

*Книга издана при содействии
общественной благотворительной организации
Музейного фонда им. А. А. Браунера*

MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE
ODESSA NATIONAL UNIVERSITY BY NAME OF I. I. MECHNIKOV
BIOLOGICAL FAKULTY

V. A. Lobkov

**INTRAPOPULATION REGULATION
IN MAMMALS**

MONOGRAFY

ODESSA
ONU
2016

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ И НАУКИ УКРАИНЫ
ОДЕССКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ И. И. МЕЧНИКОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

В. А. Лобков

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ
ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

МОНОГРАФИЯ

ОДЕССА
ОНУ
2016

УДК 591.526:599
ББК 28.693.36
Л68

Рекомендована в печать Ученым советом ОНУ
имени И. И. Мечникова.

Протокол № 3 от 24 ноября 2015 г.

Рецензенты:

Б. Г. Александров – доктор биологических наук, профессор, директор Института морской биологии НАН Украины, член-корресподент НАНУ;

А. М. Волох – доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и охраны окружающей среды Таврического государственного агротехнологического университета;

А. И. Кошелев – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии и зоологии Мелитопольского государственного университета имени Б. Хмельницкого.

Лобков В. А.

Л68 **Внутрипопуляционная** регуляция численности млекопитающих: монография / В. А. Лобков. – Одесса : «Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова», 2016. – 237 с.

ISBN 978-617-689-144-4

В монографии рассматриваются существующие взгляды на внутрипопуляционную регуляцию численности млекопитающих. Предложено разделение внутрипопуляционных механизмов регулирования численности на неспецифические и видоспецифические. Выявлены общие для всех млекопитающих механизмы регулирования численности, основанные на изменениях рождаемости. Проявлениями этих механизмов объяснены известные случаи массового размножения или вымирания млекопитающих, а также динамики границ ареалов некоторых видов. Установлены закономерности изменений численности пространственных группировок млекопитающих, обусловленные внутрипопуляционными процессами.

УДК 591.526:599
ББК 28.693.36

ISBN 978-617-689-144-4

© В. А. Лобков, 2016
© Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, 2016

ВВЕДЕНИЕ

Возможность регулирования численности млекопитающих издавна интересовала общество из чисто практических интересов. Становясь многочисленными, одни млекопитающие наносят ущерб хозяйственной деятельности человека, другие, наоборот, обеспечивают его ценной продукцией (мясом, мехами и др.). В периоды низкой численности уменьшается вредоносная деятельность одних и полезная продукция других видов. Выяснение механизмов регулирования численности млекопитающих – ключ к практическому управлению ею.

Причины, обуславливающие изменения численности млекопитающих, целенаправленно изучаются с начала XX столетия. Первоначально полагали, что они являются адекватным отражением воздействий внешних факторов. Позднее была выдвинута иная концепция, согласно которой причины динамики численности обусловлены взаимоотношениями пищи и ее потребителей (хищников и их жертв, паразитов и их хозяев), а также биоценотическими отношениями. Сторонниками подобных представлений в середине XX столетия выступали зарубежные и отечественные зоологи (Свириденко, 1934; Северцов, 1941; Поляков 1954; Лэк, 1957; Элтон, 1960; Вольтерра, 1976; Чесноков, 1989 и др.). Однако с таких позиций не удавалось объяснить все случаи колебаний численности млекопитающих.

В последние десятилетия XX столетия установлена внутривидовая регуляция рождаемости и смертности у некоторых видов млекопитающих. Описаны явления, сопровождающие ее изменения, предложены гипотезы, объясняющие гомеостаз популяций динамичностью физиологических процессов и наследственных свойств особей (Артемьев, 1981; Чернявский, Ткачев, 1982; Christian, 1950; Chitty, 1960, 1967; Krebs, Myers 1974 и др.). Но познание действия таких регуляторных процессов не доведено до уровня, позволяющего широко использовать полученные знания в практической деятельности, хотя эта задача была поставлена перед современной

наукой еще более 40 лет назад. В долгосрочном прогнозе развития популяционной экологии академик С. С. Шварц (1972) важнейшее место отвел изучению именно популяционной регуляции численности животных, а Д. Е. Девис и Дж. Дж. Кристиан (1976) предложили использовать ее для интенсификации промысла животных и прогнозирования изменений в популяциях.

В общем виде действие внутрипопуляционной авторегуляции С. С. Шварц объяснял так: «В оптимальных условиях популяция подает сигнал о вероятном изменении среды к худшему, этот сигнал воспринимается всеми членами популяции, как приказ к снижению воспроизводства. В результате в критический период численность вида приходит в соответствие с условиями среды, биоценотическое равновесие сохраняется. Аналогичный механизм дает о себе знать и в обратной ситуации. Условия жизни пессимальны, кормов мало, популяция депрессирована. Поступает сигнал о вероятном улучшении условий жизни – это приказ о мобилизации популяционных резервов, численность вида растет, популяция встречает улучшение условий среды на том участке кривой динамики численности, который гарантирует максимальное использование вновь открывающихся возможностей» (Шварц, 1975, с. 204).

История изучения внутрипопуляционной регуляции численности млекопитающих начинается в середине XX столетия. В 1950 г. Дж. Кристиан (Christian, 1950) опубликовал статью, где предположил, что снижение воспроизводства в условиях повышенной плотности населения обусловлено эффектами стресса, вызванного учащением контактов между особями. Одновременно с ним П. А. Мантейфель (1950) в статье «О близкородственном спаривании зверей в природных условиях» предположил, что причиной низкой численности диких животных является их «вырождение» из-за длительного инбридинга. Им впервые было высказано предположение о роли генетических механизмов в регуляции численности. На разнокачественность поколений грызунов, которая выражается в разной «жизненности» особей в ходе изменений их чис-

ленности, обратил внимание И. Я. Поляков (1954). Определяющее значение «жизненности» популяций для динамики численности вида он считал общебиологической закономерностью.

В дальнейшем гипотезы физиологической и генетической регуляции развивались обособленно. Идеи Дж. Кристиана получили широкое признание в Северной Америке и Европе и подтверждались, в основном, исследованиями мелких млекопитающих. В Советском Союзе в то время они не получили распространения. Представления же П. А. Мантейфеля реализовывались на практике путем массовых переселений охотничьих животных с целью «освежения крови». Например, из почти 330 тысяч ондатр (*Ondatra zibethicus* L.), переселенных в новые места обитания, около 20% выпущено для борьбы с инбридингом (Чесноков, 1989). Однако заметных положительных результатов это мероприятие не принесло, что скомпрометировало идею повышения жизнеспособности и плодовитости особей путем подпуска животных из других мест обитания. Вероятно, поэтому некоторые исследователи придерживались той точки зрения, что близкородственное спаривание в природе имеет место, но не приводит к катастрофическим последствиям, так как инбредное вырождение не обнаружено (Гептнер, Воронцов, 1965).

Сосредоточившись на последствиях инбридинга среди млекопитающих, ученые не обращали внимания на противоположное явление – гетерозис. На него, как на фактор увеличения воспроизводства, указал С. А. Абашкин (1974, 1976). Однако его представления о динамике численности, обусловленной чередованием преобладающих типов спариваний (родственных и неродственных), ведущих к изменениям рождаемости у млекопитающих, не получили признания. В обобщающих обзорах работ по внутривидовой регуляции численности, подготовленных отечественными учеными (Шилов, 1977; Фолитарек, 1980; Роговин, Мошкин, 2007; Ивантер, 2014), гипотеза С. А. Абашкина не упоминается.

Занимаясь исследованиями причин изменения численности млекопитающих на модельном объекте – крапчатом суслике

(*Spermophilus suslicus* Guld.), мы обнаружили хронографические изменения плодовитости самок первых поколений, которые рождались в формирующихся поселениях на полях люцерны. Они сопровождались изменением размеров сусликов в череде нескольких поколений (Лобков, 1978а). Гипотеза С. А. Абашкина (1974, 1976) объясняет увеличение плодовитости и размеров особей следствием проявления гетерозиса. Они были наибольшими у сусликов одного-двух первых поколений, а потом уменьшались в ряду следующих, что характерно для этого явления. Мы проверили правильность его гипотезы как путем экспериментального создания поселений сусликов из неродственных особей, так и анализом ситуаций, возникавших в ходе сельскохозяйственных работ, при которых изменялась пространственная структура и плотность населения сусликов. Результаты подтвердили, что спаривание неродственных родителей в природных условиях приводит к увеличению плодовитости и размеров потомков у крапчатого суслика.

Стремительное увеличение численности сусликов, изменения рождаемости, морфологических признаков и структуры населения в первые годы формирования их поселений напоминает демографические процессы у других млекопитающих на фазе подъема численности. Согласно принципу аналогии, виды с похожей картиной демографических изменений должны иметь сходные механизмы регуляции численности (Лидикер, 1999). Поэтому логично ожидать, что механизмы, обуславливающие рост численности у сусликов и других млекопитающих, могут быть сходными. С. А. Абашкин (1974, 1976) свою гипотезу обосновал на примере ондатры, обитающей в специфических условиях Барабинской низменности. О применимости ее к другим видам он высказывался предположительно и считал необходимой ее дальнейшую теоретическую и экспериментальную разработку (Абашкин, 1974).

Поиск аналогий в области воспроизводства, а также среди явлений, сопутствующих изменениям численности сусликов, у других видов млекопитающих мог дать возможность отождествлять

процессы, происходящие в ходе изменений их численности, подтвердив гипотезу, что популяционные механизмы, обнаруженные нами у сусликов, действуют и у других видов.

Особенностью гетерозиса является спаривания родителей, происходящих из разных инбредных генетических линий. Каждая такая линия в животноводстве образуется в результате близкородственных скрещиваний в нескольких поколениях. Их образование в природе у диких животных может происходить при длительном оседлом обитании взрослых особей и поселении молодых вблизи места рождения. Для выяснения таких особенностей экологии разных видов мы проанализировали данные исследователей о подвижности взрослых и дальности расселения молодых особей. Целью нашего исследования явились проверка, уточнение и развитие взглядов С. А. Абашкина (1974, 1976) на причины динамики численности млекопитающих, а также сравнение их с другими гипотезами внутрипопуляционного регулирования численности млекопитающих.

Выражаю глубокую признательность моему наставнику доценту кафедры зоологии позвоночных Одесского государственного университета имени И. И. Мечникова И. Г. Гурскому, который принимал участие в обсуждении результатов исследований, научным рецензентам настоящей монографии: член-корреспонденту НАН Украины, профессору Б. Г. Александрову, профессору А. И. Кошелеву и профессору А. М. Волоху, научному сотруднику Института экологии растений и животных С. Е. Раменскому за обсуждение задач исследований и помощь в математической обработке некоторых материалов, доцентам кафедры зоологии ОНУ Ю. Н. Олейнику, Д. А. Кивганову за консультации и помощь в оформлении рукописи, сотрудникам зоологического музея ОНУ Ю. В. Суворову, А. Б. Трескину, Е. В. Струнниковой, С. Г. Сычевой за помощь в сборе и первичной обработке морфологического материала, а также всем, кто в той или иной мере был причастен к проведению исследований.

ГЛАВА 1

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Существуют две группы факторов, регулирующих численность млекопитающих: экзогенные и эндогенные. Первые непосредственно влияют на численность, вызывая гибель особей либо подавляя размножение. Вторые обусловлены внутривидовыми отношениями и не столько увеличивают смертность, сколько регулируют процесс воспроизводства. Их реализация производится особыми внутривидовыми механизмами, которые являются способами реализации изменений внутривидовых отношений, обусловленных характером пространственного размещения и плотностью населения, в физиологические процессы, регулирующие размножение и смертность.

Спектр современных гипотез, объясняющих динамику численности млекопитающих внутривидовыми механизмами, сводится к нескольким основным. Одни объясняют ее физиологическими эффектами стресса, вызванного переуплотнением, отбором генетически детерминированных стереотипов поведения (Christian, 1950; Chitty, 1960, 1967). Другие – авторегуляцией, основанной на физиологических эффектах в сфере отношений матери и потомства и родственных связях в репродуктивных группах, влияющих на процесс размножения (Назарова, 2007). Третьи видят причину интенсивного размножения в изменяющейся в зависимости от внешних условий системе спариваний, обуславливающей динамику соотношения инбредных и аутбредных особей (Абашкин, 1974, 1976).

Дж. Кристиан (Christian, 1950), используя представления об общем адаптационном синдроме, предположил, что в перенаселенной популяции у особей возникают стрессовые ситуации. Они стимулируются разными воздействиями на организм, но общей чертой их является передозировка. При этом условия стрессорами стано-

вятся обычные факторы среды: холодная погода или жара, снижение количества и качества пищи, психическое напряжение при обострении взаимоотношений между особями: конкуренция за корма, укрытия, усиление иерархических отношений и другие. Длительное воздействие стрессоров на организм ведет к развитию общего адаптационного синдрома или стресса – совокупности всех неспецифических реакций организма на внешние раздражители, которые могут вызвать «болезнь адаптации». Она проявляется различным образом: от язвенной болезни, диабета, заболеваний почек до инфаркта миокарда и инсульта, приводящих животных к гибели. В ответ на стресс, обусловленный повышенной плотностью населения, происходит подавление размножения, замедляется рост молодых животных. О стресс-реакции свидетельствует повышение агрессивности особей и многочисленные ранения на теле животных. Для мелких млекопитающих установлена положительная зависимость уровня адрено-кортикальной активности от плотности населения. В популяционных циклах некоторых полевых и леммингов установлены плотностно-зависимые изменения метаболических и гематологических показателей, которые могут быть обусловлены физиологическими механизмами стресса (Чернявский, Лазуткин, 2004). Стресс, перенесенный самками, может неблагоприятно отразиться на выживании 2–3 последующих поколений. У крольчих, подвергнутых в эксперименте стрессовым ситуациям, рождались крольчата с нарушениями пропорций тела (Майерс, 1970). Условия раннего онтогенеза, если они сопровождаются стрессированием молодых, тоже сказываются на состоянии взрослого организма. Крольчата, рожденные в условиях скученности, отличались отклонениями в поведении и в физиологических отправлениях (Майерс, 1970).

Гипотеза физиологических эффектов стресса, вызванного переуплотнением, в общих чертах сводится к следующему. Увеличение численности приводит к повышению плотности населения, учащению контактов между особями, конкуренции за корма, убежища, половых партнеров. Все эти факторы вызывают стресс, который

обуславливает гибель животных и уменьшение рождаемости. Когда плотность населения снижается, стрессовые ситуации прекращаются, и оставшаяся часть популяции вновь начинает размножаться, увеличивая численность.

Гипотеза Кристиана объясняет многие неясные вопросы и создает реальную основу для понимания механизмов авторегуляции населения. Она хорошо объясняет причины «краха» популяций после периода максимальной численности, и поддерживается, в основном, учеными, работающими в лаборатории. Результаты их исследований показывают, что подавление размножения, полового созревания, замедление роста и повышенная смертность связаны с увеличением плотности населения. Но в природе существует возможность избежать стрессовые ситуации путем расселения, поэтому гипотеза объясняет динамику численности только у тех видов мелких грызунов, у которых возможности выселения на свободные территории ограничена или это выселение происходит медленнее, чем нарастает их численность. Последнее относится к видам, у которых повышена удельная скорость роста (r - стратеги), таким как лемминги, полевки и мыши.

