

УДК 599.363

К ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOLEX ARANEUS*) (ОПЫТ АНАЛИТИЧЕСКОГО ОБЗОРА СОСТОЯНИЯ ПРОБЛЕМЫ)

© 2019 г. Э. В. Ивантер*

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск 185910, Россия

**e-mail: ivanter@petsu.ru*

Поступила в редакцию 19.07.2018 г.

После доработки 14.11.2018 г.

Принята к публикации 24.01.2019 г.

Предложен аналитический обзор накопленных к настоящему времени собственных и литературных данных по закономерностям и факторам динамики численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.). Установлено, что резкие колебания численности характерны для всей области распространения этой бурозубки. Более или менее ритмичные колебания отмечены лишь в оптимуме ареала. Среди экзо- и эндогенных факторов, вызывающих все изменения, наиболее значимыми являются высота снежного покрова и глубина промерзания почвы зимой, весенние температурные условия и количество атмосферных осадков в зимне-весенний период, а также уровень численности, состояние и экологическая структура популяций в предшествующий год.

Ключевые слова: динамика численности, оптимум и периферия ареала, экзо- и эндогенные экологические факторы, солнечная и геомагнитная активность

DOI: 10.1134/S0044513419080051

Обыкновенную бурозубку едва ли можно считать слабо изученным видом, однако и в ее исследованиях имеются существенные недостатки, главный из которых — недостаточное внимание к закономерностям и факторам динамики численности. Тем не менее, давно установлена характерная для всего ареала широкая изменчивость этих показателей, их резкие, хотя и не всегда понятные в плане причин и, как правило, неритмичные флуктуации. Судя по имеющимся наблюдениям, масштабы отловов этой бурозубки в одноименных биотопах и в сходные сроки могут изменяться в 5–10, а в некоторых случаях в 15–20, а то и в 30 и даже в 50–80 раз. Высокие подъемы численности повторяются через 2–3 года, а то и через 5–6 лет, а максимальные падения происходят с периодичностью как в 1–2 года, так и через 3 и даже 5 лет, депрессии же и вовсе достигали по длительности 6–8 и даже 10 лет. Помимо этого, следует считать установленным, что изменения численности землероек-бурозубок и мелких лесных грызунов проходят, как правило, несинхронно и контролируются разными факторами.

Многолетние исследования, в том числе и проведенные нами в 1958–2017 гг. в Восточной Финноскандии (Ивантер, 1975, 2014; Ивантер, Макаров, 2001; Курхинен и др., 2006), в целом подтвердили многие выводы предшественников,

и в частности о наличии достоверной прямой связи между численностью землероек и глубиной снежного покрова. Это хорошо согласуется с данными Формозова (1946, 1948), полученными в Костромской обл., и выводами Попова (1960) по Волжско-Камскому краю. К аналогичному заключению по исследованиям в Башкирии приходят и Снигиревская (1947). Подобная связь легко объяснима. В суровые малоснежные зимы почва глубоко промерзает, и бурозубки гибнут от холода и недостатка пищи. Кроме того, зверьки, выгнанные морозом и голодом на поверхность, чаще становятся добычей хищников. Влияние высоты снежного покрова на численность обыкновенной бурозубки обнаружено также в Приветлужской южной тайге (Попов, 2001) и Центрально-Черноземном заповеднике (Пузаченко и др., 1997).

Связь численности зверьков с условиями перезимовки прослеживается нами и при сопоставлении численности с температурой в лесной подстилке, на поверхности почвы и на разной ее глубине. Определенную роль играют также влажность, осадки и температура воздуха в бесснежный период, влияющие не столько на самих зверьков, сколько на количество и доступность их основного корма: летом это почвенные беспозвоночные, а зимой — семенной опад хвойных деревьев.

Некоторые авторы указывают на роль гельминтов как фактора, лимитирующего численность популяции *Soricidae* (Borowski, Dehnel, 1952; Buckner, 1969; Okhotina, Nadtochy, 1970). Однако, на наш взгляд, прямая связь между численностью гельминтов и плотностью популяции зверьков отражает не зависимость хозяина от паразита, а зависимость паразита от хозяина. При высокой плотности популяции землероек создаются условия, способствующие распространению инвазии.

Многолетние ряды изменений численности вида

Во второй половине прошлого века появилось много работ, указывающих на характерные для большинства популяций обыкновенной бурозубки значительные по масштабам многолетние изменения численности. При этом амплитуда колебаний численности вида особенно велика в приграничных северных и южных частях ареала вида — в северных и восточных районах таежной зоны и в лесостепи, где она достигает 1 : 22— 1 : 37 (Кошкина, 1957; Долгов и др., 1968; Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., 1968; Ивантер, 1975; Мясников, 1976; Шефтель, 1985; Ходашева, Елисеева, 1992). Более устойчив уровень численности в центральной части ареала — в южных и западных районах тайги и в подзоне широколиственных лесов, где амплитуда уменьшается до 1 : 4—1 : 10 (Дунаева, 1955; Лаврова (1960; Викторов, 1964; Попов, 1960; Попов, 1971; Попов, 2000). При этом выявление периодичности колебаний численности бурозубок осложняется тем, что, во-первых, длительных непрерывных наблюдений проводится, как правило, мало и, во-вторых, плотность населения этих зверьков во многих частях ареала низка и небольшие подъемы этого показателя часто остаются незамеченными (Ходашева, Елисеева, 1992). Опубликованы результаты наиболее продолжительных рядов наблюдений (10–60 лет) по западным и восточным районам средней тайги европейской части страны и Средней Сибири, южной тайге и смешанным лесам Заволжья, а также северной лесостепи европейской части страны и за рубежом, в частности в Чехии (Формозов, 1948; Межжерин, 1961; Попов, 1960; Долгов и др., 1968; Мясников, 1976; Стадухин, 1979; Шефтель, 1985; Куприянова, 1994; Пузаченко и др., 1997; Сергеев и др., 2001; Shchipanov et al., 2005; Виноградов, 2012; Zub et al., 2012; Suchomel et al., 2014; Dokulilova, Suchomel, 2017, а также наши 60-летние учеты в различных районах Карело-Мурманского края). Кроме того, 14-летние наблюдения, но с перерывом в 4 года, проводились в северной тайге Кольского п-ова (Кошкина, 1957).

