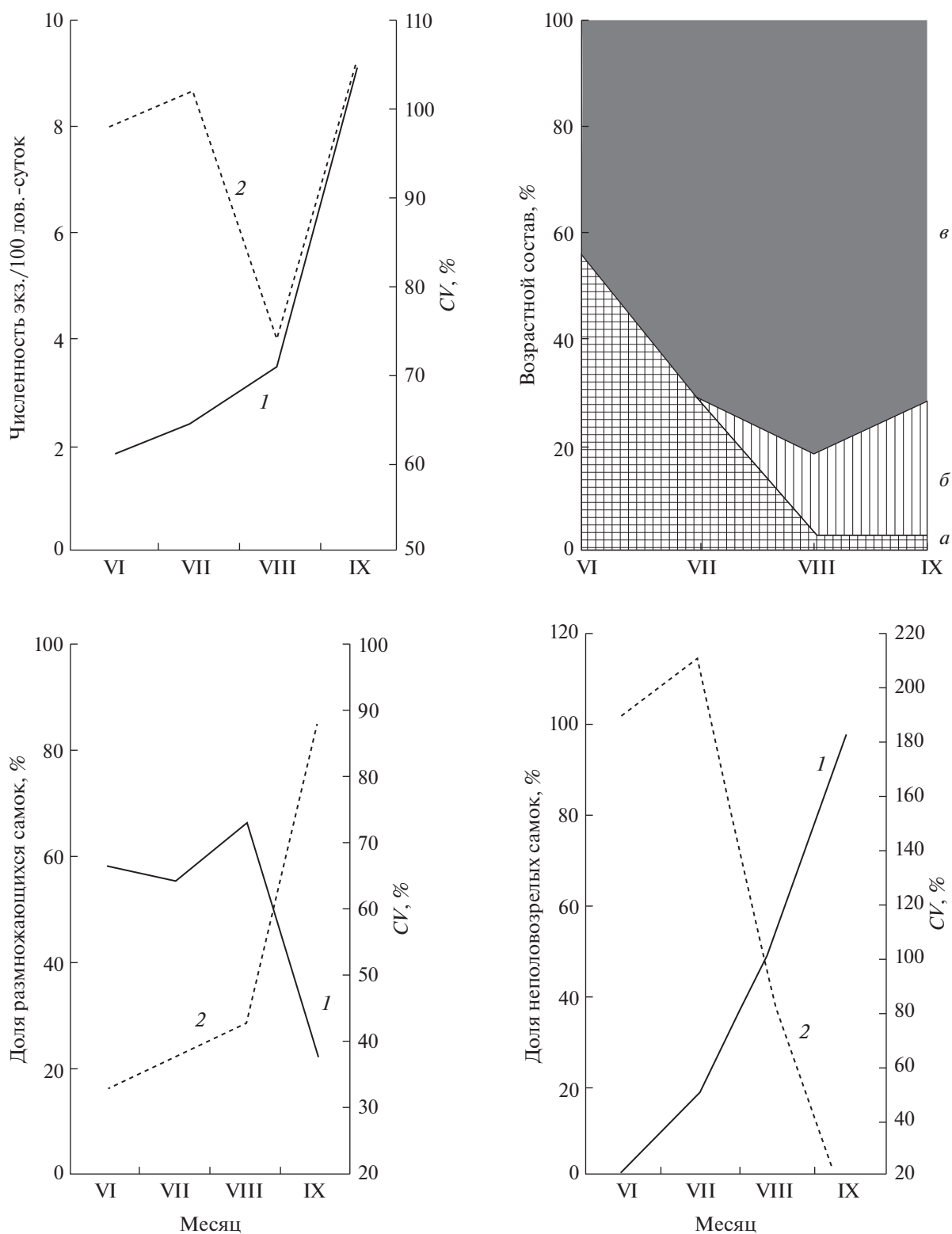


Рис. 4. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в ельниках-зеленомошниках. 1 – усредненный показатель, 2 – коэффициент вариации; а – перезимовавшие особи, б – в возрасте 3–6 мес., в – в возрасте 1–2 мес.; для рис. 4 и 5.