Однако есть млекопитающие, у которых агрессивность не всегда служит причиной стресса. Водяные полевки (*Arvicola terrestris* L.) вступают в ожесточенные драки при социальных конфликтах, но при этом у них не повышается уровень кортикостероидов в крови, что является одним из признаков физиологического стресса. У других видов грызунов даже очень высокая плотность населения не ведет к увеличению агрессивности. У некоторых тушканчиков на пике численности особи оказываются менее агрессивными, чем при низкой плотности населения (Роговин, Мошкин, 2007). Эти факты не отрицают психогенную природу стресса в условиях повышенной плотности населения у некоторых грызунов, но указывают на необходимость учитывать особенности социальной организации видов.

Следует отметить трудность проверки гипотезы Кристиана в природных условиях. Необходимо знать и учитывать пороговый

уровень воздействия стрессора, при котором начинает проявляться негативный эффект аденокортикальной активности на репродукцию. У разных видов он различается. Кроме того, он может не регистрироваться в природных условиях обитания, потому что пороговый уровень не достигается в конкретных местообитаниях. Сравнительный анализ зависимости динамики плотности населения, аденокортикальной активности и темпов полового созревания у красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в оптимуме ареала показал, что на пике численности аденокортикальная активность у полевок разного пола и возраста была максимальной. В пессимуме ареала, где плотность населения на пике численности была много меньше, аденокортикальная активность и скорость полового созревания не коррелировали с колебаниями численности (Евсиков, Мошкин, 1994).

Пороги чувствительности могут различаться и в разных популяциях. В Западной Сибири самки водяной полевки в сезон размножения не реагируют на социальные стрессоры. Поэтому у водяной полевки в этом регионе не наблюдается подавления размножения, зависящего от плотности (Роговин, Мошкин, 2007). Стрессовые ситуации возникают при недостатке пищи, укрытий, свободных территорий, особей противоположного пола, что обуславливает конкурентные отношения между особями. При избытке ресурсов агрессивных взаимодействий не наблюдается, либо их количество сокращается. Плотность популяции – лишь один из многих внешних по отношению к организму факторов, восприимчивость к которому зависит от внутреннего состояния организма.

С гипотезой физиологических эффектов стресса, обусловленных переуплотнением населения, схожа гипотеза отбора генетических стереотипов поведения, известная как гипотеза Д. Читти (Chitty, 1960, 1967). Она предполагает существование в популяциях особого поведенческого полиморфизма на генотипической основе, который подвержен действию естественного отбора в течение небольшого промежутка времени. В ходе изменений численности проис-

ходит закономерная смена частот генов, определяющих агрессивное поведение, а также отбор особей по генотипам, наиболее отвечающим конкретной плотности населения.

В переуплотненной популяции повышенная агрессивность тормозит рост, ухудшая “качество” населения и снижает воспроизводство. На фазе пика, когда все местообитания заняты, отбор идет с селективным преимуществом агрессивных особей, способных произвести и вырастить потомство в условиях внутривидовых помех. И, наоборот, в разреженной популяции особи с агрессивным типом поведения не доминируют, но возрастают устойчивость особей к внешним воздействиям и воспроизводство.

Гипотеза Д. Читти (Chitty, 1960, 1967) сформулирована по результатам наблюдений и экспериментов, проведенных на полевках, и объясняет динамику численности систематически близких видов мелких грызунов. Косвенным свидетельством в ее пользу является разнокачественность водяных полевков на разных фазах цикла численности. По ходу цикла закономерно изменялись уровни агрессивности, стресс-реактивности и частоты морфотипов окраски (Евсиков, Мошкин, 1994; Евсиков и др., 1997; Мошкин, 1989).

Была установлена возможность избирательного преобразования стресс-реактивности летом, осенью и зимой. У водяных полевков выявлены достаточно четкие различия в стресс-реактивности сеголеток разной окраски. Доля бурых особей оказалась намного выше среди высоко реактивных особей. Полевки-меланисты преобладали среди особей со средней и низкой стресс-реактивностью, которая оценивалась по приросту концентрации глюкокортикостероидов в крови в ответ на социальные конфликты. Повышение адреналовой реакции на стресс-стимул, которое наблюдалось у водяных полевков на фазе подъема численности, сочеталось с уменьшением доли низко реактивных черных особей. В это время наблюдалась зимняя элиминация низко реактивных особей, которые являются гомозиготными по рецессивному гену черной окраски. Соотношение водяных полевков разной окраски закономерно

изменялось в ходе цикла численности. Доля бурых особей нарастала на фазе подъема, а доля черных и черно-бурых увеличивалась на спаде. При высокой численности преобладали полевки доминантного, а на фазе депрессии преобладали полевки субдоминантного типа (Евсиков и др., 2001).

Некоторые исследователи объясняют колебания численности млекопитающих периодическими изменениями возрастной структуры. Интенсивное размножение приводит к накоплению в популяциях молодых самок с более низкой плодовитостью. По этой причине у белки (*Sciurus vulgaris* L.) из-за преобладания молодых особей с пониженной плодовитостью происходит снижение её средних показателей в годы пиков численности (Сорокин, 1964; Карпухин, 1979). Накоплением молодых самок, обладающих невысокой плодовитостью, объясняют снижение численности зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) в европейской части России (Томилова, 1972). Л. М. Шиляева (1971) считает, что генерации песца (*Alopex lagopus* L.), рождённые на разных фазах цикла численности, отличаются друг от друга уровнем плодовитости и средней продолжительностью жизни, так как они появляются на свет в разных, циклически изменяющихся условиях обитания. Смена генераций, обусловленная вымиранием старых особей, определяет и динамику численности песцов.

Существует мнение, что животные обладают генетически детерминированной способностью к интенсивному размножению. Так, С. В. Курышев и Л. П. Курышева (1988), изучавшие динамику демографических показателей лесных полёвок в ходе популяционного цикла, считают, что “запуск” фазы подъёма осуществляется у них за счёт вступления в размножение сеголетков первых весенне-летних помётов, обладающих более высокой плодовитостью, нежели перезимовавшие самки. У красно-серой полёвки (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) выводки в среднем составляли соответственно 5,7 и 4,3; у красной – 8,0 и 6,8 эмбрионов.

В начале 1980-х годов Ю. Т. Артемьев (1981, 1982) предложил объяснение популяционных циклов с позиций двухфакторной тео-

рии. Она основана на обратной зависимости жизнеспособности потомства от плодовитости родителей и в оставлении более плодотворной частью популяции непропорционально большего количества потомков. Популяция даже в идеальных условиях не растет бесконечно. Цикл численности характеризуется закономерными изменениями физиологических, морфологических и генетических показателей. При благоприятных условиях размножение приводит к увеличению доли потомков высоко плодовитых родителей, которые отличаются низкой выживаемостью. Теоретически достаточно всего 2,5 поколения, чтобы популяция на 100% состояла из ослабленных особей и утратила нормальную жизнестойкость. При ухудшении условий существования популяция отвечает вымиранием плохо приспособленной части населения (Артемьев, 1981). Наступающая за этим депрессия численности характеризуется восстановлением повышенной жизнеспособности и низкой плодовитостью самок. Цикличность представляется как результат нарушения равновесного состояния между уровнем внутренней организации популяции и характером условий существования. Механизмы перспективного ограничения размножения и вымирания, согласно двухфакторной теории, заложены в самом процессе размножения (Артемьев, 1981).

На первый взгляд эта теория логично объясняет авторегуляцию численности популяций в соответствии с внешними условиями. Но Ю. Т. Артемьев не отвечает, почему высокая плодовитость матерей обязательно приводит к низкой жизнеспособности потомства. “Основную загадку составляет механизм неадаптивных изменений популяций, или каков источник закономерной популяционной наследственной изменчивости?” (Артемьев, 1981, с. 56).

Зависимость приспособленности, репродуктивного и соматического развития от физического состояния материнского организма в период беременности подробно было изучено Г. Г. Назаровой (2007) на примере водяной полевки. Материнское влияние на генотипически обусловленные свойства потомков может опосредоваться цитоплазматической наследственностью, питанием, подражани-

ем в поведении и определять их репродуктивный потенциал и жизнеспособность. По ее мнению, физическое состояние организма самок является центральным звеном внутривидовых механизмов регуляции численности популяций. По мере его улучшения у самок величина их выводка возрастает, а резорбция эмбрионов уменьшается. Ухудшение состояния самок на спаде численности сопровождается торможением роста и снижением выживаемости их дочерей. Материнские признаки, от которых зависит успешность выкармливания детенышей в выводке, наследуются дочерьми. Это может обуславливать продолжительность фазы депрессии, когда внешние условия благоприятны, но темпы воспроизводства остаются низкими (Назарова, 2007).

Однако, факторы, которые определяют ухудшение физического состояния самок, не выяснены. Не известно, почему на пике численности, в условиях перенаселенности, стрессированности организма и сокращения запасов кормов беременные самки находятся в лучшем физическом состоянии, чем в периоды депрессии, когда их стрессированность и плотность населения снижаются, а количество корма в расчете на одну особь возрастает. Причиной изменений физиологического состояния самок могут быть генетико-автоматические процессы в популяциях, приводящие к смене генотипов, отвечающих за жизнеспособность и плодовитость особей. Известно, что на функционирование внутренних органов и на морфологических особенностях негативно сказывается инбредная депрессия (Иванова, Кравченко, 1967).

В ходе лабораторных исследований избегания и последствий инбридинга было установлено, что отдельные виды мышевидных грызунов по-разному отвечают на возможность близкородственного разведения, от ограниченного до свободного спаривания родственников (Ченцова, 1969; Зоренко, Капрале, 2003). Если последствия инбридинга ранее выяснялись на давно одомашненных животных, то вышеуказанные авторы изучали близкородственные скрещивания у диких млекопитающих, отловленных в природе или недавно

введенных в зоокультуру. У них инбредная депрессия также проявлялась снижением интенсивности размножения, плодовитости, увеличением сроков наступления половой зрелости, замедлением роста, снижением устойчивости к низким температурам. Последствия инбридинга у некоторых изученных видов диких млекопитающих оказались сходными с таковыми у домашних животных, что дает основание считать явление инбридинга общим для диких и domesticированных форм. Н. Ю. Ченцова (1969) считает, что инбридинг, сказываясь на общем состоянии и поведении грызунов, имеет большое значение в регуляции численности природных популяций.

Отмечая проявление инбридинга, и его роль в снижении жизнеспособности и плодовитости особей, вышеупомянутые исследователи не обратили внимания на противоположное ему по своим последствиям явление аутбридинга, приводящее к увеличению жизнеспособности и репродуктивных свойств особей. Роль инбридинга и аутбридинга в естественных популяциях животных рассмотрена С. А. Абашкиным (1974; 1976). Проанализировав закономерности изменений численности популяций ондатры в Барабинской низменности Западной Сибири и особенности поведения особей в семьях и поселениях, он предположил, что системы скрещиваний на фазах пика и депрессии численности должны различаться. При общей низкой численности в стадиях переживания наблюдаются различные градации инбридинга от тесного родственного разведения до отдаленного инбридинга. В замкнутых родственных сообществах (элементарных популяциях), согласно классификации Н. П. Наумова (1967), происходят генетико-автоматические процессы, в ходе которых популяция избавляется от слабых особей, смертность которых наиболее высокая и образуются внутрипопуляционные генетические линии, подобные заводским линиям в животноводстве. Скрещивание особей, принадлежащих к разным инбредным линиям, происходит при заселении свободных территорий. В условиях Барабинской низменности они образуются в результате периодических высыханий и обводнений обширных низменных пространств.

Молодые ондатры, вытесняемые из плотно населенных пространственных группировок, заселяют появившиеся свободные территории. Здесь встречаются особи, принадлежащие к разным инбредным линиям. Первые рожденные ими поколения, оказываются гетерозиготными с проявлениями гетерозиса в виде резкого повышения плодовитости как за счет увеличения числа детенышей в пометах, так и раннего полового созревания самок-сеголеток. О том, что эти явления вызваны генетическими механизмами, а не внешними условиями, свидетельствует тот факт, что они не проявляются в первые 1–2 года после улучшения условий обитания, когда лишь увеличивается количество пометов в сезон, но не величина выводков.

С. А. Абашкин (1974) считал, что ритмичная смена инбридинга аутбридингом присуща естественным популяциям животных с многолетней динамикой численности населения. Возникновение инбредных линий в разрозненной популяции можно рассматривать как стадию готовности вида к очередному массовому размножению. Гибридизация этих линий характерна для периода высокой численности. Дальнейшее размножение гетерозиготных особей приводит к появлению потомков, менее приспособленных к определенным условиям среды, что влечет их повышенную гибель. Гипотеза С. А. Абашкина не получила признания, так как не подтверждалась результатами массовых переселений охотничьих животных, проводимых в СССР в 1950–1970-х гг. с целью «освежения» крови. Как правило, интродукция особей из других популяций не приводила к ожидаемому увеличению численности (Чесноков, 1989).

В. И. Евсиков и М. П. Мошкин (1994) считают, что в явной форме плотностно-зависимое регулирование воспроизводства наблюдается лишь в популяциях, существующих в относительно стабильных условиях среды и достигающих определенного видоспецифического уровня плотности. В популяциях, существующих на фоне значительных колебаний емкости угодий, численность определяется взаимодействующими по принципу обратной связи этологическими, физиологическими, генетическими механизмами определения жизнеспособности.

способности особей и их адаптивной ценности (плодовитости) в конкретной экологической ситуации. Авторы придают большое значение генетическому гомеостазу популяций. В группировках животных с колеблющейся численностью создаются предпосылки для длительного поддержания полиморфизма качественных признаков, обеспечивающих приспособительные возможности особей разных генотипов на разных фазах популяционной динамики.

Одной из важных нерешенных проблем динамики численности млекопитающих было и остается выяснение характера и причин ее цикличности. Почему высокая плотность населения внезапно заканчивается «крахом»? Предполагают, что его пусковой причиной может быть любой из факторов смертности, но обычно их бывает несколько. По мнению Дж. Кристиана (Christian, 1950), вымирание популяций после пика численности есть самое удивительное явление, требующее серьезного объяснения. Продолжительность цикла является функцией репродуктивного потенциала вида. Когда величина смертности превышает уровень пика численности, цикл завершается. Дж. Кристиан (Christian, 1950) объясняет происхождение явления цикличности в изменениях численности грызунов периодическим истощением адренало-питуитарной системы в результате стрессовых воздействий на пике численности и последующей гибели особей от болезней и других причин. Среди факторов, снижающих размножение перед пиком численности, кроме влияния стресса называют физиологический предел начавшегося в оптимальных условиях непрерывного размножения самок (Башенина, 1977).

Поиски причин изменений численности животных и конкретных механизмов их реализации продолжают почти столетие, но окончательных выводов, позволяющих использовать их в практической деятельности, пока нет. Это подтвердил один из старейших исследователей проблем популяционной экологии и динамики численности млекопитающих канадский зоолог Ч. Кребс на Международной конференции по биологии и управлению популяциями гры-

зунов, состоявшейся в Пекине в 1998 г. Он подчеркнул, что по-прежнему значимы следующие вопросы: «Что ограничивает среднюю плотность? Что вызывает вспышки численности? Что определяет географическое распространение видов?» (Щипанов, 1999, с. 411). Подобные высказывания известного исследователя свидетельствуют об актуальности дальнейшего изучения закономерностей и механизмов регуляции численности млекопитающих.