При этом из всех авторов только Стадухин (1979), опираясь на 25-летний ряд непрерывных наблюдений на Урале, и Шефтель (1985) на осно-

вании 13-летних работ в енисейской тайге указали для обыкновенной бурозубки достаточно четкую цикличность колебаний численности с максимумом обилия зверьков на третий или четвертый год. Определенную периодичность в изменениях численности землероек, обитающих по краям сельскохозяйственных угодий, удалось обнаружить и Зубу с соавторами (Zub et al., 2012).

По материалам Кошкиной (1957), в северной тайге подъемы численности обыкновенной бурозубки наступают через 4–5 лет, по данным Долгова и др. (1968), Айрапетьянц (1970) и Формозова (1948) в средней и южной тайге — через 1–2 года. По учетам Мясникова (1976), в северной лесостепи — через 3–4 года и 7 лет. Наиболее высокие и в то же время редкие подъемы численности на северо-западе тайги отмечены через 7–8 лет (наши данные по Восточной Финноскандии). В южной тайге и смешанных лесах, где исследования охватывали несколько разобобщенных периодов, в каждом 4-летнем наблюдении было по одному высокому подъему численности бурозубок (Дунаева, 1955; Лаврова, 1960; Мясников, 1976). Подробные наблюдения в Центральной лесостепи русской равнины (Ходашева, Елисеева, 1992) вскрыли ярко выраженную 3–5-летнюю периодичность колебаний численности рассматриваемого вида. В то же время при проведении большинства других известных нам многолетних исследований, в том числе и выполненных в последние годы за рубежом, выявить периодичности в колебаниях численности землероек так и не удалось (Сергеев и др., 2001; Виноградов, 2012; Shchipanov et al., 2005; Suchomel et al., 2014; Dokulilova, Suchomel, 2017, и др.). По мнению известного американского эколога Лидикера (1999), высказанного им в статье, опубликованной в Сибирском экологическом журнале, выраженность популяционных циклов мелких млекопитающих, включая и землероек-бурозубок, зависит от географической широты и заметно возрастает к северу, в частности от арктических побережий к центру материков. Так же к северу возрастают выраженность и продолжительность репродуктивных циклов (Штайнлехнер, Пухальский, 1999; Tkadlec, Zejda, 1998).

Что же касается причин годовых изменений численности обыкновенной бурозубки, то большинство проведенных после Формозова исследований этого вопроса в большинстве случаев подтвердили его правоту, лишь несколько расширив комплекс воздействующих зимних факторов. В средней и южной тайге, а также в подзоне смешанных лесов подъемам численности землероек предшествовали многоснежные зимы со слабым промерзанием почвы, а сильные морозы при низком снежном покрове (особенно в начале зимы) вызывали массовую гибель зверьков (Снигиревская, 1947; Попов, 1960, 1968; Лаврова, 1960; Вик-

торов, 1964; Ивантер, 1975). На южной окраине лесной зоны и в лесостепной полосе Украины для землероек оказались неблагоприятны также неустойчивые зимы с чередованием оттепелей и морозов, когда почва покрывается ледяной коркой (Лавров, 1943; Межжерин, 1961).

К концу зимы—началу весны кормовые ресурсы землероек сильно уменьшаются. Поэтому поздние или затяжные весны с возвратами холодов, задерживающие развитие беспозвоночных, также неблагоприятны для популяций зверьков (Снигиревская, 1947; Формозов, 1948; Межжерин, 1961; Айрапетьянц, 1970; Шефтель, 1985).

Меньше сведений собрано о связи уровня численности землероек с погодой лета и осени. Имеются лишь отдельные указания, что численность зверьков падает после сильных засух, когда уменьшается количество почвенных беспозвоночных, а также после холодных ливневых дождей в начале лета (Попов и др., 1959; Лаврова, 1960; Реймерс, Воронов, 1963; Сергеев, 1974; Воронов, 1993).

Наконец, появились исследования, свидетельствующие о связи интенсивности размножения землероек и половой структуры популяции с уровнем численности зверьков (Ивантер, 1975; Лукьянова, 1975; Куприянова, 1976; Большаков, Кубанцев, 1984; Шефтель, 1985). Между тем основными факторами смертности обыкновенных бурозубок в Британии Сара Черчфилд (Churchfield, 1980) считает не погодные и кормовые условия, а деятельность хищников, стрессы, вызванные повышением плотности населения зверьков, и связанные с этим рост числа контактов и усиление конкуренции за пищу и убежища.

Связь уровня численности землероек с погодными условиями холодного периода, особенно предыдущей зимы, выявили Ходашева и Елисеева (1992). Согласно данным этих авторов в условиях лесостепной зоны русской равнины подъемы численности зверьков повторяются через каждые 3–5 лет. За годы наблюдений здесь было отмечено шесть подъемов численности бурозубок, разделенных пятью ее депрессиями. Интервалы между датами начала подъемов составляют 4–5 лет. При этом периоды подъемов численности приходились на годы с разными погодными условиями, в том числе и неблагоприятными для зверьков. Степень благоприятствования внешних условий была определена лишь уровнем подъема численности. Так, коротким низким и средним подъемам численности в 1954 и 1969 гг. предшествовало плохое предзимье, а в период 1958–1959 и в 1972 гг. (в степи) — наблюдались хорошее предзимье и очень засушливое лето, что, очевидно, и ограничило рост численности зверьков. И только большие подъемы, когда высокий или очень высокий уровень численности зверьков со-

храняется в течение 2–3 лет, совпадают с такими же продолжительными периодами, в течение которых сочетание погоды почти всех последующих сезонов благоприятны для жизни землероек.