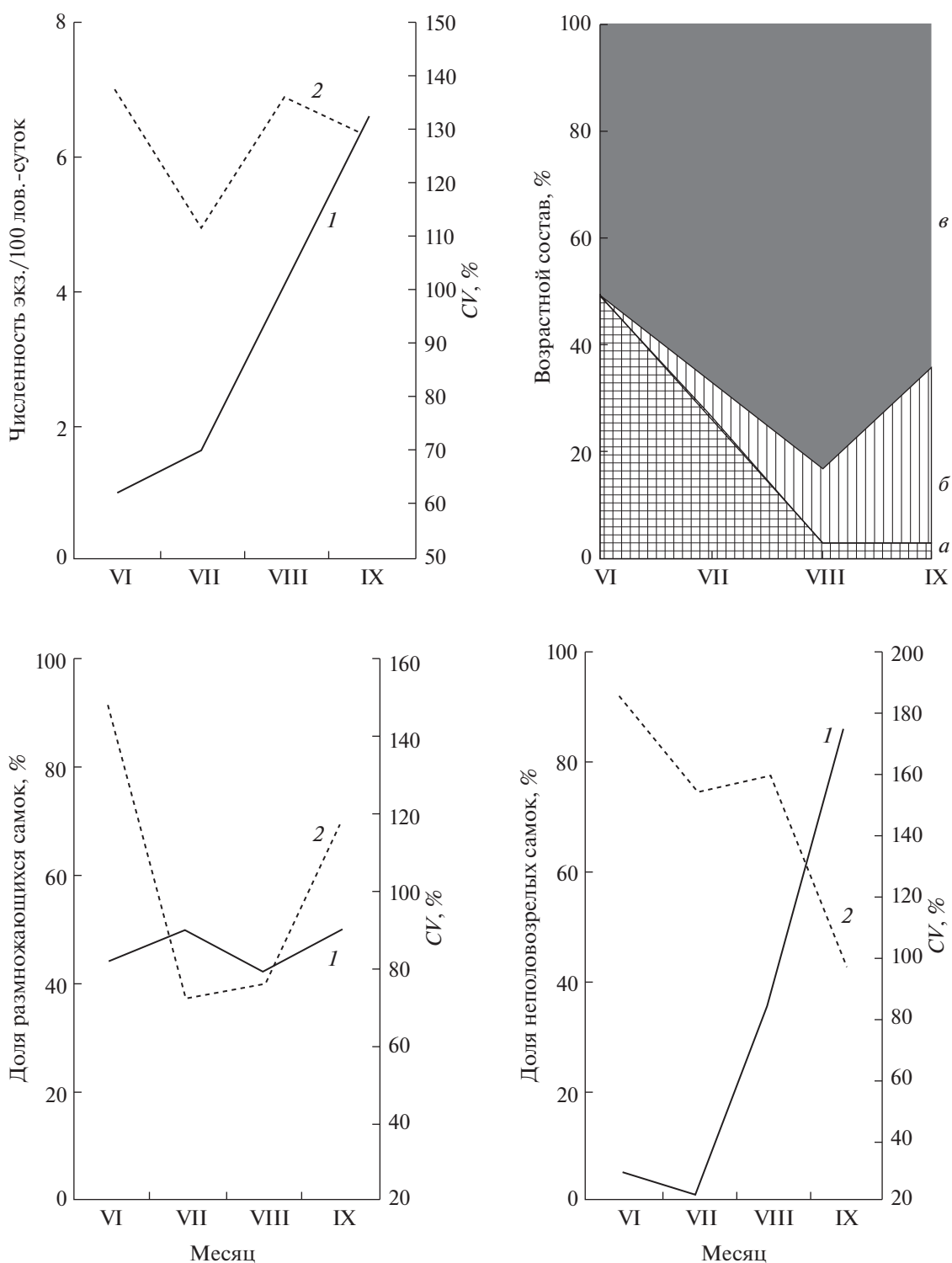


Рис. 5. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки во вторичных лиственных и смешанных лесах.

При этом число пометов каждой самки варьировало достаточно сильно. При наступлении новой беременности вскоре после рождения детенышей предыдущего выводка, в начале или середине пе-

риода их кормления, промежуток между появлением последовательных выводков сокращался до 30 сут. В этом случае доли беременных и кормящихся особей будут в уловах взрослых самок очень

Таблица 4. Участие в размножении самок рыжей полевки в годы с разной интенсивностью нарастания численности

Возрастная группа	Месяц	Годы					
		низкой весенней численности и интенсивного нарастания ее к осени		средней весенней численности и среднего темпа нарастания ее к осени		высокой весенней численности и слабого нарастания ее к осени	
		<i>n</i>	число размножающихся, %	<i>n</i>	число размножающихся, %	<i>n</i>	число размножающихся, %
Зимовавшие	Май	11	100	51	94.1	18	66.6
	Июнь	30	100	54	100	41	71.4
	Июль	78	84.6	162	90.7	32	72.7
	Август	48	93.7	40	76.9	7	50.0
Прибылые ранних выводков	Июнь	36	50.0	97	37.5	21	14.3
	Июль	273	64.8	214	62.9	60	40.0
	Август	62	87.1	26	84.6	15	53.3
	Сентябрь	66	36.4	32	56.2	10	60.0
Прибылые поздних выводков	Август–сентябрь	752	4.6	302	2.6	116	5.0

Примечание. Годы низкой весенне-летней численности (<0.5 экз. на 100 лов.-сут) – 1957, 1968, 1970, 1974, 1980, 1988, 1992, 2007, средней (0.6–2.1) – 1967, 1972, 1975, 1983, 1987, 1991, 2002, 2008–2009, высокой (2.2–6.3) – 1966, 1973, 1979, 1982, 1989–1990, 2013.