Рассмотренные выше гипотезы внутрипопуляционной регуляции численности разных видов млекопитающих, как правило, основываются на лабораторных исследованиях. В естественных условиях проверить их сложно. Они иногда дополняются наблюдениями в природе за динамикой численности некоторых видов мелких млекопитающих, но не подтверждаются для других видов, особенно крупных млекопитающих. Познание механизмов регуляции численности пока не доведено до уровня, при котором становится возможным управление численностью млекопитающих, как вредных для человека, так и полезных для него. Поэтому выяснение внутрипопуляционных механизмов регуляции численности млекопитающих остается актуальным на сегодняшний день и, расширяя рамки познания законов природы, оно помогает решать задачи управления животным миром.

ГЛАВА 2

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ОСОБЕЙ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Колебания численности разных видов млекопитающих сопровождаются изменением показателей воспроизводства, морфологических и физиологических признаков у особей, рожденных на разных фазах ее динамики. Комплекс изменений, которые претерпевают морфофизиологические особенности популяции во времени, С. С. Шварц (1963) назвал хронографической изменчивостью. Она обнаружена у многих видов из разных систематических групп, что дает основание относить ее к общим закономерностям динамики качественного состава населения в ходе изменения численности пространственных группировок млекопитающих. Последние представляют элементарные надорганизменные структуры, в которых внешние воздействия и внутривидовые отношения реализуются в физиологические процессы, управляющие онтогенезом и воспроизводством.

Причина их образования обусловлена мозаичностью пригодных для обитания угодий, неравномерным распределением кормовых ресурсов, защитных условий и другими факторами, что создает временную изоляцию населения. В отличие от популяций, которые существуют длительный период и воспроизводят свое население в течение многих поколений, пространственные группировки могут существовать недолго и разрушаться внешними воздействиями или вымирать от других причин. Изучая такую совокупность особей в течение непродолжительного временного периода, невозможно с уверенностью определить ее как популяцию, так как неизвестны ее предыдущая история и будущая судьба. Но в отличие от популяций, ареалы которых неопределенны, пространственные группировки обычно имеют хорошо выраженные на местности границы, что облегчает идентификацию каждой из них.

Совокупность пространственных группировок, численность которых определяется соотношением рождаемости, смертности и миграционного обмена, составляет популяцию – структурную единицу видового населения. Использование понятия «пространственная группировка» позволяет сравнивать совокупности размножающихся особей разных млекопитающих, объединенных по территориальному принципу и обозначаемых исследователями по-разному: парцеллярные (Наумов, 1967), микропопуляции (Шварц, 1967), внутрипопуляционные (Шилов, 1977), котерии, агрегации (Панов, 1983), демы (Яблоков, 1987) и др. В настоящей работе для обозначения пространственных группировок сусликов и сурков, часто встречающихся в тексте, для удобства изложения материала мы, в виде исключения, использовали такие общепринятые обозначения их пространственных группировок, как «поселение» и «колония».

Показатели размножения, морфологические и физиологические особенности особей специфичны для каждой такой совокупности животных, а популяционные процессы в соседних пространственных группировках могут проходить в разных направлениях одновременно и независимо друг от друга. Поэтому изучать внутрипопуляционную регуляцию численности следует в пределах конкретных пространственных группировок.

Различия показателей размножения самок

Важным показателем, характеризующим процесс воспроизводства, является *интенсивность размножения* или относительное количество участвующих в нем самок. Оно может варьировать по годам в широких пределах у млекопитающих разных систематических групп. Обычно их количество уменьшается одновременно с повышением плотности населения, которая особенно высока на пике численности. В пространственных группировках белобрюхой белозубки (*Crocidura leucodon* Heugman) с наиболее высокой плотностью (до 170 ос./га) с явными признаками

репродуктивной активности встречено всего 6,5% особей, в то время как в более разреженных поселениях – 54,7% (Щипанов, Олейниченко, 1992).

У краснощёкого (*S. erythrogegens Brandt*), длиннохвостого (*S. undulatus Pall.*), европейского (*S. citellus L.*), жёлтого (*S. fulvus Licht.*) сусликов доля размножающихся самок обычно высокая (Исмагилов, 1953; Пакиж, 1958; Бекенов, 1965; Соломонов, 1973; Давыдов, 1974; Кавешникова, 1974). У малого суслика (*Spermophilus pygmaeus Pall.*) в разные годы размножается от 5 до 98 % самок (Лавровский, Шатас (1948). Число участвующих в размножении взрослых самок сурка табагана (*Marmota sibirica Radde*) обычно не превышает 50 %, но в разные годы может колебаться от 17 до 77%. (Некипелов, 1978). В период интенсивного нарастания численности в великобурлуцкой популяции степного сурка байбака (*Marmota bobak Mull.*) размножались почти 90% самок. По мере нарастания плотности населения их количество уменьшалось и в 2005 г. составило всего 30% (Токарский и др., 2011).

В условиях повышенной численности двухлетние волчицы (*Canis lupus L.*) в трех наблюдаемых семьях не размножались (Филимонов, 1980). У песца в год пика численности размножается около половины взрослых самок, а в годы низкой численности – не менее 70% (Шиляева, 1982). При неблагоприятных обстоятельствах число стельных самок косуль (*Capreolus capreolus L.*) может сокращаться до 50%, а молодые до 3 лет вообще не размножаются (Тимофеева, 1985). У дикого северного оленя (*Rangifer tarandus L.*) участие самок в размножении в одной и той же популяции или стаде может существенно различаться в разные годы. На Таймыре количество яловых самок колебалось от 5,6 до 25%, а у благородного оленя (*Cervus elaphus L.*) яловость может достигать 50% и более (Данилкин, 1999).

Другим значимым показателем воспроизводства, определяющим величину годового прироста, является *плодовитость* или величина выводка у размножающихся самок. Она увеличивается в

периоды подъема численности и уменьшается при ее снижении. У американского зайца беляка она наибольшая в годы депрессии и подъема численности, а наименьшая в годы ее снижения (Meslow, Keith, 1968). В фазе нарастания и пика численности увеличивается плодовитость копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) в Таймырской тундре (Винокуров, 1974) и на острове Врангеля (Чернявский, Ткачев, 1982). В год пика повышается средняя плодовитость и у взрослых самок сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.), у которого средняя величина летнего помёта в фазе максимума равна $7,7 \pm 0,2$, а в фазе минимума – $6,4 \pm 0,3$ детёнышей (Mullen, 1968). Ещё большие различия в плодовитости у этого вида обнаружили Н. Н. Соколов с соавторами (1957). В год пика численности среднее число эмбрионов у взрослых самок равно $7,4 \pm 0,2$ ($n = 83$), а в фазе ее депрессии – $5,9 \pm 0,3$ ($n = 40$). По данным Т. В. Кошкиной и А. С. Халанского (1962), во время нарастания и в год пика численности плодовитость норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) оказывалась выше, чем в другие годы (соответственно $6,9$ и $6,6$ против $5,5$ и $5,9$ эмбрионов). Плодовитость большеухой полёвки (*Alticola macrotis* Radde) увеличивалась в течение двух лет с $4,95$ эмбрионов в 1985 г. до $6,09$ эмбрионов в 1987 г. (Епифанцева, 1990).

Количество эмбрионов у одной размножающейся самки крапчатого суслика в формирующихся, изначально малочисленных поселениях достигает $8,6 \pm 0,23$ ($n = 25$) эмбрионов, а в давно сформированных более плотных поселениях колеблется в пределах от $4,6 \pm 0,3$ ($n = 13$) до $5,8 \pm 0,26$ ($n = 20$) (Лобков, 1999).

Увеличение выводков при нарастании численности установлено у лисицы (*Vulpes vulpes* L.) (Корытин, 1983), волка (Рябов, 1988), песца (Смирнов, 1964; Поляков, 1974; Шиляева, 1982). Начало подъема численности лисиц в Зауралье совпало с резким, приблизительно двукратным повышением плодовитости с $4,19 \pm 0,62$ до $8,33 \pm 2,03$ плацентарных пятен (Корытин, 2002).

У лося (*Alces alces* L.) среднее число эмбрионов, приходящееся на 1 стельную самку, колеблется по годам за счет изменения ко-

личества самок с двойнями. Чаще всего самок лося с двумя лосятами встречали в середине XX столетия, когда численность увеличивалась их доля составляла: в Окском заповеднике – 39%, в Печорском – 50%, в Дарвиновском – 43%, в Лапландском – 42% (Данилкин, 1999). В Саратовской области наибольшая плодовитость была во время нарастания численности в 1962/1963 гг. – 1,85 эмбрионов на стельную лосиху (Девишев, 1967). Повышение плодовитости самок отмечено при увеличении численности лося и в Эстонии (Линг, 1973).

Снижение численности, наоборот, обычно сопровождается уменьшением среднего числа эмбрионов или детенышей у одной размножающейся самки. В Архангельской и Вологодской областях с 1936 по 1939 гг. величина выводка зайца беляка снизилась с 5,8 до 3,5 зайчат (на 33%). Уменьшение количества эмбрионов совпало по времени с фазой снижения численности (Наумов, 1960а). Снижение плодовитости одновременно с сокращением численности зайца беляка наблюдали на северо-западе РСФСР и в конце 1960-х гг. (Когтева, 1972). Величина выводков при сокращении численности уменьшалась у бобра (*Castor fiber* L.) (Борисов, 1982) и леммингов (Чернявский, Ткачев, 1982; Кузнецова, 1988). У ондатры плодовитость самок уменьшалась после достижения высокой плотности населения (Ширяев, 1988; Errington et al. 1963), которая обычно соответствует фазе пика численности.

Если в период увеличения населения косуле свойственны повышенная плодовитость, то во время его стабилизации или уменьшения – пониженная. В Ильменском заповеднике во время пика численности в 1940–1945 гг. двойни отмечались у 70% самок, а в 1948–1952 гг. на фазе ее снижения – только у 40%. В Башкирском заповеднике в 1937–1940 гг. двойни встречались у 59%, а в 1946 г. в период наступившей депрессии – у 14% самок (Тимофеева, 1985). При стабилизации или снижении численности плодовитость лосих тоже уменьшалась. В Центрально-Черноземном заповеднике зимой 1963/64 гг. на одну стельную самку приходилось в среднем по 1,83 эмбриона, а в 1968/69 гг. только 1,25 (Филонов, 1977).

Снижение численности популяций лося к концу 1950 – началу 1960 гг. совпало с уменьшением числа самок с двойнями. В Окском заповеднике зимой 1961/62 гг. самки с двумя эмбрионами составляли 20% всех самок, а в Приокско-Террасном только 3% лосих имели по 2 эмбриона (Кисилева и др., 1965). Снижение величины приплода у лосей на спаде численности отмечают и другие авторы (Приклонский, Червоный, 1970; Заблоцкая, 1975). О плодовитости сайгака (*Saiga tatarica* L.) косвенно можно судить по доле сеголеток в популяции. При росте численности она значительно превышает долю взрослых самок, во время пика и спада численности соотношение сеголеток и самок равное или взрослых самок больше (Букреева, Кравчук, 2006).

Характерным явлением, сопровождающим изменения численности полициклических видов млекопитающих, является *количество выводков, приносимых самкой за сезон размножения*. При нарастании численности самки приносят максимальное количество выводков, а на фазе ее снижения минимальное. У американского зайца беляка количество самок, приносящих 4-й выводок в начале подъема численности, составляет 91%, а в период ее спада снижается до 0% (Meslow, Keith, 1968).

Доли вступающего в размножение молодняка тоже различаются на подъеме и снижении численности. У водяной полевки на пике и спаде численности размножается не более 26% молодых самок, в то время как в период ее депрессии доля размножающихся сеголеток увеличивается до 32%, а на ее подъеме достигает 60% (Назарова, 1990).

Изменения воспроизводства населения происходит и на стадии эмбрионального развития. Уменьшение фактической плодовитости определяется резорбцией как части, так и всех эмбрионов у отдельных самок. Величина *эмбриональной смертности* зависит от фазы численности. Наименьшей она бывает на фазе роста, а наибольшей на фазах пика и спада. Количество резорбирующихся эмбрионов у ондатры существенно возрастает на фазе спада численности, достигая 14,3% (Лаанету, 1990). На спаде численности водяной

полевки доля самок с резорбцией всех эмбрионов была значительно выше, чем на подъеме, пике и депрессии (Пантелеев, 2001). При максимальной численности серой крысы доля самок с резорбирующимися эмбрионами была в 2–3 раза выше, чем при низкой (Козлов, 1980). У самок крапчатого суслика эмбриональная смертность увеличивается в течение нескольких лет одновременно с увеличением численности. В поселении «Новая Долина» резорбция эмбрионов у годовалых самок в неизменных условиях обитания на люцерновом поле увеличивалась от поколения к поколению с возрастом поселения следующим образом: в 1973 г. – 0,7%, в 1974 г. – 10,5%, в 1975 г. – 11,8% (соответственно из 259, 240 и 238 эмбрионов) (Лобков, 1978а).

Морфологическая разнокачественность особей

Об изменениях качественного состояния особей разных поколений в ходе динамики численности косвенно свидетельствуют хронографические изменения массы тела. Увеличение средней массы животных при повышении численности является одной из характерных черт популяционных циклов мелких грызунов. Такая закономерность установлена у копытного лемминга в природных условиях (Чернявский, Ткачев, 1982). У красной и красно-серой полёвок масса тела перезимовавших самцов и самок была особенно высокой в последней фазе минимума и в фазе максимума популяционного цикла (Кошкина, 1974). Подобная закономерность в вариациях массы тела зверьков обнаружена у разных видов полёвок (Chitty, 1952; Krebs, 1964; Rose, Gaints, 1978; Southern, 1979) и бурого лемминга (*L. trimucronatus* Rich.) (Krebs, 1963). Снижение массы тела в период депрессии численности отмечено у серой крысы, домовый мыши (*Mus musculus* L.), каролинской белки (*S. carolinensis* Gmelin), ондатры (Scheffer, 1935). Отмечено уменьшение массы сурчат лесного сурка (*Marmota monax* L.) перед спячкой в период сокращения популяции (Davis, 1981).

У рыжих (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) и узкочерепных полёвок (*M. gregalis* Pall.) в ходе цикла численности изменялась средняя масса мозга, причем изменялась более четко по сравнению с массой их тела. Максимальных значений она достигала в годы пика и достоверно понижалась при спаде численности (Яськин, 2006).

Хронографические изменения не только массы, но и размеров тела и черепа, происходящие в естественных условиях, обнаружены у полёвок (Кошкина, 1974; Бойкова, 1978; Сосин, 1978; Mallory, 1981), леммингов (Чернявский, Ткачев, 1982), белок (Михеева, 1985). О периодических изменениях качественного состава населения бурозубок свидетельствуют морфологические отличия разных генераций. В первой половине лета встречаются наиболее крупные молодые особи, а затем массово появляются мелкие, для которых ничтожно мала вариабельность морфологических показателей (Сергеев, 1992). Достоверные различия размеров черепа у обыкновенной (*Sorex araneus* L.) и равнозубой (*S. isodon* Turon) бурозубок с большей частотой обнаруживаются при сравнении выборок сочитающихся годов, когда происходит резкое изменение численности популяций (Сергеев и др., 1990). На основе анализа измерений черепов 5 видов бурозубок выявлено уменьшение размеров черепа в год максимальной численности популяции и увеличение – в год минимальной численности (Куприянова, 1992). У обыкновенной бурозубки абсолютная кондилобазальная длина черепа была наибольшей в год с минимальной плотностью популяции и достоверно снижалась с ее повышением от $20,3 \pm 0,08$ мм до $19,2 \pm 0,1$ мм у самцов и от $20,3 \pm 0,08$ мм до $19,1 \pm 0,16$ мм у самок (Шарова, 1983).