То же относится и к фазам депрессий. Они приходились на годы с разными погодными условиями, и продолжительность их определялась только тем, сколько лет длились предшествующие фазы “подъема—пика” численности. После коротких 1–2-летних подъемов фаза депрессий длилась обычно в течение 4–6 лет, а после более длинных подъемов сокращалась до 2–3 лет. Однако глубина депрессий, так же как высота подъемов, были тесно связаны с погодными факторами. В периоды с неблагоприятными условиями численность землероек в фазы депрессий была очень низкой, а в периоды с мягким предзимьем и влажным летом (с середины 70-х годов) опускалась только до низкого или даже среднего уровня. Таким образом, периодичность изменения численности землероек далеко не всегда совпадает с периодичностью изменений условий существования зверьков, связанных с погодой. Тем не менее, нарастание численности проходило быстрее, а нарастание спада медленнее, что и обусловило изменения общей численности обыкновенной бурозубки, слабо связанные с изменениями погодных условий.

Вместе с тем полученные этими авторами материалы по динамике экологической структуры популяции землероек показывают, что на разных фазах жизненного цикла закономерно изменяются половой и возрастной составы населения зверьков. Так, на фазах подъема в репродуктивной части популяции преобладали самки. В фазах пика соотношение самок и самцов уравнилось, а на фазах спада и начала депрессии преобладали самцы. Вероятно, такое изменение полового состава и вызвало снижение численности зверьков, несмотря на благоприятные для землероек погодные условия. Во время второй большой “волны” численности бурозубок и в фазе подъема в репродуктивной части популяции преобладали самки. В другие периоды, несмотря на улучшение погодных условий, произошло снижение численности землероек при явном преобладании в популяции самцов.

Подобными изменениями полового состава нередко осуществляется авторегуляция плотности населения мелких млекопитающих, включая землероек (Шварц, 1962; Шилов, 1977; Большаков, Кубанцев, 1984; Толкачев, 2008). Естественно, что преобладание в популяции самцов исключает рост ее численности даже при самом благоприятном для зверьков сочетании метеорологических условий.

Исследования показывают, что на определенных фазах динамики численности обыкновенной

бурозубки характерны определенные показатели полового состава и скорость полового созревания зверьков. Созревание землероек протекает быстрее всего на фазе подъема численности. В фазе пика оно несколько замедляется, а в фазе спада численности резко снижается.

В соответствии с изменениями скорости созревания молодых меняется и структура репродуктивной части популяции в целом. На фазе подъема численности плотность населения перезимовавших зверьков еще невелика, а прибылых зверьков — уже значительно резко снижается.

Общие закономерности и причины многолетних колебаний численности вида

Согласно имеющимся данным, многолетняя динамика численности обыкновенной бурозубки определяется главным образом соответствующими изменениями в интенсивности размножения зверьков, что большинство исследователей связывает с внутривидовой регуляцией. При этом одним из наиболее существенных факторов, в свою очередь определяющих интенсивность размножения в популяциях исследуемого вида, считается исходная весенняя численность (Юдин, 1962; Ивантер, 1975). В условиях низкой весенней численности, при том что сеголетки в наших условиях практически вообще не принимают участия в размножении, годовые различия могут тем не менее быть весьма значительными. При этом индивидуальная регуляция сезонности размножения осуществляется двумя путями. Во-первых, существуют эндогенные циркадные физиологические часы, которые могут работать автономно. Во-вторых, фенологические сигналы окружающей среды могут служить индикаторами уровня размножения и действовать самостоятельно или совместно с циркадными физиологическими часами. В качестве внешнего сигнала (своеобразного индуктора) чаще всего выступает фотопериод (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). При этом время размножения и его сезонный пик у различных видов бурозубок часто не совпадают, что может служить одним из механизмов, позволяющих сосуществовать на одной территории нескольким близким видам (Ильяшенко, Онищенко, 1997).

По мнению Шварца (1962), низкие температуры среды стимулируют половое созревание бурозубок. Возможно, землеройки поздних летних и осенних выводков в таких условиях легче переносят зиму. В связи с этим на протяжении больших подъемов численности, когда зимующая часть популяции бурозубок состояла из ранних и поздних выводков зверьков двух генераций, их зимняя смертность составляла всего около 1%. После пика численности, когда в зимовавшей части популяции доля поздних выводков снизилась, зимняя смертность зверьков возросла до 35%. Нако-

пец, на фазе спада численности, когда в зиму ушли только прибылые особи весенних выводков перезимовавшей генерации, зимняя смертность превысила 99%. Тем не менее, как уже отмечалось, зимние погодные условия сами по себе не могли быть причиной столь резких изменений смертности.

Все сказанное позволяет считать, что, по крайней мере, в лесостепи 4–5-летняя периодичность изменения численности обыкновенной бурозубки, видимо, определяется преимущественно внутривидовыми механизмами авторегуляции плотности населения, которые вызывают увеличение обилия землероек даже при малоблагоприятных условиях погоды. Метеорологическая обстановка сказывается лишь на скорости дальнейшего нарастания численности популяции и уровне ее пика. При малоблагоприятных погодных условиях скорость увеличения плотности населения зверьков не бывает большой, и пик численности невысок. При благоприятных внешних условиях численность популяции сильно увеличивается и за 1–2 года достигает очень высокого уровня. На фазе пика обычно проявляется действие внутривидовых механизмов сдерживания роста численности, и независимо от состояния погоды она резко снижается.

Как известно, многолетние изменения численности животных являются отражением действия на их популяции множества эндогенных и экзогенных факторов, но, как показали выполненные с нашим участием наблюдения (Балакирев и др., 2004), в различных зонах видовой ареала система факторов, регулирующих динамику численности обыкновенных бурозубок, разная. Тем не менее вычленить влияние отдельных из этих факторов достаточно сложно, особенно без знания общих закономерностей всего явления популяционных флуктуаций.