большими. Если же, у каждой самки было 1–2 выводка, то промежутки между рождением выводков и соответственно между периодами, когда самка размножается (беременна или кормит молодых), будут увеличиваться. В результате число беременных и лактирующих самок в общем отлове зимовавших сократится и значительную долю будут составлять самки, не имевшие в момент поимки признаков беременности или лактации. Это позволяет оценивать частоту рождения выводков по числу размножающихся самок (в процентах общего числа отловленных).

В табл. 4 сопоставлены годы с разными весенними численностями полевки и степенями их нарастания к осени. После низкой весенней численности интенсивность размножения взрослых самок была наибольшей. Это, конечно, связано с тем, что большинство особей приносило в эти годы 2–3, а некоторые и 4 выводка за сезон. “Занятость” их в размножении на протяжении всего весенне-летнего периода была максимальной. Наоборот, в годы высокой весенней численности размножение взрослых самок было заторможено, причем не за счет яловости отдельных зверьков, а вследствие снижения интенсивности размноже-

ния у всех самок. В основном у самок было 1–2 выводка за лето, т.е. “занятость” их в размножении была сравнительно низкой. Нужно также иметь в виду, что в годы высокой весенней численности размножение популяции начиналось позднее обычного. Это сократило период репродукции и также обусловило снижение числа выводков у взрослых самок. Изменение интенсивности размножения зимовавших самок рыжей полевки по годам с различным уровнем весенней плотности за счет разной частоты рождения выводков наблюдали на Кольском п-ове, в Приокско-Тerrasном заповеднике и в Тульской обл. (Наумов, 1948; Заблоская, 1957; Кошкина, 1957; Панина и Мясников, 1960). Это позволяет предполагать, что отмеченная закономерность характерна для значительной части ареала. В то же время в южно-таежных лесах Кировской обл. картина несколько иная. Там в годы с высокой весенней численностью часть взрослых самок вообще не приступает к размножению (яловые), но “начавшие размножаться делают это более интенсивно, чем в годы с низкой весенней численностью” (Тупикова, Коновалова, 1971).

Таблица 5. Число выводков у зимовавших и прибылых самок рыжей полевки в разные месяцы сезона размножения

Месяц	Общее число исследованных самок	Относительное число самок (% общего числа) с числом выводков				
		0	1	2	3	4
Зимовавшие						
Май	35	—	88.6	11.4	—	—
Июнь	95	3.2	43.2	45.3	8.4	—
Июль	119	2.5	22.7	58.0	16.8	—
Август	49	2.0	24.5	51.0	20.4	2.0
Прибылые ранних (май—июнь) выводков						
Июнь	62	62.9	33.9	3.2	—	—
Июль	308	33.4	54.5	12.0	0.3	—
Август	199	15.0	33.6	39.7	4.7	—
Сентябрь	103	15.5	32.0	39.8	12.6	—
Прибылые поздних (июль—сентябрь) выводков						
Июль	200	91.0	9.9	—	—	—
Август	333	73.6	26.4	—	—	—
Сентябрь	331	89.9	10.1	—	—	—

Весьма показателен в этом отношении проведенный в условиях Удмуртии (оптимум ареала) многосторонний анализ динамики численности и структуры населения рыжей полевки при различных сроках начала сезонного репродуктивного цикла и процессов, определяющих вклад в формирование популяционных циклов разных сроков начала размножения (Жигальский, 2011). После 29-летних стационарных наблюдений за состоянием исследуемой популяции Жигальским была установлена характерная для оптимума ареала относительно стабильная численность при значительных колебаниях сроков начала и окончания репродуктивного периода, в результате чего возрастной состав населения в разные годы претерпел значительные изменения. В отдельные годы размножение в популяции начиналось там в декабре—январе, о чем свидетельствовала высокая доля неполовозрелых сеголеток и репродуктивно-активных самок в апрельских отловах, хотя в некоторые годы в апреле были отмечены беременные второй раз самки. Вместе с тем встречались годы, когда размножение начиналось там значительно позже, а репродуктивная активность самок оказывалась очень низкой. Проведенный анализ показал также, что численность беременных второй раз самок и доля сеголеток 3—6 мес. (рожденных в декабре предыдущего года—в январе настоящего) в апреле имеет здесь один пик спектральной плотности, близкий к трехлетнему периоду.