Ранее нами установлено, что особи крапчатого суслика первых поколений, родившиеся в молодом формирующемся поселении на посевах люцерны при еще низкой численности, выделялись особенно крупными размерами. Особи последующих поколений мельчали (Лобков, 1978а). Наиболее ярко различия между поколениями проявлялись у самцов. Наблюдения за другими поселениями, образующимися на посевах люцерны, подтвердили выявленную закономерность (табл. 1).

Таблица 1

Хронографические изменения кондилобазальной длины черепа самцов крапчатого суслика разных поколений в молодых поселениях на посевах люцерны. Одесская область (Лобков, 1999)

Наименование поселений	Годы рождений	Количество особей	Кондилобазальная длина, мм
«Новая Долина»	1971	17	41,9 ± 0,18
—	1972	50	41,4 ± 0,13
—	1973	50	41,4 ± 0,14
—	1974	50	40,9 ± 0,16
«Мизикевича»	1974	16	42,4 ± 0,24
—	1975	41	41,6 ± 0,12
—	1976	16	40,9 ± 0,22
«Сычавка 2»	1979	11	42,3 ± 0,33
—	1980	30	41,4 ± 0,19
—	1981	17	41,1 ± 0,29
—	1982	32	40,0 ± 0,14
«Григорьевка»	1983	11	42,2 ± 0,56
—	1984	41	41,4 ± 0,41
—	1985	54	41,1 ± 0,40
—	1986	87	40,6 ± 0,33

Примечание. Различия между крайними значениями в каждом поселении статистически значимы ($p < 0,02$).

Динамика качественного состава пространственных группировок хищных тоже проявляется в изменениях морфологических признаков. Наиболее изучена хронографическая изменчивость че-

репа песка. С помощью однофакторного дисперсионного анализа на большом материале (свыше 700 черепов) доказано, что кондилобазальная длина, длина и масса тела молодых самцов и самок достоверно различались ($p < 0,01$) в сезоны сбора материала. Средние значения этих показателей изменялись одновременно и однонаправленно с динамикой численности песцов на севере Западной Сибири (Раменский, 1982). Увеличение размеров, в частности, кондилобазальной длины черепа, в 1960–1970 гг. произошло у прибылых волков в Молдавии и в Украине. В течение 10 лет одновозрастные молодые волки становились также тяжелее. Причиной более крупных размеров взрослых волков послужило увеличение скорости роста щенков (Раменский, 1982). В период сбора материала численность волков была минимальной. У соболя также отмечена связь размеров прибылых особей с фазами численности (Монахов, Раменский, 1988). Хронографические изменения массы, размеров тела и черепа, происходящие в естественных условиях, обнаружены также у лисицы (Корытин, Соломин, 1978).

Увеличение размеров особей наблюдается и в ходе акклиматизации в фазе экологического «взрыва». Сравнение черепов соболей (*Martes zibellina* L), выпущенных в новые местообитания, с черепами соболей из донорских популяций, выявило, что акклиматизанты через 10–15 лет оказались крупнее прародителей по длине, высоте и ширине черепа. Это явление было характерно не только для популяций интродуцентов, образованных на незаселенных соболями территориях, но и для аборигенных, в которых происходило естественное восстановление численности соболя. Скорости увеличения кондилобазальной длины в разных популяциях составили от 0,026 до 0,079% в год (в среднем 0,053%) (Монахов, 1984).

Установлены хронографические изменения размеров ондатры и бобра в процессе их акклиматизации на Севере. В первые годы после выпуска отмечалось укрупнение особей, которое в последующем уже не наблюдалось (Раменский и др., 1988). Применение однофакторного дисперсионного анализа показало, что самцы и самки

ондатры, добытые на Приобском Севере в 1950-х – начале 1960-х годов в первые годы после выпусков, имели максимальные значения кондилобазальной длины черепа и других краниометрических параметров. Впоследствии происходило постепенное уменьшение размеров особей и приближение их к прежним, “доинтродукционным” величинам (Раменский и др., 1988). Морфологические изменения отмечены в первые годы после интродукции у белок и енотовидных собак (*Nyctereutes procyonoides* Gray) (Шапошников, 1958).

Разнокачественность населения на разных фазах численности подтверждается не только уровнем воспроизводства самок и хронографическими изменениями размеров тела и черепа, но и различными соотношениями фенотипов в пространственных группировках. Хронографическая изменчивость фенотипа у обыкновенных бурозубок может быть сопоставима с межпопуляционными различиями (Васильев, Шарова, 1992). С изменением численности связана хронографическая изменчивость фенотипических признаков белки (Михеева, 1977; Бадмаев, 1988). На фазе роста численности доля особей с фенотипом «А» (дополнительная ромбовидная косточка между лобными и теменными костями черепа) повышается до 10%, а перед пиком – до 24–30% (Мельников, 2007). Изменения в ходе цикла численности претерпевает и соотношение разных морф окраски хвоста белок. Колеблется по годам встречаемость чернохвостых и краснохвостых особей (Куликов, 1985). На фазе восстановления численности доля чернохвостых уменьшается (Мельников, 2007). Каждой фазе цикла численности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) соответствуют определенные соотношения черных, бурых и промежуточной окраски особей (Евдокимов, Синева, 2006). С плотностью населения и фазой численности связаны частоты разных фенотипов у красной полёвки и полёвки-экономки (*M. oeconomus* Pall.) (Кривошеев, Цветкова, 1982), большеухой полёвки (Епифанцева, 1990), европейской рыжей полёвки (Истомин, Алексеева, 1990), восточно-европейской полёвки (*M. subarvalis* Meyer) и лесной мыши (Ларина и др., 1983). От фазы пика к фазе

минимума значимо изменились частоты встреч десяти неметрических признаков на черепах песцов (Рыбцов, Вигоров, 1976).

У водяной полёвки особенности фенотипической структуры популяции тоже соответствуют фазам динамики численности (Ефимов и др., 1988). Закономерно изменялось и соотношение водяных полевок разного окраса в ходе цикла численности. Доля бурых особей увеличивалась при подъеме численности, а черных и темно-бурых – на ее спаде.

Физиологическая разнокачественность особей

Морфологические изменения могут обуславливаться физиологическими процессами в организме животных, которые тоже различаются у особей, рожденных на разных фазах численности. Наиболее высокая скорость роста обыкновенных слепушонок наблюдалась в годы низкой численности, а замедленная – в годы ее пика (Евдокимов, Синева, 2006). А. Н. Данилов (1983) изучал динамику роста детёнышей копытного лемминга в экспериментальных условиях. При сходной начальной массе зверьков средний темп суточного прироста для всех выводков составил в год депрессии численности $0,551 \pm 0,092$ г ($n = 60$), а в следующий год начала её подъёма – $1,011 \pm 0,116$ г ($n = 190$). Примечательно, что и зверьки, посаженные в клетку по одному, ежедневно увеличивали приросты соответственно на $1,219 \pm 0,216$ г ($n = 16$) и $1,713 \pm 0,222$ г ($n = 31$). Потомки желтобрюхих леммингов в фазу подъёма численности в возрасте 5 и 45 дней оказались крупнее, чем их сверстники, рождённые особями, отловленными в период её спада (Кузнецова, 1988). Аналогичные результаты получены в виварии у молодых водяных полёвок. Скорость их роста также изменялась по фазам численности. На подъёме она была наибольшей, а на спаде – наименьшей (Чубыкина, 1990).

Темпы роста и полового созревания определяются фазой динамики численности и у красной полёвки. Наибольший прирост размерных показателей в период с осени года рождения до следую-

щего лета отмечается у полёвок, родившихся в год подъёма численности, наименьший – в год спада (Новиков, Фалеев, 1988). Молодые пенсильванские полёвки (*M. pensylvanicus* Ord.) быстрее росли на стадии подъёма, чем на стадии пика численности (Boonstra, Peter, 1987). Более крупные молодые уинтские суслики (*S. armatus* Kenn.) появляются после сокращения населения в начале подъёма численности (Sauer, Slade, 1987).

Физиологическая разнокачественность особей на разных фазах популяционного цикла обнаружена у полевки Миддендорфа (*M. middendorfi* Poljakov) и узкочерепной полевки. При подъеме численности у этих видов уменьшается потребление кормов, но увеличивается их перевариваемость. В периоды спада и депрессии численности усваиваемость пищи снижается, а потребление возрастает. Эти физиологические процессы происходят синхронно у всех особей, принадлежащих одному поколению. Наблюдается четкое чередование различных физиологических показателей у генераций, родившихся в разные фазы популяционного цикла (Данилов, Данилова, 2007).

Динамика численности грызунов сопровождается изменениями морфофизиологических показателей. Такая связь установлена у белки (Куликов, 1985). У леммингов в ходе цикла численности происходят специфические изменения не только массы тела, но также индексов и абсолютных показателей внутренних органов (Чернявский, Ткачев, 1982). В Березинской популяции лося на территории Белоруссии в период депрессии численности отмечалось общее ухудшение морфофизиологического состояния особей в виде снижения средней массы, увеличения относительных показателей надпочечников с $0,0531 \pm 0,0010$ до $0,0635 \pm 0,0015$ ($t = 5,65$) (Козло, 1980). Анализ черепов лося с территории Окского заповедника выявил увеличение встречаемости черепов с признаками заболевания пародонтозом с 0 до 10% на фазе снижения численности (Кораблев и др., 1996).

Физиологическое состояние крапчатых сусликов мы оценивали по скорости накопления жировых запасов, необходимых для зимовки. Оказалось, что в разных поселениях, даже в пределах одного биотопа, оно может различаться. В 1982 г. из-за запаздывания сроков рождения молодняка в среднем на 10 дней физиологический возраст особей в двух таких поселениях ко времени отловов был одинаковым, но суточный прирост коэффициента упитанности самцов из «Большой Долины» оказался в 1,5 раза выше, чем из «Сычавки-2» (табл. 2).

Таблица 2

Изменения упитанности самцов-сеголеток крапчатого суслика в поселениях на полях люцерны. Одесская область

Наименование поселения	Даты отловов	Количество, особей	Коэффициент упитанности, г/см	Суточный прирост, г/см
«Сычавка 2»	4.07.82 г.	11	$9,2 \pm 0,71$	–
	1.08.82 г.	9	$10,0 \pm 0,68$	0,030
«Большая Долина»	23.06. 85 г.	14	$9,5 \pm 0,80$	–
	28.07. 85 г.	13	$11,1 \pm 0,65$	0,045

Различия в динамике массы тела, отражают физиологическое состояние сусликов разных поколений. В 1988 г. масса самцов (всех возрастов), обитающих на поле люцерны, со времени пробуждения увеличивалась, а в 1989 г., наоборот, снижалась и только в мае опять стала расти (рис. 1).

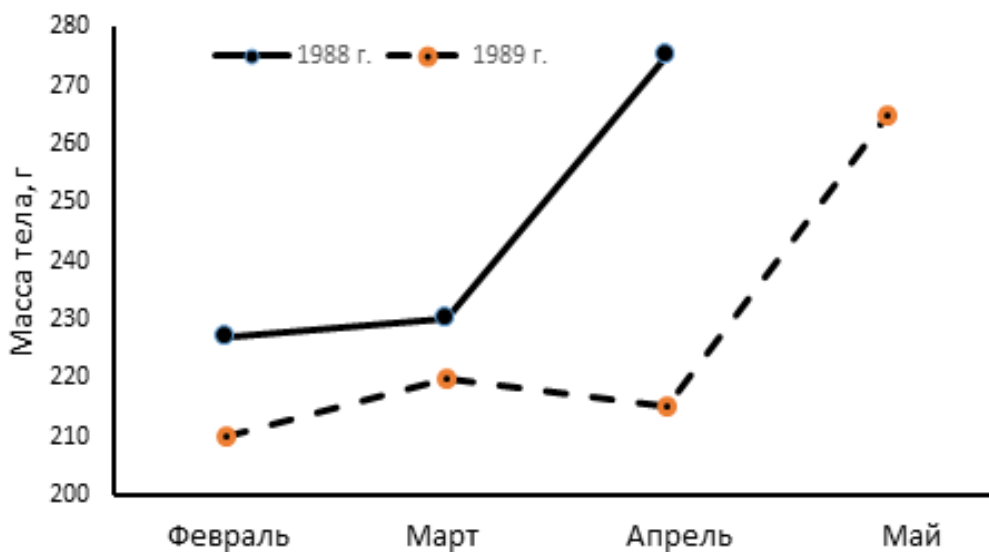


Рис. 1. Динамика средней массы тела самцов крапчатого суслика из одного поселения, но в разные годы. Одесская область

Наблюдения за изменением средней массы тела самцов из этого поселения, живших в природе, согласуются с данными лабораторных наблюдений. В 1988 г. привесы у сусликов из этого поселения были положительными с первых дней содержания в неволе, а в 1989 г. – отрицательными. Исходная стартовая масса тела сразу после пробуждения в 1988 и в 1989 гг. оказалась сходной, соответственно $218,7 \pm 2,95$ г ($n = 25$) и $225,5 \pm 3,05$ г ($n = 18$). Самцы, хотя и происходили из одного поселения, но оказались неодинаковыми по способности усваивать корм и накапливать жировые запасы. Данное поселение начало формироваться в 1986 г. Выборки 1989 г. представлены поколениями, родившимися позже, чем поколения 1988 г.

Разнокачественность по скорости жиронакопления проявляется и в один сезон, но в разных частях поселения. Темпы роста упитанности у крапчатых сусликов, родившихся в центральных (старых) частях растущего поселения, ниже, чем в периферических (более молодых). В поселении на поле люцерны у с. Дальник в конце апреля 1987 г. упитанность особей в центре поселения и в 300–400 м от него практически не различалась, но спустя две недели самцы с пе-

риферийных участков обогнали по массе тела самцов с центрального участка, хотя кормовая база (побеги люцерны) была одинаковой (табл. 3). Суточный прирост коэффициента упитанности в цен-

Таблица 3

Изменения упитанности (г/см) годовалых самцов крапчатого суслика в разновозрастных частях поселения «Дальник» на поле люцерны в 1987 г. Одесская область

Дата отлова	Центр поселения		Периферия поселения	
	Кол-во особей	Коэффициент упитанности	Кол-во особей	Коэффициент упитанности
24 апреля	18	8,8 ± 0,54	14	9,3 ± 0,46
9 мая	13	9,5 ± 0,54	9	11,1 ± 0,22

Примечание. Различия в коэффициентах упитанности за 24 апреля недостоверны ($p < 0,05$), а за 9 мая достоверны ($p < 0,05$).

тре составил 0,023 г/см, а на периферии – 0,12 г/см. Изучаемое поселение состояло из одного очага расселения, расположенного вокруг кургана, и дифференцировать его на старые и молодые участки на месте не представляло затруднений.

Наибольшая скорость накопления жировых резервов характерна для крапчатых сусликов, рожденных в первые годы образования поселений. Она может отражать интенсивность обменных процессов в их организме. Полуторамесячные особи, отловленные одновременно в разных поселениях, расположенных в одном биотопе (поля люцерны), но на разных стадиях развития, уже отличаются друг от друга размерами и массой тела (Лобков, 1999). Следствием

интенсивного роста в раннем онтогенезе, вероятно, являются и более крупные размеры взрослых сусликов первых поколений.