Тем не менее в последние десятилетия постепенно начали накапливаться данные, полученные при проведении длительных (10–30 лет) популяционно-экологических наблюдений за состоянием популяций мегаареальных политипических видов, таких как обыкновенная бурозубка. Эти данные позволяют выполнить обобщающий анализ воздействия разных наборов факторов среды разных амплитуд на популяции с разной организацией и экологической стратегией.

Наиболее продолжительные ряды наблюдения за численностью опубликованы по западным и восточным районам средней тайги европейской части СССР, Скандинавии, Средней Сибири, Якутии, южной тайге и смешанным лесам Заволжья, а также северной лесостепи европейской части России и в Восточной Фенноскандии (Формозов, 1948; Попов, 1960; Попов, 1971; Межжерин, 1961; Попов, 1971; Долгов и др., 1968;

Ивантер, 2014; Стадухин, 1979; Шефтель, 1985; Куприянова, 1994; Ходашева, Елисеева, 1992; Sheftel, 1989; Skaren, 1972; Gaisler et al., 1967; Kainkusalo, 1972; Hanski, 1984; Henttonen et al., 1989). При этом все исследователи отмечают, что численность землероек в целом и обыкновенной бурозубки в частности повсеместно колеблется в очень широких пределах. При этом амплитуда колебаний особенно велика вблизи северных и южных границ ареала, где она может достигать 1 : 22–1 : 37 (Долгов и др., 1968; Ивантер и др., 2003; Ивантер, Макаров, 2001; Мясников, 1976; Sheftel, 1987).

Более устойчив уровень численности в центральных частях ареала в подзоне южной тайги и смешанных и широколиственных лесов, где амплитуда колебаний уменьшается до 1 : 4–1 : 10 (Формозов, 1946, 1948; Дунаева, 1955; Лаврова, 1960; Викторов, 1964; Петров и др., 1986). Большинство исследованных популяций оказались ациклическими или лишь с тенденцией к проявлению правильных 3–4-летним циклов.

Подъемам численности землероек, как уже говорилось, обычно предшествуют многоснежные зимы со слабым промерзанием почвы, а сильные морозы при низком снежном покрове, особенно в начале зимы, вызывают массовую гибель зверьков (Фолитарек, 1940; Попов и др., 1950; Лаврова, 1960; Попов, 1960; Попов, 1971; Викторов, 1964; Ивантер, 1975; Heydemann, 1960). Из весенних факторов неблагоприятными оказались затяжные и поздние весны с возвратными морозами, задерживающими развитие почвенных беспозвоночных (Формозов, 1948; Межжерин, 1961; Шефтель, 1985; Sheftel, 1989). Сведения о влиянии погодных условий летнего сезона до сих пор наиболее отрывочны. Есть лишь отдельные указания на то, что численность зверьков падает после сильных засух, а также после холодных ливневых дождей в начале лета (Попов и др., 1950; Зильберминц, 1950; Реймерс, Воронов, 1963; Сергеев, 1974).

Результаты исследований с применением статистического анализа

Ниже рассматриваются некоторые результаты проведенного с нашим участием (Балакирев и др., 2004) детального статистического анализа влияния различных факторов на изменения численности обыкновенной бурозубки и межпопуляционные сравнения с целью выяснения географических особенностей реакции вида на изменение условий обитания.

В исследовании использованы 30-летние ряды по летне-осенней (сезонный максимум) численности обыкновенной бурозубки по данным стандартных учетов давилками Геро из двух ландшафтных стационаров: *Северного* (Приладожский

стационар “Карку”, Питкярантский район Республики Карелия) и *Курского* (Стрелецкий участок Центрально-черноземного заповедника).

Исследовалось влияние таких климатических характеристик, как средние месячные и среднесезонные температуры воздуха и суммы осадков за те же периоды в текущий год и предшествующий годы.

Анализ статистического типа распределения многолетних рядов численности бурозубок, проведенный методами Колмогорова–Смирнова, показал, что распределения практически не отличаются от нормального типа. Это позволило применить параметрические методы статистики.

Как следует из проведенного анализа, ни одна из исследованных популяций не обнаруживает правильной цикличности. Периоды между подъемами и спадами могут варьировать от 2 до 6 лет, при этом заметная закономерность отсутствует. Индекс цикличности по Хенттонену (Henttonen, 1989) составляет для Карелии 0.288, для курской лесной популяции 0.702. Таким образом, последняя популяция по этому показателю соответствует цикличным, а первая таковой не является.

Принято считать, что количество регулирующих факторов уменьшается при приближении к зоне видового оптимума. В этой зоне численность вида не только, да и не столько достигает максимума, но и наиболее стабильна или имеет наиболее правильные колебания. Так, в Печоро-Ильчском заповеднике коэффициенты вариации численности закономерно возрастают вдвое при переходе от равнины к горам, где условия значительно менее благоприятны (Бобрецов, 2004). До сих пор сообщалось лишь о двух строго циклических популяциях обыкновенной бурозубки (Стадухин, 1979; Шефтель, 1985; Sheftel, 1987), обе они населяют зону видового оптимума (Южный Урал, Западная Сибирь) и характеризуются высокой численностью.

Из полученных данных видно, что в Карелии наиболее тесная связь показателей численности обыкновенной бурозубки с внешними факторами и факторами предыдущего года выявлена для температуры и суммы осадков в предшествующем мае ($R = 0.39–0.49$); из факторов года учета наиболее существенны температуры марта–апреля, а отсюда и температуры весеннего сезона ($R = 0.54–0.45$). При этом бурозубок бывает больше после вегетационных периодов годов с сухим маем и весной в целом, со значительным количеством осадков в июне и августе. Зверьков также бывает больше в годы с теплой и богатой осадками весной (март–май) и многоснежным январем.