Причиной автоматического торможения размножения взрослых полевок в условиях высокой плотности весенней популяции могут быть внутри-

популяционные нейрогуморальные механизмы, связанные с территориальными взаимоотношениями зверьков. Их высокая весенняя численность, очевидно, приводит к дефициту подходящей для жизни территории и усилению борьбы за индивидуальные участки. Возникает “стрессовая” ситуация, все более усиливающаяся по мере размножения популяции и приводящая в конце концов к прекращению размножения части самок после рождения ими первого выводка. Этим же можно объяснить раннее прекращение размножения в годы интенсивного нарастания численности. Более подробно явления стресса у рыжих полевок лесной зоны были описаны ранее (Башенина, 1963, 1972; Шилов, 1977, 1985), а также в ряде наших предыдущих публикаций (Ивантер, 1975, 1981, 2008; Ивантер, Жигальский, 2000)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Башенина Н.В. Значение теории стресса для понимания механизмов динамики численности мелких грызунов // Бюл. Мос. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 5. С. 5—13.

Башенина Н.В. Основные пути адаптаций мышевидных грызунов: Автореф. дис. докт. биол. наук. Свердловск, 1972. 32 с.

Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1078—1106.

Жигальский О.А. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys glareolus)*: связь с репро-

- дуктивным процессом // Изв. Самар. науч. центра. РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 185–192.
- Заблоцкая Л.В.* Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-Террасного заповедника. 1957. Вып. 1. С. 170–240.
- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э.В., Башенина Н.В., Бернштейн А.Д.* Размножение, смертность, динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 193–210, 245–267.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А.* Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 8. С. 976–990.
- Ивантер Э.В.* К популяционной организации политипического вида (на примере рыжей полевки) на северном пределе ареала // Уч. зап. ПетрГУ, 2008. № 1. С. 39–50.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов: Уч. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1992. 168 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Введение в количественную биологию: Уч. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М., Якимова А.Е.* О пространственной организации населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северной периферии ареала // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 12. С. 1531–1543.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Кошкина Т.В.* Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. М., 1957. С. 3–65.
- Наумов Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
- Панина Т.В., Мясников Ю.А.* Динамика численности и размножения рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. журн. 1960. Т. 29. Вып. 11. С. 1707–1715.
- Свириденко П.А.* Размножение и колебание численности рыжей полевки в условиях Украины // Вестн. зоол. 1967. Вып. 2. С. 18–24.
- Туникова Н.В., Коновалова Э. А.* Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М., 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Туникова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.Ф.* Определение возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 160–167.
- Шварц С.С.* Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 239–254.
- Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие // Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 33. 133 с.
- Шилов И.А.* Опыт физиологической оценки некоторых форм внутривидовых отношений у мелких грызунов // Бюл. Мос. о-ва испыт. прир. биол. 1977. Т. 27. Вып. 3. С. 417–433.
- Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 328 с.
- Fuller W.A.* Ecology hivernale des lemmings et fluctuations de leurs population // Terre et Vie. 1967. V. 114. № 2. P. 97–115.

On Reproduction Ecology of Bank Vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. at North Periphery Area. Information I. Sex Cycles, Course, Dates and Intensive Reproduction

E. V. Ivanter[#]

Petrozavodsk State University, prosp. Lenina 33, Petrozavodsk, 185910 Russia

[#]*e-mail: Ivanter@petsu.ru*

On long-field studies (1958–2017) in North-West of Russia characterize the population-ecological features of reproduction of bank vole, including those associated with its habitat at the northern distribution borders: reproductive cycles, course and intensity of reproduction. According with the dates, including result of histological examination gonads, in conditions of northern periphery of range, bank vole has been a long breeding period from April to September and a very intensive participation of profitable field voles, especially early spring-summer births. The male reproductive cycle has a stage of passive spermatogenesis with a rapid increase epithelium and the appearance of spermatocytes of both orders. From April, active spermatogenesis occurs, during which epithelium of germinal becomes layered, and mature spermatozoa appear in the tubules and appendages of the testis. Ovulation in females, apparently, is spontaneous, as evidenced by the cases of the presence of false corpus luteum in sprawling adult (overwintered) females, as well as in newcomers, the reproduction of which is interrupted by seasonal depression. The average duration of the sexual cycle is 5–6 days; the maximum is about two weeks. In article revealed a function of population autoregulation, which depends on the initial population density of the adaptive shift involved in the reproduction of age-related generations of animals.