В Северо-Западном Причерноморье весной сначала пробуждаются наиболее упитанные особи крапчатого суслика (Лобков, 1995). Поэтому в молодых поселениях, где суслики достигают наибольшей упитанности перед спячкой, весеннее пробуждение начинается раньше. Соответственно раньше заканчиваются спаривание и рождение молодых сусликов. В 1983 г. первые зимовочные норы на учетной площадке в поселении «Сычавка 1» открылись на неделю раньше, а последние норы – на 10 дней раньше, чем в «Сычавке 2» (рис. 2).

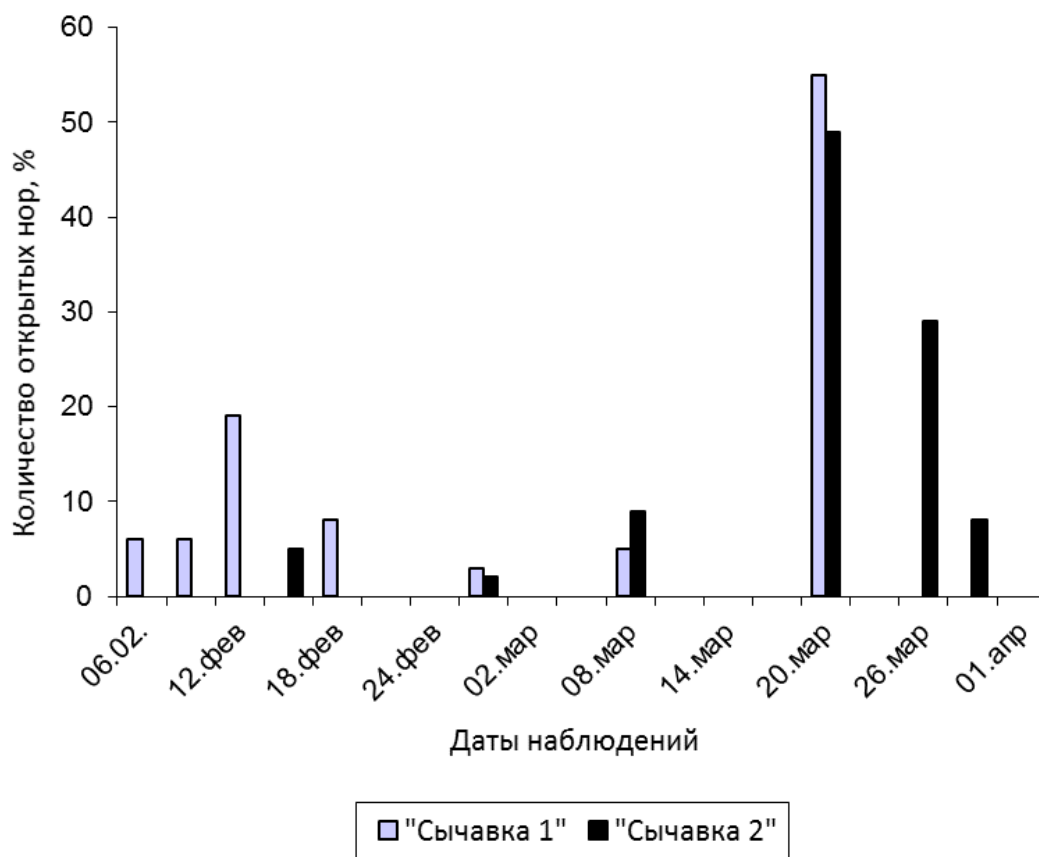


Рис. 2. Сроки пробуждения крапчатых сусликов в поселениях «Сычавка 1» и «Сычавка 2» на расположенных недалеко друг от друга посевах люцерны весной 1983 г. Одесская область

Оба поселения располагались на люцерновых полях в 500 м одно от другого. «Сычавка 1» образовалось одновременно с посевом люцерны в 1979 г., а «Сычавка 2» двумя годами ранее. Коэффи-

циент упитанности самцов, добытых сразу после пробуждения в 1983 г., в первом поселении составил $10,4 \pm 0,38$ г/см ($n = 42$), во втором – $8,3 \pm 0,43$ г/см ($n = 22$), у самок соответственно – $8,1 \pm 0,21$ г/см ($n = 22$) и $7,1 \pm 0,20$ г/см ($n = 18$). В связи с тем, что спячка в соседних поселениях протекала в одинаковых условиях, различия упитанности сусликов после пробуждения можно объяснить разной скоростью накоплений жировых отложений, обусловленной физиологическими особенностями организма особей разных годов рождения.

С изменениями физиологических показателей связаны изменения функции эндокринной системы. Считают, что деятельность этой системы играет важную роль в регуляции численности млекопитающих (Краснощеков, 1975; Ткачев, 1980). Подъем численности водяной полевки происходит при минимальной функциональной активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и жиромобилизующих механизмов. На пике численности у самцов отмечается активация эндокринной функции гонад, что сочетается с максимальным уровнем внутривидовой агрессии (Евсиков и др., 2001). На разных фазах цикла численности установлена эндокринная разнокачественность популяции леммингов. Животные, родившиеся в пик численности, отличаются избыточной активностью гипофизарно-адреналовой системы, гиперпродукцией тиреоидных гормонов. Это влечет снижение репродуктивных способностей. При депрессии численности снимается «пресс» тиреоидных гормонов и адреналовой железы, а репродуктивный потенциал увеличивается (Чернявский, Ткачев, 1982). Для естественных популяций леммингов установлена зависимость функциональной активности щитовидной железы с плотностью населения (Ткачев, 1980).

В начинающем формироваться поселении крапчатого суслика у с. Сычавка с плотностью до 20 нор/га в 1986 г. показатели активности щитовидной железы характеризовались довольно высокими значениями: высота тироцитов достигала $10,6 \pm 0,5$ мкм,

больший и меньший диаметр ядра $6,2 \pm 0,06$ и $5,1 \pm 0,1$ мкм соответственно. В коллоиде фолликулов отмечается значительное число ($6,0 \pm 1,4$) резорбционных вакуолей, что свидетельствует об активном выделении секрета железы в кровяное русло. Фолликулы в железе крупные, достигали $93,6 \pm 9,5$ мкм (Олейник, Лобков, 1990).

В 1987 г. в этом же поселении плотность населения зверьков возросла до 40 нор/га. Активность же щитовидной железы снизилась, о чем свидетельствует уменьшение высоты тироцитов до $9,0 \pm 0,3$ мкм ($t = 2,75; p < 0,05$), большего и меньшего диаметров ядер тироцитов – $5,7 \pm 0,08$ мкм ($t = 5,0; p < 0,01$) и $4,6 \pm 0,1$ мкм ($t = 3,6; p < 0,01$), соответственно. Уменьшилось число резорбционных вакуолей ($4,6 \pm 1,8$), но размеры фолликулов почти не изменились, повысилась лишь их вариабельность.

При более высокой плотности поселений крапчатого суслика отмечали еще большее снижение активности щитовидной железы. Высота тироцитов уменьшается на 15–17% по сравнению с поселением у с. Сычавка. Коллоид становится более плотным, приобретает хорошо видимую слоистость, уменьшаются размеры фолликулов. В то же время достоверных различий, за исключением числа резорбционных вакуолей ($t = 6,3; p < 0,01$), между показателями активности щитовидной железы в поселениях с плотностью 200 и 300 нор/га не отмечено, вероятно, по причине стабилизации эндокринных процессов в организме сусликов (Олейник, Лобков, 1990). У сайги в фазе депрессии отмечается тенденция увеличения частоты появления типичных форм щитовидной железы у взрослых самцов, увеличение массы железы у самцов в возрасте 1,5 лет (Сидоров, 1999).

У грызунов физиологическая разнокачественность особей, принадлежащих к разным поколениям, по-видимому, проявляется и в состоянии иммунной системы их организмов. На фазе спада она должна быть слабее, чем в предыдущий период, так как наивысшая интенсивность эпизоотологического процесса в природных очагах чумы приходится на фазу снижения численности грызунов-носителей и на начальную стадию ее депрессии, а наименьшая интенсивность – при росте численности популяций носителей (Попов, 2006).

Приведенные примеры свидетельствуют об особом качественном состоянии особей, принадлежащих к разным поколениям, рожденным на соответствующих фазах изменения численности населения. Ее увеличение, как правило, сопровождается укрупнением особей и повышением плодовитости самок, а снижение – уменьшением размеров и сокращением воспроизводства. Явления хронографической изменчивости морфологических признаков и показателей размножения установлены у некоторых видов млекопитающих из разных систематических групп, что может свидетельствовать о сходстве популяционных процессов в ходе изменений численности млекопитающих.

ГЛАВА 3

ПРИЧИНЫ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ОСОБЕЙ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Причинами хронографической изменчивости показателей размножения самок, морфологических и физиологических признаков могут быть как внешние, так и внутривидовые факторы. Влияние внешних факторов изучается давно. Установлены зависимости морфологических признаков и репродукции от питания, погодных условий, поражения гельминтами и пр. Чтобы установить ту часть изменчивости, которую определяет внутривидовая регуляция, следует исключить влияние указанных факторов и оценить роль внутривидовых отношений в процессе онтогенеза и в формировании репродуктивного потенциала самок.

Оценка связи между изменениями воспроизводства, качественного состава населения и разными факторами

Морфологические различия особей разных поколений, последовательно появляющихся в ходе увеличения численности, могут обуславливаться недостатком пищи в связи с увеличением плотности населения. Но в случае с крапчатыми сусликами, обитающими на полях, такие объяснения не оправданы. Кормовая база на посевах люцерны не изменялась по годам и в избытке обеспечивала сусликов полноценным зелёным кормом в течение всего весенне-летнего периода их активности, как в начале образования поселения, так и в последующий период высокой численности. Поэтому различия в размерах особей, родившихся в разные годы, не связаны с количеством и качеством кормов. На это указывает одинаково высокая степень упитанности сусликов перед залеганием в спячку (рис. 3), и то, что укрупнение черепа происходит непропорционально (одни размеры увеличиваются, в то время как другие остаются без существенных



Рис. 3. Различия в размерах и упитанности самцов-сеголеток крапчатого суслика, добытых в один день в августе 1973 г. перед залеганием в спячку: слева на посеве люцерны; справа - на целине. Одесская область

изменений). К последним относится ширина межглазничного промежутка и длина зубного ряда верхней челюсти (Лобков, 1978а). Аналогичные непропорциональные изменения отдельных частей черепа выявлены у белок, у которых тоже обнаружены хронографические изменения морфологических признаков (Михеева, 1985).

Одной из существенных составляющих процесса размножения, которая определяет величину прироста, является участие в нем всех или только некоторых самок. Причиной яловости может быть дефицит кормов, который задерживает половое созревание молодых особей и сказывается на подготовке к размножению взрослых. Г. С. Давыдов (1974) отмечает, что у сусликов в Таджикистане яловыми были слабо упитанные особи, в основном годовалые. Успешное их размножение весной во многом определяется благоприятными условиями питания предыдущим летом. В тех станциях, где малые суслики имеют хорошую кормовую базу, например, на посевах, они залегают в спячку более упитанными. Весной яловых

самок среди них меньше, чем среди тех, которые хуже подготовились к зимовке из-за плохого питания летом (Мейер, 1956; Схоль, 1956; Нестеров, 1980; Гладкина, 1983). Половину яловых самок составляют слабо упитанные, больные и поражённые гельминтами (Варшавский, Крылова, 1939).

Яловость самок сусликов вызывают метеорологические условия ранней весны. Похолодания и длительное ненастье растягивают сроки гона, задерживают половое созревание проснувшихся самцов. Количество беременных самок в такие годы оказывается существенно сниженным. Интенсивность размножения у сусликов Белдинга (*S. beldingi* Merr.) снижают весенние снегопады (Zammuto, 1986). Наоборот, дружное пробуждение, теплая весна определяют высокие темпы размножения сусликов (Лавровский, Шатас, 1948; Беляев, 1953; Горбенко, 1968; Кыдырбаев, 1971; Самарский, 1977).

Наибольшие колебания по годам числа участвующих в размножении самок отмечаются у тех видов сусликов и в тех точках их ареалов, где условия существования наименее благоприятны. Так, малый суслик, живущий в полупустынных и пустынных ландшафтах Казахстана и Прикаспия, нередко испытывает недостаток корма в летний период из-за продолжительных засух, что ограничивает возможности жиронакопления и нормальной подготовки к размножению. Низкая упитанность малых сусликов перед залеганием в спячку пагубно сказывается на функционировании их генеративной системы. Недостаток кормов приводит к истощению организма самок и нарушению репродуктивных функций. Суровые зимы с глубоким промерзанием почвы вызывают повышенные энергетические затраты организма спящих сусликов. Истощенные особи не участвуют в размножении (Ипатьева, 1968). В 1933 г. размножалось 5% самок, в 1950 – 37% (Беляев, 1953). В 1954 г. в размножении участвовали 8–10% самок малого суслика (Гладкина, 1958). В 1971 г. в Северном Прикаспии размножались 10 % самок малого суслика (Абатуров, Кузнецов, 1976). М. П. Демяшев (1977) сообщает, что за после-

дни 34 года в Казахстане низкий уровень размножения, в котором участвовало лишь 18 – 41 % самок, регистрировался 10 раз.

В других частях ареала, где условия существования более благоприятны для этого вида, в Поволжье и в Украине, ежегодно наблюдается высокая интенсивность размножения (Схоль, 1956; Артемьев, 1964; Горбенко, 1970; Самарский, 1977). Как считает Е. Д. Схоль (1956), в Украине, в отличие от восточных районов ареала, погодные условия не дают столь существенных отклонений от нормы, которые могли бы сказаться на размножении. Кроме того, на посевах всегда имеется сочная растительность, позволяющая вовремя накопить необходимые для спячки жировые резервы.

Однако и в таких благоприятных условиях иногда размножаются не все самки. В большинстве изученных нами поселений крапчатого суслика интенсивность размножения была высокой и колебалась от 83% до 100%. Значительная яловость самок отмечена только в пяти поселениях, расположенных как на целинных участках, так и на посевах трав (табл. 4). Яловые особи встречены среди самок всех возрастных групп. В «Сычавке 2» не размножались 68% годовалых, 31% двухлетних и 6,8%, трёхлетних, в «Григорьевке» соответственно – 83%, 15 %, 2%.

Неблагоприятные погодные условия ранней весны в Северо-Западном Причерноморье не являлись причиной прохолостания самок, так как одновременно в одних поселениях размножалось подавляющее большинство самок, а в других, расположенных поблизости и испытывающих одинаковое давление природных факторов, отмечалась их высокая яловость. Обеспеченность кормом предыдущим летом в 4-х исследованных поселениях была достаточной, о чем судили по упитанности сусликов. Только в одном из них причиной яловости можно считать истощение самок. В 1982 г. условия подготовки к спячке в поселении «Сычавка-2» были явно плохие. Недостаток кормов во второй половине лета определил низкую упитанность животных перед залеганием в спячку и истощение организма молодых особей ко времени весеннего пробуждения.