Выяснению того, влияют ли погодные условия предыдущего сезона на численность землероек, исследователи долгое время не уделяли должного внимания. Кроме нас, положительное влияние

суммы осадков января прошедшего года и суммы температур прошедшего июня на популяцию землероек отмечали только Блоцкая и Гайдук (2004) для Белоруссии. Теплое и влажное лето, по всей видимости, определяет численность почвенных беспозвоночных на следующий год и обеспечивает кормовую базу. Однако излишняя жара, по-видимому, через кормовые объекты, явно неблагоприятно действует на бурозубок лесостепи. В Карелии положительное влияние оказывают также условия текущего сезона: температуры марта—апреля.

Погодные условия предыдущего года воздействуют, по-видимому, главным образом через состояние кормовой базы бурозубок — почвенных беспозвоночных — и через зимнее выживание. Теплая и влажная весна в год учета, естественно, положительно влияет на выживание и размножение зверьков в северной части ареала. Аналогичный анализ динамики численности обыкновенной бурозубки в Пинежском заповеднике Архангельской обл. (Окулова, 1986) показал, что в глубинной материковой части северной России система факторов, регулирующих динамику численности вида, заметно отличается от таковой в Карелии. Так, на территории заповедника численность обыкновенной бурозубки в среднем равнялась 1.2, $CV = 85.2\%$, т.е. оказалась вариабельнее, чем в Карелии, но стабильнее, чем в Курской обл. В Пинежском заповеднике для вида были благоприятны в предшествующий год влажные март и апрель, сухой июнь и средние условия увлажнения в августе. В год учета благоприятны средние температурные условия января и прохладные условия августа. Защитное действие в условиях частых суровых зим определяется и достаточным количеством осадков января ($R = 0.3417$, $p = 0,0023$) в Карелии, хотя принято считать, что условия зимы для землероек не столь важны, как условия предзимья (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975; Heydemann, 1960).

Заметное влияние на численность обыкновенной бурозубки в Пинеге оказывают условия конца предшествующего года — температуры ноября (благоприятны высокие) и осадки декабря (благоприятны небольшие), что согласуется с литературными данными. В Карелии условия предшествующей осени и зимы значимо не влияют на численность зверьков. Численность в предшествующем году не влияет на численность в год учёта ни в Карелии, ни в Пинеге, несмотря на то, что многолетний средний уровень невелик в обеих частях ареала севера России.

Некоторые, в основном зарубежные, авторы указывают и на важность влияния хищников (Christian, 1971; Churchfield, 1980; Henttonen, 1989).

В наших исследованиях в Карелии реальность воздействия названного фактора остается недо-

казанной, зато для некоторых других исследованных регионов (Пинежский заповедник, например) выявлен достоверный, но сложный по форме тренд, свидетельствующий о лимитирующем влиянии хищников на популяции землероек.

При сопоставлении изменений численности зверьков с изменениями погодных условий мы обнаружили ряд факторов, оказывающих прямое влияние на численность бурозубок, таких как сумма осадков января и сумма температур весны.

В курской лесостепи выявлено значительно большее число регулирующих факторов, чем в Карелии: 21 против 12. Более тесная связь в лесном ландшафте выявлена для температур декабря и предыдущего лета ($R = 0.54...0.41$ — положительное влияние для декабря) и отрицательное влияние для температур лета); из условий года учета важны показатели суммы летних осадков и температура июля (высокие температуры июля влияют отрицательно, благоприятны средние условия увлажнения летом, $R = 0.48-0.52$). Высокая численность в предшествующий сезон также влияет положительно.

В целом, в лесных ландшафтах Курской лесостепи обыкновенных бурозубок бывает больше после лет с низким уровнем солнечной и геомагнитной активности, высокой предшествующей численностью вида, прохладной весной, прохладным летом, теплой осенью, в годы с влажным мартом, сырым и прохладным апрелем, сырым июнем. Сравнивая же популяции Карелии и расположенного в Архангельской обл. Пинежского заповедника, отметим, что в последнем число значимо влияющих месячных погодных характеристик больше, чем в Карелии. Из них факторов увлажнения соответственно 7, а факторов температуры — 6, то есть температуры на юге влияют значительнее, чем на севере; чаще благоприятны минимальные значения температурных параметров, что естественно для южной части ареала. При этом авторегуляция численности при лаге в один год отсутствует на севере ареала (оба пункта), но имеется в южной популяции. В Карелии отмечены дефицит тепла и осадков весной, дефицит осадков осенью, в Пинежском заповеднике — дефицит тепла весной и осенью. В южной популяции чаще наблюдаются избыток тепла при дефиците осадков весной и избыток тепла летом.

Полученные данные позволяют заключить, что для карельской популяции с достаточно высокой и стабильной численностью характерны минимальное число месячных погодных характеристик, значимо влияющих на численность, а также более слабое авторегуляторное воздействие (при лаге в один год). На севере же, в континентальной части Архангельской обл. (Пинежский заповедник) многолетняя средняя численность обыкновенной бурозубки минимальна, но число

регулирующих погодных воздействий меньше, чем в южных популяциях, авторегуляция при лаге в один год также не выявлена. В южной популяции при максимальном уровне численности значимое регулирующее воздействие оказывает большее число факторов.

Проведенное исследование показало значительное влияние погодных условий предыдущего года, прежде всего теплового его периода, на численность землероек. В отличие от большинства ранее известных ключевых климатических параметров, эти условия могут не только обеспечивать резкое падение численности зверьков, но и в значительной мере способствовать скорейшему восстановлению численности.

К близким результатам привели и проведенные нами исследования с применением автокорреляционного и спектрального (гармонического) анализа многолетних изменений численности обыкновенной бурозубки в Северо-Восточном Приладожье. Эта территория расположена, как уже указывалось, в подзоне среднетаежных лесов и представляет собой северную периферию ареала как для обыкновенной бурозубки, так для многих других изучаемых видов мелких млекопитающих (Ивантер и др., 2017).

Обобщающий анализ колебаний численности остальных 11 видов мелких зверьков в Приладожье ранее был уже опубликован (Ивантер и др., 2003). В данном же исследовании объектом была выбрана только обыкновенная бурозубка как наиболее многочисленный вид наших землероек.

Согласно типологии динамики численности, разработанной на примере мелких грызунов (Hanski, Kaikusalo, 1989), характеристики изученной популяции обыкновенной бурозубки относятся к нециклической динамике. При расчете цикличности колебаний численности (Hansson, 1969) показатель для Карелии составил 0.288, что также соответствует нециклической популяции (Балакирев и др., 2004).

Анализ изменений численности обыкновенной бурозубки показывает, что большинство популяций являются ациклическими или лишь демонстрируют тенденцию к правильным 3–4-летним циклам. В Западной Сибири на основе анализа большого массива многолетних данных выявлены только низкочастотные ритмы, самый маломощный из которых – годовой (Максимов, Ердиков, 1985).

Значительные колебания численности этих зверьков в Карелии определяются нестабильностью климатических показателей, что вызывает резкие колебания условий существования зверьков (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001). Как было показано выше, особенно важны температуры марта и зимне-весенние осадки. Как следствие, даже максимальная плотность населения

бурозубок здесь относительно невысока. Кормовая база в период исследований не являлась ограничителем численности обыкновенных бурозубок на данной территории, поскольку изъятие беспозвоночных зверьками в Карелии существенно ниже показателей из других точек ареала (Охотина, 1974; Докучаев, 1983, 1994; Ивантер, Макаров, 2001). Показатели изъятия биомассы зверьками в период исследований менялись гораздо меньше, чем общие запасы почвенных и напочвенных беспозвоночных, и даже пиковая летняя численность зверьков не приводила к заметному снижению биомассы наземных беспозвоночных (Ивантер, Макаров, 2001). Для водной куторы, которая может обитать в некоторых лесных биотопах совместно с обыкновенной бурозубкой, в Северной Баробе отмечена связь подъемов численности с изменением условий обводненности (Панов, Карпенко, 2004), но для бурозубок в Карелии этот фактор не может быть существенным.

Как уже указывалось, строгая цикличность изменений численности была показана только для популяций обыкновенной бурозубки в зоне видового оптимума в исследованиях 1980–1990 годов прошлого столетия (Южный Урал, Сибирь) (Стадхун, 1979; Шефтель, 1985; Sheftel, 1989). Амплитуда колебаний численности таких популяций заметно меньше, нежели у границ ареала вида. Однако рост климатической нестабильности в конце 20–начале 21 веков привел к нарушению цикличности изменений численности землероек в Центральной Сибири (Захаров и др., 2011). Причем, по данным названных авторов, нарушенная цикличность могла при этом восстанавливаться после кратковременного нарушения. Аналогичные нарушения цикличности в последние десятилетия отмечены и у куторы, а также ряда мелких лесных грызунов и других животных (Панов, Карпенко, 2004; Окулова, 1986).

В условиях Карелии, как и на большей части ареала вида, цикличность динамики численности обыкновенной бурозубки проявляется слабо. Впрочем, это не противоречит мнению Ханссона (Hansson, 1969) о том, что для циклических популяций характерна синхронность колебаний на обширных территориях, поскольку исследованная популяция циклической не является. Соответственно, отмеченная особенность характеризует не популяцию в целом, а отдельную региональную группировку животных, не имеющую популяционного статуса.

Выявленные разными методами анализа на основе наших данных различия в периодичности временных рядов свидетельствуют, с одной стороны, об отсутствии однозначной и строгой регулярности и, с другой, – о существовании стохастического периодизма с вероятными задержками

ми и сбоями, но причинно обусловленного и закономерного (Пузаченко, 2004).

С этим связан отмеченный нами (Ивантер, Макаров, 2001) специфический характер движения численности вида в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в антропогенном ландшафте они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяций более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков. В коренных древостоях нарастание численности от весны к осени идет обычно более умеренными темпами и равномернее, чем в антропогенном ландшафте, куда при интенсивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В результате численность зверьков возрастает здесь быстрее и резче, причем тем в большей мере, чем активнее протекает репродукция популяции в целом. Напротив, в годы низкого уровня размножения численность землероек в элементах антропогенного ландшафта увеличивается в основном за счет местного, обычно немногочисленного поголовья, и нарастание ее к концу сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах.

Таким образом, в коренных местообитаниях их численность более устойчива и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных, наоборот, население землероек крайне динамично, нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам.

Завершая обзор выполненных к настоящему времени исследований по проблемам динамики численности обыкновенной бурозубки, хотелось бы подчеркнуть, что при всей неполноте и неизбежной фрагментарности этот обзор, как мы надеемся, может дать достаточно объективное общее представление об основных закономерностях и причинах этого процесса, отличающегося крайней неоднозначностью и полифакторной обусловленностью. Вместе с тем многое так и остается неясным, противоречивым и даже сомнительным. Что же касается самого представленного сообщения, то его в связи со сказанным безусловно следует считать не более чем первым шагом на достаточно тяжелом и не всегда благодарном пути дальнейшей разработки затронутой нами весьма интересной, но сложной и все еще далекой от окончательного решения и при этом весьма актуальной научной проблемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айрапетьянц А.Э., 1970. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 47–165.

Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ивантер Э.В., 2004. К анализу факторных воздействий на многолетнюю численность обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 111–122.

Бекетов С.В., 2001. Вторичное соотношение полов у млекопитающих // Успехи современной биологии. № 4. С. 357–377.

Блоцкая Е. С., Гайдук В. Е. 2004. Популяционная экология мелких млекопитающих. Брест: Изд-во Брестского гос. ун-та. 187 с.

Бобрецов А.В., 2004. Насекомоядные. Мышевидные грызуны // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во. С. 38–109, 206–301.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С., 1984. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука. 232 с.

Викторов Л.В., 1964. Результаты количественного учета землероек в Калининской области (изменение численности по годам и сезонам) // Ученые записки Калининского педагогического ин-та. Т. 31. С. 74–99.

Виноградов В.В., 2012. Многолетняя динамика и структура сообществ насекомоядных горной тайги Восточного Саяна // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 131–139.