Доля яловых самок в некоторых поселениях крапчатого суслика. Одесская область

Поселение, биотоп	Год	Всего самок:		Количество яловых самок	
		особи	%	особи	%
«Сычавка 2» люцерна	1983	78	100	53	68,0
«Карпово» целина	1985	36	100	16	44,4
«Григорьевка» люцерна	1987	114	100	38	33,3
«Мизикевича 3» люцерна	1990	64	100	40	62,5
«Коблево» целина	1996	13	100	7	53,8

Коэффициент упитанности яловых годовалых самок оказался всего $6,6 \pm 0,19$ г/см ($n = 22$), а беременных (без учёта массы эмбрионов) – $7,7 \pm 0,30$ г/см ($n = 11$). Однако в остальных поселениях, где часть самок тоже не размножалась, подготовка к спячке предшествующим летом завершалась успешно. Поселения «Карпово» и «Мирное» располагались на целине, а «Григорьевка» и «Мизикевича 3» – на посевах люцерны. Упитанность яловых самок к началу рождения молодняка в них оказалась ниже, чем размножающихся, но коэффициент упитанности яловых самок здесь был выше, чем у тех самок, которые в «Сычавке 2» в 1983 г. размножались, т. е. был больше $7,7$ г/см. В поселении «Коблево», где доля яловых самок составляла 53,8 %, их упитанность достоверно не отличалась от упитанности размножающихся особей и была достаточно высокой, соответственно $8,9 \pm 0,31$ г/см ($n = 6$) и $8,6 \pm 0,29$ г/см ($n = 7$).

Наличие корма ранней весной не имеет существенного значения для оплодотворения. Спаривание происходит сразу после первых выходов самок из зимовочных нор, когда суслики ещё не начали интенсивно питаться. В это время они потребляют очень мало

корма, используя те жировые запасы, которые не были израсходованы во время спячки. Поэтому прохолостание некоторых самок крапчатого суслика, которое не объяснимо влиянием внешних неблагоприятных условий, видимо, имеет другую природу.

В ряде случаев, яловость самок млекопитающих обусловлена недостаточным количеством самцов, способных к их оплодотворению. В Северо-Западном Прикаспии в связи с интенсивным преследованием из-за спроса на рога доля самцов сайгака перед гоним была критической и составляла в 2000 г. 0,9%, а в 2002 – 0,6%. Порог численности самцов, при котором установлено нормальное воспроизводство, составляет около 3,6%. Это привело к резкому снижению темпов воспроизводства (Букреева, 2006; Букреева, Кравчук, 2006). Высокую яловость самок благородного оленя в местах интенсивного пантового промысла также объясняют отсутствием или недостаточным количеством самцов (Данилкин, 1999). Количество взрослых секачей также влияет на воспроизводство дикого кабана. При их малочисленности некоторые свиньи могут остаться неоплодотворенными (Волох, 2014).

Причины участия или неучастия в размножении самцов у сусликов изучены недостаточно (Шевлюк и др., 1999). Известно, что влияние на подготовку к размножению может оказывать физиологическое состояние организма. Низкая упитанность малых сусликов перед залеганием в спячку пагубно сказывается на функционировании их генеративной системы. Наименее упитанные самцы после пробуждения оказываются с незрелыми гонадами в самый разгар гона и не могут участвовать в размножении (Ипатьева, 1968). Жиронакопление летом и собственно осенне-зимняя спячка крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье обычно протекают успешно, большинство особей залегает достаточно упитанными и подготовленными к будущему размножению.

Нами установлено (Лобков, 1995), что в первые дни после выхода из зимовочной норы у самцов крапчатого суслика зрелые сперматозоиды в семенниках, а также в их придатках отсутствуют. Они

обнаруживаются лишь у тех самцов, с момента выхода которых из спячки прошло несколько дней (обычно 3–5). Переход к активной жизни после спячки стимулирует завершение созревания половых продуктов. Так как самцы начинают выходить на поверхность земли раньше самок, то ко времени появления последних, часть самцов уже готова к спариванию. Самки пробуждаются уже подготовленными к размножению и покрываются в первые дни после выхода из зимовочных нор. У добытых из помеченных нор-веснянок особей, через 3–5 дней после их первого выхода на поверхность, на матке уже имеются заметные вздутия диаметром 2–3 мм.

К концу гона, совпадающего с окончанием пробуждения самок, размеры семенников у самцов уменьшаются, они становятся дряблыми, сперматогенез в них прекращается. Но обычно в конце гона у большинства самцов, как предыдущего года рождения, так и старшего возраста, зрелые сперматозоиды встречаются в большом количестве. Даже при продолжительном периоде пробуждения всегда имеются самцы, готовые к спариванию (рис. 4). Поэтому яло-

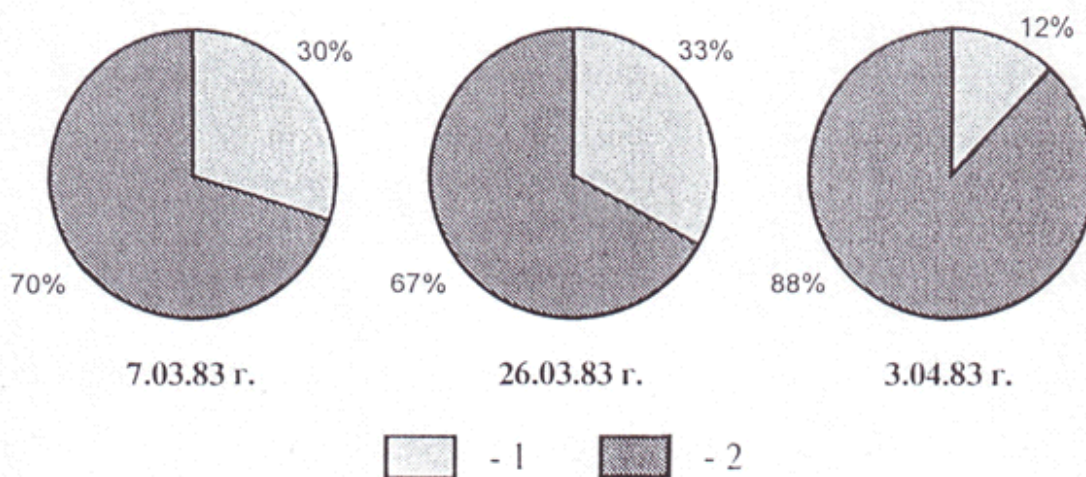


Рис. 4. Соотношение количества не готовых (1) и готовых (2) к размножению самцов крапчатого суслика в разные периоды весеннего пробуждения и гона среди отловленных особей в поселении «Сычавка-1» 1983 г. Одесская область

вость некоторых самок крапчатого суслика нельзя объяснить отсутствием готовых к размножению самцов.

Блокирование размножения иногда объясняют обострением внутривидовых отношений при высокой плотности населения (Шилов, 1998). У белобрюхих белозубок участие в размножении самцов определяет стереотип поведения – агрессивный или неагрессивный. Характер стереотипа формируется еще в выводке и сохраняется в течение всей жизни особей (Щипанов, Олейниченко, 1992). При неагрессивном стереотипе репродуктивное поведение самцов блокируется, а при агрессивном, наоборот, проявляется. При высокой плотности, когда индивидуальные участки перекрываются, у молодых землероек формируется неагрессивный стереотип поведения. Поэтому самцы белобрюхих белозубок, родившиеся при максимуме численности, не участвуют в размножении, что может увеличивать долю неоплодотворенных самок.

Плотность населения крапчатого суслика в поселениях с высокой яловостью самок (см. табл. 4) весной в «Сычавке-2», «Григорьевке» и «Мизикевича-3» в наиболее заселённых участках составляла свыше 100 ос./га, а в «Карпово» – вдвое меньше, но, несмотря на это, яловыми в нем оказалась почти половина самок. О том, что плотность населения крапчатого суслика не играет определяющую роль в снижении доли размножающихся самок свидетельствует и то, что в поселениях с особо высокой весенней плотностью (до 300 ос./га и выше в местах отлова), размножались почти все самки (табл. 5). О достаточном обеспечении кормом во всех рассмотренных поселениях свидетельствует нормальная упитанность самок в период пробуждения от зимней спячки.

Известно, что на подготовку к размножению может оказывать влияние физиологическое состояние организма. Так, физические кондиции самок водяной полевки сказываются на величине выводков (Назарова, 2007). У крапчатого, как и у других видов сусликов, упитанность самок в период пробуждения, оплодотворения и начала беременности определяется условиями подготовки к спячке пре-

Таблица 5

Доля размножающихся самок крапчатого суслика в поселениях с высокой плотностью населения. Одесская область

Наименование поселения	Год отловов	Площадь участка, га	Проснулось сусликов, особи	Плотность, ос./га	Исследовано самок:		
					всего, особей	беременных:	
						особи	%
«Сычавка 1»	1983	0,4	86	215	43	36	83,7
«Сычавка 2»	1983	0,4	66	165	28	26	92,9
«Дальник»	1986	1,0	196	196	48	47	97,9
«Дальник»	1987	0,4	65	162	62	61	98,4
«Мизикевича»	1989	0,4	78	195	47	42	89,4
«Люстдорф»	2007	0,25	74	296	35	33	94,7

дыдущим летом и составом кормов, так как в первые дни после весеннего выхода на поверхность земли они живут за счет оставшихся после зимовки запасов жира. В летний период, когда происходит накопление жировых запасов, необходимых для зимовки, пищевой рацион крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье на выпасаемых участках естественной степной растительности, на посевах люцерны и зерновых различается. Несмотря на это, во всех биотопах подготовка к спячке завершается успешно и весной, степень упитанности самок везде достаточно высокая, однако при этом варьируют не только величины участия их в размножении, но и показатели плодовитости (табл. 6).

Таблица 6

Соотношение упитанности и плодовитости самок крапчатого суслика после пробуждения от спячки в Северо-Западном Причерноморье

Поселение, биотоп	Год добычи	Коэффициент упитанности, $X \pm S_x$, г/см	Количество промеренных самок, ос.	Плодовитость самок, $X \pm S_x$ (эмбрионы)	Количество беременных самок, ос.
«Сычавка 1»* люцерна	1982	$8,9 \pm 0,3$	16	$7,1 \pm 0,3$	28
«Сычавка 1» люцерна	1983	$8,1 \pm 0,21$	22	$6,0 \pm 0,11$	62
«Сычавка 2» люцерна	1983	$7,1 \pm 0,2$	18	$4,9 \pm 0,25$	24
«Сычавка 3» люцерна	1984	$6,6 \pm 0,35$	27	$6,4 \pm 0,25$	29
«Карпово» целина	1985	$8,5 \pm 0,33$	11	$5,0 \pm 0,26$	20
«Григорьевка»* люцерна	1987	$7,2 \pm 0,17$	17	$5,7 \pm 0,23$	41
«Мизикевича 3» люцерна	1988	$7,3 \pm 0,13$	13	$6,0 \pm 0,3$	38
«Мизикевича 3» люцерна	1990	$6,4 \pm 0,21$	17	$4,8 \pm 0,17$	33
«Люстдорф» люцерна	2006	$8,1 \pm 0,18$	16	$7,0 \pm 0,25$	16

Примечание. * - только годовалые самки

Из таблицы 6 следует, что более высокой упитанности в период оплодотворения не всегда соответствует повышенная плодовитость самок. Коэффициент корреляции $r = 0,46$, $p < 0,05$ свидетельствует об отсутствии связи между их упитанностью в период весеннего пробуждения от спячки в регионе и плодовитостью. У других видов сусликов, в иных регионах недостаток кормов может сказываться на репродукции. Истощенные самки, не могут выносить большое количество эмбрионов. По этой причине уменьшается плодовитость лосих (Филонов, 1983). Считают, что ее снижение у лосей в Ленинградской области после того, как их численность достигла своего максимума в 1962 г. было вызвано ухудшением кормовой базы и истощением зверей (Тимофеева, 1974). Однако сокращение воспроизводства лося в других районах началось еще при достатке пищевых ресурсов задолго до популяционной депрессии 1990-х гг. (Данилкин, 2009). Снижение численности неэксплуатируемой группировки северного оленя в Лапландском заповеднике, вероятно, обусловленное уменьшением рождаемости, начинается при еще высоком запасе кормов (Абатуров, Лопатин, 1999), т. е. при хорошем физиологическом состоянии организма. Варьирование плодовитости среди особей с упитанностью выше критической указывает на то, что в этом случае она регулируется иным, чем обеспеченность кормами, фактором. В приведенных случаях в качестве регулятора плодовитости сусликов и копытных выступает фактор, действующий до начала голодания животных, и им не может являться недостаток пищи.

Молодые самки некоторых видов млекопитающих имеют меньшие по величине выводки сравнительно с более старыми самками. Поэтому низкие или высокие средние показатели размножения может определять возрастная структура пространственных группировок в зависимости от того, какое в них соотношение взрослых и молодых особей (Юргенсон, 1966). В давно сформированных, существующих несколько лет поселениях крапчатого суслика «Краснознаменка» и «Дальник» существенные различия в плодовитости разновозрастных самок не выявляются (табл. 7).

Таблица 7

Различия в плодовитости ($X \pm s_x$, количество эмбрионов) самок крапчатого суслика разного возраста в одном поселении в один сезон размножения, n – количество осмотренных самок (Лобков, 1999)

Наименование поселения, год отлова, биотоп	Возраст самок:		
	1 год	2 года	3 года
«Краснознаменка», 1980 г., целина	$4,5 \pm 0,32$ $n = 12$	$5,2 \pm 0,39$ $n = 9$	$5,4 \pm 0,43$ $n = 11$
«Дальник», 1975 г., целина	$4,5 \pm 0,32$ $n = 15$	$4,9 \pm 0,19$ $n = 10$	–
«Сычавка», 1983 г., люцерна	$5,4 \pm 0,14$ $n = 38$	$6,6 \pm 0,19$ $n = 15$	$7,6 \pm 0,26$ $n = 9$
«Мизикевича», 1989 г., люцерна	$5,7 \pm 0,12$ $n = 111$	$6,5 \pm 0,23$ $n = 24$	$7,6 \pm 0,85$ $n = 7$

Анализ плодовитости разновозрастных самок в поселениях крапчатого суслика на посевах люцерны в первые годы после их образования, показал, что наибольшей плодовитостью обладают трехлетние самки, а наименьшей – годовалые. В 1983 г. в поселении «Сычавка», существующем с 1979 г., (плотность населения 290 ос./га) трехлетние самки 1980 г. рождения имели больше эмбрионов, чем двухлетние и однолетние самки, а двухлетние самки, рожденные в 1981 г. имели больше эмбрионов, чем годовалые особи 1982 г. Сходные различия в плодовитости, установлены нами у самок разных поколений в поселении «Мизикевича» в 1989 г. при плотности населения 160 ос./га, трехлетние, двухлетние и годовалые самки од-

новременно различались средней величиной выводков (соответственно: $7,6 \pm 0,85$, $n = 7$; $6,5 \pm 0,23$, $n = 24$; $5,7 \pm 0,12$, $n = 111$). В поселении «Сычавка» в 1983 г. различия в плодовитости трехлетних самок, родившихся в 1980 г. (на следующий год после посева люцерны) и их потомков 1981 и 1982 гг. рождения, были достоверны ($p < 0,01$). В поселении «Мизикевича» в 1989 г. различия между трехлетними и более молодыми самками также оказались достоверными, но при меньшем уровне значимости ($p < 0,02$).

Сравнение плодовитости самок крапчатого суслика одного поколения показывает, что она сохраняется на постоянном уровне (высоком или низком) в течение нескольких сезонов размножения (табл. 8).

Таблица 8

Изменения плодовитости ($\bar{X} \pm s_x$, эмбрионы) у самок крапчатого суслика одного поколения. n – количество беременных самок. Одесская область

Поселение	Возраст самок		
	1 год	2 года	3 года
1. «Мизикевича»	$8,0 \pm 0,7$ $n = 7$	$7,0 \pm 0,35$ $n = 19$	$7,6 \pm 0,85$ $n = 7$
2. «Сычавка»	$8,2 \pm 0,38$ $n = 22$	$7,5 \pm 0,29$ $n = 14$	$7,6 \pm 0,24$ $n = 9$
3. «Дальник 1»	$6,0 \pm 0,19$ $n = 53$	$7,1 \pm 0,26$ $n = 32$	–
4. «Новая Долина»	$6,4 \pm 0,24$ $n = 37$	$6,2 \pm 0,35$ $n = 16$	–
5. «Сычавка 1»	$6,5 \pm 0,26$ $n = 23$	$5,3 \pm 0,27$ $n = 11$	$6,4 \pm 0,34$ $n = 11$
6. «Дальник 2»	$6,7 \pm 0,28$ $n = 28$	$6,9 \pm 0,38$ $n = 11$	–
7. «Дальник»	$5,1 \pm 0,29$ $n = 11$	$4,6 \pm 0,50$ $n = 9$	$4,8 \pm 0,44$ $n = 10$
8. «Прилиманское»	$4,5 \pm 0,32$ $n = 15$	$4,9 \pm 0,19$ $n = 10$	–

Примечание. Различия между самками одного поколения, но разного возраста статистически незначимы

Самки из поселений «Мизикевича», «Сычавка», рожденные в первый год их образования, приносили увеличенные выводки, как в первом, так и в остальных сезонах размножения. Самки из поселений «Дальник 1», «Дальник 2», «Новая Долина», «Сычавка 1», родившиеся во второй-третий годы после заселения посевов люцерны сусликами, были менее плодовитыми в течение 2–3 сезонов размножения. В поселениях «Дальник» и «Прилиманское» особи одного года рождения имели постоянно низкую (до 5,1 эмбрионов) плодовитость все сезоны размножения. Это происходит от того, что у самок крапчатого суслика плодовитость с возрастом существенно не изменяется. Вероятно, условия обитания сусликов в регионе благоприятны для завершения развития молодых самок уже в год рождения и своими физическими кондициями они не отличаются от особей старших возрастов, что и обуславливает сходные величины плодовитости в разном возрасте. Она остается относительно постоянной в течение всей жизни. У других видов млекопитающих прослеживается та же тенденция. У самок норвежского лемминга первые и вторые выводки тоже различались незначительно, соответственно 6,87 и 6,7 молодых на самку (Кошкина, Халанский, 1962). Н. В. Тупикова и Ю. Г. Шевцов (1956) выяснили, что для водяной полевки в Волго-Ахтубинской пойме характерно относительное постоянство величины выводка от первого до третьего, соответственно для зимовавших самок: 7,1; 6,8; 6,9 (по наблюдениям у 393 самок), а для сеголеток: 5,7, 6,0, 6,0 (по наблюдениям у 73 самок).

И у хищных млекопитающих плодовитость самок сохраняется на одном уровне в течение всей жизни. Среди волчиц выделяются особо плодовитые особи, приносившие по 6–7 волчат и менее плодовитые (табл. 9). В условиях лабораторного содержания нами установлено, что количество рожденных крольчат в первом сезоне размножения коррелирует со средней плодовитостью за весь репродуктивный период жизни. Коэффициент корреляции – 0,71 ($n = 24$, $p < 0,05$). Это означает, что самки, проявившие повышенную плодовитость в своем первом сезоне размножения, сохраняют ее в тече-

Таблица 9

Количество волчат в выводках у разных самок волка в течение их жизни, рожденных в Одесском зоопарке (волчицы 1–5, Гурский, 1978), на Алтае (волчицы 6–8, Бондарев, Собанский, 1985) и в Среднем Поволжье (волчица 9, Шмит, 1973)

Выводки	Номера волчиц								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	4	6	3	2	6	8	6	8	5
2	4	6	–	3	7	7	6	6	7
3	6	7	7	5	7	7	9	10	8
4	3	7	4	4	4	7	–	–	9
5	6	9	4	–	8	–	–	–	10
6	6	8	–	–	5	–	–	–	11
7	8	6	–	–	6	–	–	–	12
8	7	–	–	–	–	–	–	–	12
9	6	–	–	–	–	–	–	–	10
10	3	–	–	–	–	–	–	–	8
11	3	–	–	–	–	–	–	–	–
В среднем, волчат	5,1 ± 0,53	7,0 ± 0,45	4,5 ± 0,67	3,5 ± 0,64	6,1 ± 0,5	7,3 ± 0,3	7,0 ± 1,0	8,0 ± 1,2	9,3 ± 0,78

ние всей жизни. У степных сурков, разводимых в неволе, плодовитость самок в первый год щенения тоже коррелирует со средней плодовитостью за весь репродуктивный период. Коэффициент корреляции – 0,64. Наиболее продуктивными оказались самки, у которых в пометах в первый год было 5, 6, 7 щенков (Федосеева, 2002).

Коэффициенты корреляции количества детенышей, рожденных в первом сезоне размножения, со средней плодовитостью за весь репродуктивный период жизни у размножающихся в неволе диких кроликов, сурков и волков сходные и показывают явную корреляционную связь (табл. 10).

Таблица 10

Корреляционная связь между количеством детенышей, рожденных самкой в первом сезоне размножения с ее средней плодовитостью за весь репродуктивный период жизни

Вид млекопитающего	Коэффициент корреляции	Количество наблюдений	Авторы исследований
Дикий кролик	$0,71 \pm 0,15$ *	24	Наши данные
Степной сурок	0,64	–	Федосеева, 2002
Волк	$0,92 \pm 0,18$ **	6	Гурский, 1978

Примечание. * – при $p < 0,001$; ** – при $p < 0,01$

Приведенные материалы свидетельствуют о постоянстве *репродуктивного потенциала* самок разных млекопитающих, который представляет уровень индивидуальной способности к размножению, обусловленный физиологическими процессами в организме. Постоянство репродуктивного потенциала в течение жизни отмечено и у видов, самки которых приносят одного детеныша в сезон размножения. Некоторые самки зубра (*Bison bonasus* L.), живущие в условиях загонного содержания, размножаются регулярно. Для них характерен высокий показатель плодовитости F , показывающий отношение фактической плодовитости к потенциальной. У отдельных особей он превышал 80% (Заблоцкий, 1957). Это означает, что они приносили потомство почти каждый год. Другие самки зубров и бизонов оказываются менее плодовитыми. У них величина F , рассчитанная нами по данным М. А. Заблоцкого (1957), колебалась в пределах 13–39%. Отдельные особи за 15–19 лет жизни приносили всего по 2–3 теленка, в то время как другие размножались почти

ежегодно. В Карагандинском зоопарке 3 самки аргали (*Ovis ammon* L.) рожали 17 раз и в 13 случаях приносили двойни (Бербер, 1999), хотя самки этого вида обычно рожают по 1 ягненку.

В природе плодовитость отдельных особей в течение нескольких репродукций специально не изучалась. Известны наблюдения В. И. Машкина (2007) за одной самкой степного сурка, родившей в трех пометах 6, 7 и 6 детенышей. И. Г. Гурский (1978) упоминает о волчице, у которой три раза забирали по 9–10 волчат. У другой волчицы из логова ежегодно изымали 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 12, 10, 8 волчат (Шмит, 1973). На Алтае у некоторых волчиц постоянно регистрировались более многочисленные выводки (7–8 волчат), чем в среднем по региону из 5 или 6 волчат (см. табл. 9). Многоплодные самки отличаются большими выводками даже в старости. Э. Шмит (1973) упоминает о волчице с 10 щенками, у которой не было ни одного целого зуба. Нам также неоднократно попадались очень старые особи лисиц со стертыми до корней резцами и другими явными признаками старения, но имевшие по 9–10 эмбрионов или свежих плацентарных пятен. Число эмбрионов, приходящихся на самку сайгака, после достижения двухлетнего возраста остается стабильно высоким до конца жизни (Близнюк, 1999).

На формирование репродуктивного потенциала самок оказывают влияние условия, в которых проходило их постнатальное развитие. Самкам лисицы, рожденным в годы высокой численности, свойственна более высокая плодовитость, как на первом году жизни, так и в последующем. Плодовитость самок, рожденных при низкой численности, сохраняется на невысоком уровне и в следующих сезонах размножения. У самок первой группы в возрасте 1+ количество плацентарных пятен было $5,88 \pm 0,35$, а у самок второй группы – $4,68 \pm 0,48$ ($p < 0,05$), а в возрасте 2+, соответственно, $6,6 \pm 0,56$ и $5,33 \pm 0,34$ ($p < 0,05$) (Корытин, 2011). Плодовитость самок ондатры, родившихся и развивавшихся до достижения половой зрелости в благоприятных условиях, в течение всех репродуктивных сезонов сохранялась более высокой, нежели у

самок того же возраста, но родившихся и выросших при менее благоприятных условиях. У первых в течение репродуктивного периода жизни она колебалась от 13,0 до 16,5 эмбрионов, а у вторых от 11,4 до 15,2 эмбрионов (Ширяев, 1983).

Принято считать, что плодовитость регулируется по принципу отрицательной обратной связи с плотностью населения (Шилов, 1977). При низкой плотности следует ожидать повышенной плодовитости и, наоборот. Действительно, после снижения плотности населения, которое происходит в результате истребительных мероприятий, наблюдается увеличение воспроизводства. У сурков после истребления увеличивались величина выводков и доля размножающихся самок (Бибиков, 1967; Михайлюта, 1983; Бибиков, Поле, 1986; Поле, Бибиков, 1991). Интенсивное размножение на обработанных ядами участках отмечено у малого суслика (Лисицын и др., 1959), хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.) (Ружич, 1974), больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) (Яковлев, 1967; Яковлев, Радченко, 1968), полуденных (*Meriones meridianus* Pall.) и гребенщиковых (*M. tamariscinus* Pall.) песчанок (Тлегенов и др., 1979), лесных полёвок (р. *Clethrionomys*) и мышей (р. *Mus*) (Евдокимов, 1979). У серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в группировках, подвергнутых дератизационным обработкам, среднее число эмбрионов у самок повышалось до 10,2, в то время как до обработок при исходной плотности населения, оно составляло всего 7,0 (Козлов, 1980).

И у хищных повышение темпов воспроизводства происходит в процессе ее восстановления после истребления. На этапе увеличения численности волка (с 1965 по 1985 гг.) после ее депрессии, вызванной преследованием человеком, размер выводка составил 7 волчат, в то время как в предыдущий период высокой численности (1936–1950 гг.) – всего 5 волчат (Рябов, 1988). В Красноярском крае при минимальной добыче лесостепных волков в конце 1970-х гг. среди 9 волчиц старше двух лет беременными оказались только 5 (56%). После интенсивного опромышления этой популяции через 5 лет из 7 добытых волчиц беременными оказались 6 (Суворов и др., 2006).

Увеличения плодовитости самок разных видов млекопитающих в следующем после разрежения населения сезоне размножения обычно не наблюдается. Как правило, оно запаздывает на один-два сезона. После массового истребления больших песчанок достоверное увеличение плодовитости у самок происходило не в первый, а только во второй год после снижения численности (Дмитриев, 1977).

Восстановление численности серых сурков после истребления в первые 4 года происходило медленно. Прирост составлял 5–7% ежегодно. На 5–6 годах восстановление численности ускорилось до 17% за год (Бибиков, 1967). Аналогичную задержку на один год роста численности малого суслика на обработанных участках отмечают Б. С. Кубанцев и В. Н. Дьяков (1980). Мы тоже не наблюдали увеличения плодовитости самок крапчатого суслика на следующий год после сокращения численности в результате низкой интенсивности размножения в предыдущем году (табл. 11, поселения 1–3) и после истребительных мероприятий, снизивших плотность до 10–15 ос./га (табл. 11, поселения 4–6). Плодовитость годовалых самок, рожденных в год сокращения численности, статистически значимо не увеличивалась, несмотря на то, что в раннем постнатальном онтогенезе и в период спаривания и беременности они обитали в условиях пониженной плотности населения. И лишь на 2–3-й годы мы отмечали ее увеличение (табл. 11).

В исследованных нами поселениях крапчатого суслика, где истребительные работы не проводили, низкой плотности населения не всегда соответствовала высокая плодовитость самок. В длительно существующих поселениях, расположенных в естественных биотопах («Дальник», «Коблево», «Шеметово»), она была невысокой, несмотря на низкую плотность в 15–20 ос./га. В молодых формирующихся поселениях, населенных с такой же плотностью («Сухой лиман 1», «Сухой лиман 2», «Таирово»), она оказалась достоверно выше ($p < 0,01$) (табл. 12). У крапчатого суслика высокая плодовитость при низкой плотности населения наблюдается только в начале образования поселения, после чего величина выводков уменьша-

Плодовитость годовалых самок крапчатого суслика после естественного глубокого сокращения численности. *n* – количество исследованных беременных самок

Номера и наименования поселений	Плодовитость самок:			
	в год перед снижением численности	после снижения численности		
		в 1 год	во 2 год	на 3 год
1. «Мирное»	$4,9 \pm 0,22$ <i>n</i> = 25	$5,8 \pm 0,26$ <i>n</i> = 20	$5,6 \pm 0,67$ <i>n</i> = 8	$6,8 \pm 0,44$ <i>n</i> = 13
2. «Прилиманское»	$5,0 \pm 0,19$ <i>n</i> = 42	$5,3 \pm 0,29$ <i>n</i> = 14	$5,1 \pm 0,30$ <i>n</i> = 15	–
3. «Карпово»	$5,0 \pm 0,26$ <i>n</i> = 13	$5,9 \pm 0,24$ <i>n</i> = 19	–	–
4. «Новая Долина»*	$5,9 \pm 0,12$ <i>n</i> = 45	$6,0 \pm 0,34$ <i>n</i> = 23	$6,3 \pm 0,26$ <i>n</i> = 17	$6,7 \pm 0,74$ <i>n</i> = 7
5. «Мизикевича»*	$6,4 \pm 0,16$ <i>n</i> = 64	$6,4 \pm 0,32$ <i>n</i> = 25	$7,4 \pm 0,40$ <i>n</i> = 17	–
6. «Сычавка 1»	$6,0 \pm 0,11$ <i>n</i> = 62	$6,5 \pm 0,33$ <i>n</i> = 16	–	–

Примечание. * – только годовалые особи

ется. Впоследствии на фазе снижения его численности плотность снова уменьшается до тех же значений, но плодовитость самок при этом не увеличивается (Лобков, 1999).

Аналогично изменяется плодовитость и у других грызунов. При еще низкой плотности населения на фазе увеличения численности величина выводков наибольшая. При снижении численности после ее максимума плодовитость не увеличивается у самок 2–3 следующих поколений, несмотря на то, что плотность населения уменьшается до тех же значений, что и на предшествующей фазе увеличения численности.