Воронов Г.А., 1993. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения). Пермь: Изд-во Пермского университета. 223 с.

Докучаев Н.Е., 1983. Механизмы, обеспечивающие восстановление численности бурозубок Северо-Восточной Сибири // Тез. X Всесоюз. семинара "Биологические проблемы Севера". Магадан. С. 20–21.

Докучаев Н.Е., 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука. 160 с.

Докучаев Н.Е., 1994. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 73. Вып. 9. С. 114–123.

Долгов В.А., Чабовский В.И., Шилова С.А., Эфрон К.М., 1968. Некоторые вопросы экологии бурозубок (Soricidae) и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 73. Вып. 6. С. 17–28.

Дубровский В.Ю., 2002. Многолетняя динамика структуры населения мелких млекопитающих в зональных и интразональных лесных сообществах Московской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Вып. 107. № 4. С. 13–21.

Дунаева Т.Н., 1995. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 6. С. 27–43.

Ермолаева Е.З., 2001. Пространственное распределение и особенности колебания численности мелких

- млекопитающих Москвы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г., 2011. Изменения климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. Т. 31. Вып. 5. С. 435–439.
- Зильберминц И.В., 1950. Экология землероек и значение их в биоценозе нижнего яруса леса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.
- Ивантер Э.В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В., 2014. Териология. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 704 с.
- Ивантер Э.В., 2014. Млекопитающие Карелии (2-е изд.). Петрозаводск: Изд. ПетрГУ. 292 с.
- Ивантер Т.В., Ивантер Э.В., Терноушко Е.И., 1974. Биология размножения и структура популяций землероек (Soricidae) Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 95–143.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., 1968. Обыкновенная бурозубка в заповеднике “Кивач” // Труды государственного заповедника “Кивач”. Петрозаводск. Вып. 1. С. 115–135.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М., 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 272 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М., Горелик А.Н., 2017. Опыт статистического анализа многолетних изменений численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на северной периферии ареала // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 739–744.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М., Грищенко А.Е., 2003. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих Приладожья // Биогеография Карелии. Вып. 3. С. 89–110.
- Кошкина Т.В., 1957. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. М. С. 3–65.
- Куприянова И.Ф., 1976. Численность и биотопические взаимоотношения бурозубок (Insectivora, Soricidae) в Архангельской области // Фауна и экология животных. МГПИ им. В.И. Ленина. М. Ч. 2. С. 170–184.
- Куприянова И.Ф., 1994. Сем. Soricidae – землеройковые // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб.: Наука. Т. 2. Ч. 1. С. 11–67.
- Курхин Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В., 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Лавров Н.П., 1943. К биологии обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) // Зоологический жури. Т. 2. Вып. 6. С. 361–365.
- Лаврова М.Я., 1960. О лептоспирозе у мелких насекомых в Шаховском районе Московской области // Зоологический журнал. Т. 39. Вып. 7. С. 74–81.
- Ледикер Р., 1999. О развитии популяционной экологии за последние 40 лет // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 84–96.
- Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П., 1999. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 37–58.
- Лукьянова И.В., 1975. Распределение землероек (Soricidae) в южной тайге и подтаежных лесах Приобья // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск. С. 70–76.
- Максимов А.А., Ермаков Л.Н., 1985. Циклические проблемы в сообществах животных. Новосибирск: Наука. 236 с.
- Межжерин В.А., 1961. Особенности экологии бурозубых землероек (Soricidae) и их динамика численности в Лесостепи и Полесье Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 26 с.
- Мясников Ю.А., 1976. Распространение и колебания численности грызунов, зайцеобразных и насекомоядных Тульской области // Фауна и экология грызунов. Вып. 13. М.: МГУ. С. 164–236.
- Окулова Н.М., 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука. 248 с.
- Охотина М.В., 1974. Морфоэкологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex*, Insectivora), обуславливающие возможность их совместного существования // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР: Труды биологического ин-та. Владивосток. Т. 17. С. 42–57.
- Панов В.В., Карпенко С.В., 2004. Динамика популяции куторы обыкновенной – *Neotys fodiens* (Mammalia: Soricidae) и ее гельминтофауны в Северной барабе // Паразитология. Т. 38. № 5. С. 448–456.
- Петров А.Н., 2010. Мелкие млекопитающие трансформированных и ненарушенных территорий Восточноевропейских тундр. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 16 с.
- Петров О.В., Гурьев В.Н., Долгиен М.М., Доровских Г.Н., Романов Г.Г., Соловьев В.А., 1986. Фауна и экология животных подзоны средней тайги Коми. Сыктывкар, 173 с. (Деп. в ВИНТИ 15. 10. 86 г. № 8014-1386).
- Попов В.А., 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань. 466 с.
- Попов В.А., 1968. К вопросу о биотопических популяциях // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир, 2. Казань. С. 45–57.
- Попов В.А., Воронов Н.П., Кулаева Т.М., 1950. Очерки по экологии землероек (Soricidae) Раифского леса (Татарская АССР) // Известия Казанского филиала АН СССР. Серия биологических и сельскохозяйственных наук. № 2. С. 173–208.
- Попов М. В. 1971. Средняя, малая, равнозубая бурозубки, красная, красно-серая, пашенная полевки, мышеобразные // Млекопитающие Якутии. М.: Наука. С. 51–71.

- Пузаченко А.Ю., Власов А.А., Елисеева В.И. 1997. Анализ многолетних наблюдений за динамикой численности мелких млекопитающих на основе данных Летописи природы. Оценка параметров динамики численности: дополнение // Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедник, № 15. С. 12–18.
- Пузаченко Ю. Г. 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия. 416 с.
- Реймерс Н.Ф., Воронов Г.А., 1963. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены. Иркутск. 190 с.
- Сергеев В.Е., 1974. Экология землероек (*Soricidae*) поймы р. Оби. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 25 с.
- Сергеев В.Е., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Колегова И.А., 2001. Многолетняя динамика таксоцена бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 785–790.
- Снигиревская Е.М., 1947. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике // Труды Башкирского государственного заповедника. Вып. 1. С. 12–18.
- Стадухин О.М., 1979. О цикличности численности грызунов и бурозубок в Свердловской области // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 65–67.
- Толкачев О.В., 2007. Воздействие урбанизации на население бурозубок лесных экосистем. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с.
- Фолитарек С.С. 1940 К биологии обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) // Зоологический журнал. Т. 19. Вып. 2. С. 324–325.
- Формозов А.Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: Изд-во Московского общества испытателей природы. Вып. 3. С. 3–110.
- Формозов А.Н., 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во Московского общества испытателей природы. Вып. 5. 151 с.
- Ходашева К.С., Елисеева В.И., 1992. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука. 212 с.
- Шадрин Е.Г., 1994. Мелкие млекопитающие северной тайги низовьев реки Индигирки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- Шарова Л.П., 1985. Видовой состав землероек (сем. *Soricidae*) и их распределение в фаунистических комплексах Урала и Европейского Севера // Исследование мелких млекопитающих на Урале и Европейском Севере. Свердловск. С. 13–27.
- Шварц С.С., 1962. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем и северном пределе их распространения // Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. Вып. 29. С. 45–51.
- Шефтель Б.И., 1985. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 261 с.
- Штайнлехнер С., Пухальский В., 1999. Сезонная регуляция размножения млекопитающих // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 23–35.
- Borowski S., Dehnel A., 1952. Materialy do biologii *Soricidae* // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. № 7. S. 13–21.
- Buckner C., 1969. Some aspects of the population-ecology of the Common Shrew, *Sorex araneus*, near Oxford, England // J. Mammalogy. T. 50. № 2. P. 237–259.
- Christian J.J., 1971. Population density and reproductive efficiency // Biol. Reprod. V. 4. P. 248–294.
- Churchfield S., 1980. Population dynamics and the seasonal fluctuations in numbers of the common shrew in Britain // Acta theriol. V. 25. № 32–42. P. 415–424.
- Dokulilova V., Suchomel J., 2017. Abundance of Common Shrew (*Sorex araneus*) in Selected Forest Habitats of Moravia (Czech Republic) // Acta Univ. Agric. Silvic. Mendelianae Brun. 65. P. 401–409.
- Gaisler J., Zapieta I., Iolisova V., 1967. Mammals of risks in Czechoslovakia // Acta sc. nat. Brno, 1. P. 154–171.
- Hanski I., 1984. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrews (*Sorex* and *Neomys*) // Ann. Zool. Fennici. V. 21. P. 157–165.
- Hanski I., Kaikusalo A., 1989. Distribution and habitat selection of shrews in Finland // Ann. Zool. Fennici. V. 26. № 4. P. 339–348.
- Hansson L., 1969. Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964–68. // Oikos. № 20. P. 431–450.
- Henttonen H., 1989. Metsien rakenteen muutoksen vaikutuksesta myyrakantoihin ja sita kautta pikkupetoihin ja kanalintuihin // Suomen riista. V. 35. P. 83–90.
- Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A., 1989. Ecology of cyclic rodents in northern Binland // Memoranda Soc. Fauna a. Flora Fennica. V. 25. P. 61–77.
- Heydemann B. 1960. Zur Okologie von *Sorex araneus* L. und *Sorex minutus* L. // Z. Säugetierkunde. V. 25. № 1–2. P. 164–173.
- Kaikusalo A., 1972. Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland // Ann. zool. fenn. V. 9. № 4. P. 219–224.
- Okhotina M., Nadtochy E., 1970. Effect of *Marnmanidula asperocutis* Sadowskaja in Skryabin, Sihobalova et Sole, 1954 (Nematoda), on the population size of shrews of genus *Sorex* // Acta parasitol. Polonica. V. 18. № 8. P. 381–389.
- Sheffel B.I., 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. V. 26 (4). P. 357–369.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Y., Aleksandrov D.Y., Kouptzov A.V., 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* and *S. isoidon* in Central Russia, in Advances in the Biology of Shrews II. Special Publ. of the 1 Int. Soc. Shrew Biol. (1). P. 201–215.

- Skaren U.*, 1972. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland, during eleven years // *Ann. zool. fenn.* V. 9. № 3. P. 147–151.
- Suchomel J., Purchart L., Cepelka L., Heroldova M.*, 2014. Structure and diversity of small mammal communities of mountain forests in western Carpathians // *European Journal of Forest Research.* 133 (3). P. 481–490.
- Tkadlec E., Zejda J.*, 1988. Density-dependent life histories in female bank vole fluctuating populations // *J. Anim. Ecol.* V. 67. P. 863–873.
- Zub K., Jedrejska B., Jedrewski W., Barton K.A.*, 2012. Cyclic voles and shrews and mice in a marginal grassland within European temperate forest // *Acta Theriologica.* 57 (3). P. 205–216.

TO THE STUDY OF THE NUMBERS DYNAMICS OF THE COMMON SHREW (*SOREX ARANEUS*): AN ATTEMPT AT AN ANALYTICAL REVIEW OF THE PROBLEM

E. V. Ivanter*

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk 185910, Russia

**e-mail: ivanter@petsu.ru*

An analytical review of the data accumulated to date, both original and literary, on the patterns and factors of the numbers dynamics of the Common Shrew (*Sorex araneus* L.) is presented. Sharp fluctuations in the populations are shown to be characteristic of the entire distribution area of this shrew, but relatively rhythmic fluctuations are noted only in the optimum of the range. Among the factors, both exogenous and endogenous, that determine the numbers dynamics the most significant are the height of the snow cover and the depth of soil freezing in winter, spring temperature conditions, and rainfall in the winter-spring period, as well as the population abundance, and the state and ecological structure of populations in the previous year.

Keywords: population dynamics, distribution range optimum and periphery, exogenous and endogenous environmental factors, solar and geomagnetic activity