Плодовитость самок крапчатого суслика в «старых» (1–3) и «молодых» (4–6) поселениях с низкой плотностью населения

Наименование поселений	Год отлова	Плотность ос./га	Кол-во самок	Плодовитость, эмбрионы
1. «Дальник»	1975	20	34	4,8 ± 0,20
2. «Коблево»	1985	15	18	6,0 ± 0,33
3. «Шеметово	1988	20	27	6,2 ± 0,25
4. «Сухой Лиман 1»	1985	20	15	8,0 ± 0,32
5. «Сухой Лиман 2»	1987	25	15	8,1 ± 0,41
6. «Таирово»	2004	20	10	9,1 ± 0,51

Различия плодовитости самок многих млекопитающих на противоположных фазах изменения численности может определяться не только состоянием кормовой базы и плотностью населения, но и другими факторами, действующими в эти периоды. При увеличении населения избыток особей выселяется в свободные местообитания, где образуются новые пространственные группировки. Такие процессы постоянно происходят в природе при расселении грызунов из стадий переживания неблагоприятных условий, при рас-

ширениях границ ареалов и пр., при этом новые пространственные группировки обычно основывают немногие особи. Так, поселения крапчатого суслика в агробиоценозах образуются в результате выселения особей из прежних мест обитания на старых посевах люцерны после их распашки и последующего заселения ими свободного пространства поблизости. На молодых посевах люцерны площадью в 15–50 га весной накануне размножения сусликов мы насчитывали всего несколько десятков жилых нор, которые были хаотично распределены по территории. Такое случайное распределение особей-основателей характерно и для других видов, заселяющих новые пространства. Они не связаны между собой устойчивыми контактами. В процессе образования и дальнейшего существования пространственных группировок у других видов млекопитающих тоже выделяется начальная стадия их развития, когда население еще малочисленно, а особи случайно распределены по территории. Ее сменяет следующая стадия сформированной пространственно-этологической структуры при возросшей численности населения. Первая стадия характерна для «молодых» поселений крапчатого суслика в первые 2–3 года от начала их образования, вторая – для «старых», занимающих территорию свыше 3 лет. Отношение дисперсии распределения жилых нор к среднему (Гиляров, 1990) в молодых поселениях крапчатого суслика близко к 1, а в старых колеблется от 1,8 до 2,5.

Картирование выходов из зимовочных нор-«веснянок» на одних и тех же участках в течение первых лет формирования поселений показывает, что при нарастании численности сусликов случайное распределение немногих жилых нор сменяется агрегированным (рис. 5). После увеличения численности в результате размножения особей-основателей, формируется видоспецифическая пространственно-этологическая структура населения, представляющая закономерное для каждого вида размещение по территории с определёнными взаимоотношениями особей.

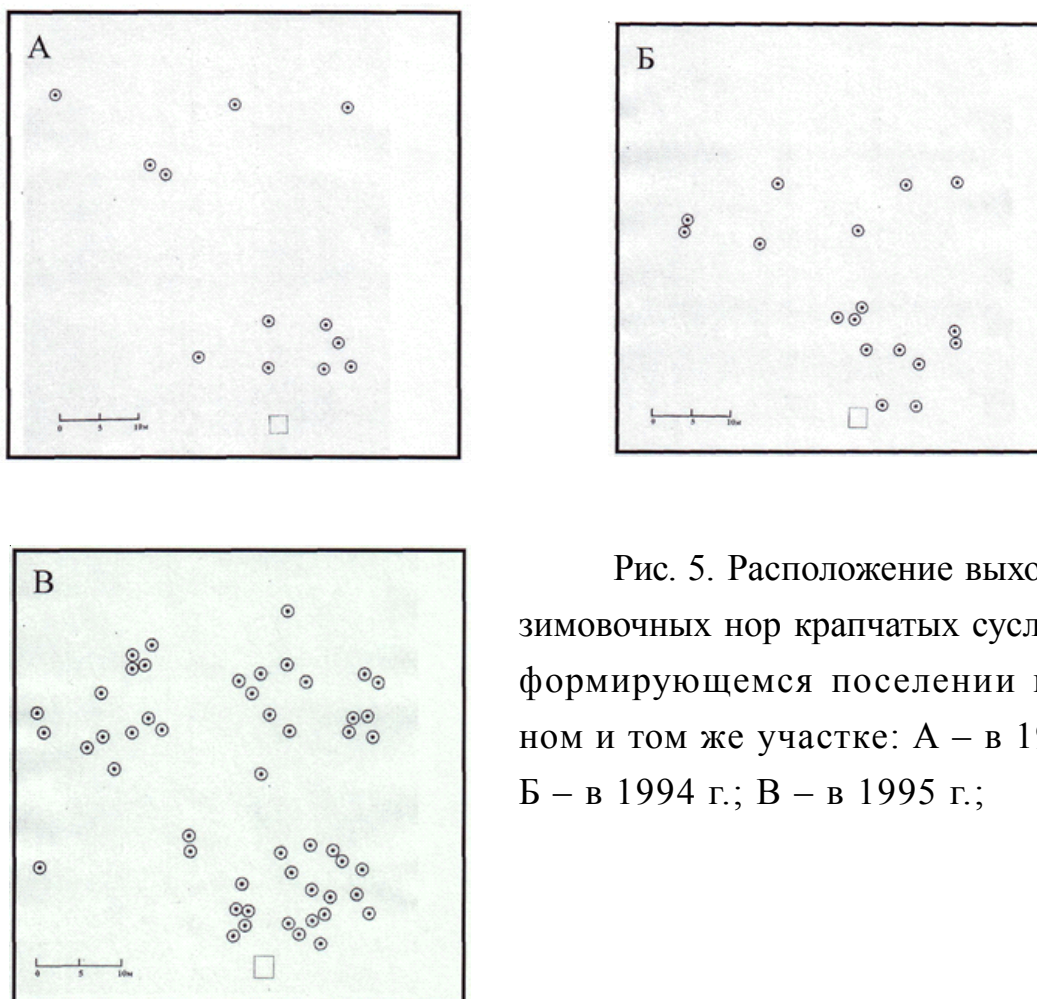


Рис. 5. Расположение выходов из зимовочных нор крапчатых сусликов в формирующемся поселении на одном и том же участке: А – в 1993 г.; Б – в 1994 г.; В – в 1995 г.;

Величина выводков у самок-основателей новых поселений крапчатого суслика, переселившихся из плотно населенных (100–200 ос./га) материнских пространственных группировок с невысокой средней плодовитостью, на следующий год несколько возрастает или не изменяется (табл. 13). Наибольшее увеличение плодовитости происходит у их потомков первых 1–2 поколений, которые родились в новом поселении. Максимальное ее значение для годовалых самок этих поколений составило в одном начинающем развиваться поселении в 1993 г. $8,6 \pm 0,23$ ($n = 25$), а в другом в 2004 г. – $9,1 \pm 0,51$ ($n = 10$) эмбрионов. Средняя плодовитость годовалых самок следующих поколений постепенно снижается (рис. 6). Различия плодовитости самок первых и третьих поколений в каждом поселении достоверны ($p < 0,01$). Примечательно, что такое снижение плодовитости происходит у них при постоянной и обильной кормовой базе, представленной посевами люцерны.

Средняя плодовитость самок крапчатого суслика в «старых» материнских и в «молодых» дочерних поселениях на посевах люцерны до и после вселения, n – количество беременных самок. Одесская область (Лобков, 2011)

Годы отлова	Плодовитость самок, эмбрионы	
	В материнском поселении перед выселением сусликов	В дочернем поселении на следующий год после вселения сусликов
1983–1984	$4,9 \pm 0,25$ $n = 24$	$6,2 \pm 0,46$ $n = 14$
1990–1991	$4,8 \pm 0,17$ $n = 22$	$6,4 \pm 0,54$ $n = 11$
1991–1992	$6,2 \pm 0,20$ $n = 39$	$6,6 \pm 0,35$ $n = 16$

Примечание. Различия в первых 2 поселениях оказались достоверными ($p < 0,01$), а в последнем недостоверными

Наблюдаемые у крапчатого суслика и других видов хронографические изменения морфологических признаков – такое же динамичное явление, как и величина выводков. Увеличившись у особей одного-двух поколений, они вскоре возвращаются к исходным значениям в следующих поколениях (Лобков, 1978а). Варьирование репродуктивного потенциала самок и других признаков могут быть обусловлены наследственными свойствами особей. Установлено, что до 30–50% эмбриональных потерь у водяной полевки определяется генетическими факторами (Евсиков, Мошкин, 1994). Гетерозиготные водяные полевки растут быстрее сравнительно с гомозиготными (Назарова, 1990). С. А. Абашкин (1974) обратил внимание на то, что такая особенность напоминает явление «гибридной силы» при гетерозисе. Эффект гетерозиса наиболее ярко про-

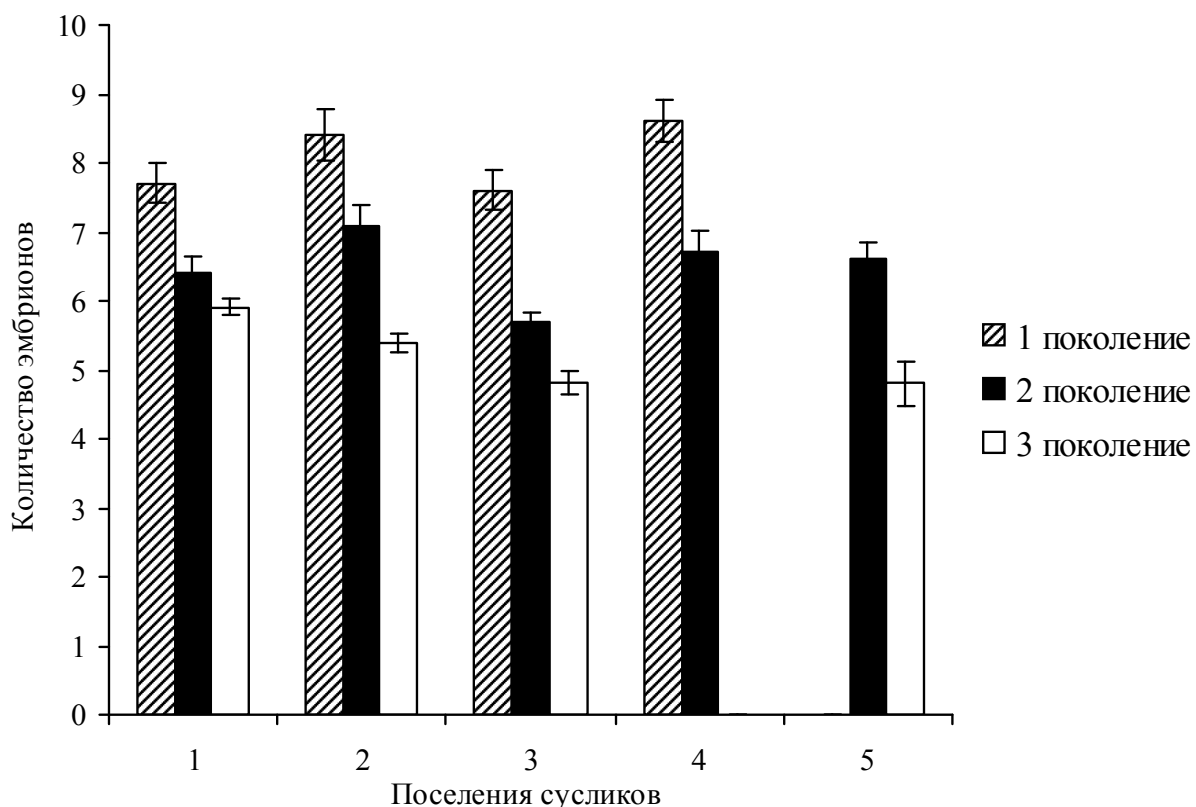


Рис. 6. Изменения средней плодовитости годовалых самок трех последовательно появляющихся поколений в первые годы образования поселения на полях люцерны. Поселения сусликов: 1 – «Новая Долина»; 2 – «Сычавка»; 3 – «Мизикевича»; 4 – «Мизикевича 1»; 5 – «Сычавка 1». Одесская область (Лобков, 2011)

является только в первом поколении в результате скрещивания неродственных родителей, а в последующих он быстро затухает. Аутбредные скрещивания наиболее вероятны при заселении новых территорий, где встречаются самцы и самки, ранее обитавшие в разных местах.

У домашних животных гетерозис проявляется только при скрещивании особей, принадлежащих к разным внутривидовым генетическим линиям, которые образуются в результате близкородственного разведения в нескольких поколениях. Возможность образования внутривидовых генетических линий у диких животных в природе у разных видов млекопитающих, подобных тем, которые создаются селекционерами, обусловлена их образом жизни и дальностью переселений от мест рождения.

Образ жизни и перемещения некоторых млекопитающих

Для насекомоядных млекопитающих характерна оседлость большей части особей, которые всю жизнь проводят в пределах индивидуальных участков, но отдельные индивиды выселяются на большие расстояния. В Томской области большинство землероек бурозубок отлавливались на тех же площадках, где они были помечены. Лишь 3 удалились на 150–200 м. Среднее расстояние между местами повторных поимок невелико и сходно у обыкновенной и малой (*S. minutus* L.) бурозубок (соответственно 68,1 и 69,7 м) и несколько меньше (52,6 м) у средней бурозубки (*S. caecutiens* L.) (Юдин, 1962). Среди белобрюхих белозубок (*Crocidura leucodon* Hermann) тоже обнаружены особи, длительно живущие на определенной территории, хотя для отдельных белозубок отмечены перемещения на расстояния от 1 до 2,5 км от места первой поимки (Щипанов, Олейниченко, 1993).

В течение жизни основная часть кротов (*Talpa europaea* L.) тоже оседла. После зимовки 4 взрослых крота отловлены на расстоянии 30–50 м от места кольцевания (Карулин, 1980). Отловы меченых кротов свидетельствуют о том, что летом значительная их часть обитает в радиусе до 100 м от места первой поимки, а дальние перемещения свойственны расселяющимся сеголеткам (табл. 14).

Оседлый образ жизни свойственный и европейскому ежу (*Erinaceus europaeus* L.). Мечением установлено, что 3 самки занимали свои индивидуальные участки 2 года, а другие 3 самки – 3 года. 2 самца использовали свой индивидуальный участок на протяжении 3 лет, а 3 самца – 2 года. При средней продолжительности жизни 2–3 года они занимали их практически всю жизнь (Кучерук, Карасева, 1980). Расстояние, пройденное мечеными ежами от места одной поимки до другой, составило менее 500 м для 75% встреченных ежей в Ярославской области, и для 45% в

Таблица 14

Расстояния, пройденные кротами между повторными отловами в Кировской области в 1964–1965 гг. (Карулин, 1980)

Пол и возраст	Кол-во особей	Расстояние, м			
		0–100	101–200	201–500	> 500
		Переместившиеся зверьки, %			
Сеголетки	67	34,3	15,0	31,3	19,4
Самки взрослые	34	52,9	26,5	11,8	8,8
Самцы взрослые	40	62,5	17,5	17,5	2,5
Всего:	141	46,8	18,4	22,7	12,1

Ставропольском крае. Наиболее подвижными оказались молодые ежи. Из 13 сеголеток 7 встречены далее 1 км, а максимальный переход составил 3 км (Кучерук, Карасева, 1980).

У американского зайца беляка подвижность в годы низкой численности невелика. 97% зайцев были отловлены повторно не далее 400 м от места мечения (O'Farrell, 1965; Meslow, Keith, 1968). Вероятно, низкая подвижность свойственна и европейскому беляку. Зайцы русаки (*Lepus europaeus* Pall.) в угодьях с хорошими кормовыми и защитными условиями живут оседло. Рожденные в неволе зайцы русаки, выпущенные на волю с радиопередатчиками, расселились в зоне до 1 км и наблюдались там же в течение 42 дней (Pepin, Cargnelutti, 1987).

Взрослым диким кроликам (*Oryctolagus cuniculus* L.) также присущ оседлый образ жизни. Радиопеленгациями особей с радиопередатчиками установлены их суточные перемещения не далее 1–1,3 км (Шулятьев, 2007). Выпущенные нами в незаселенные кроликами местообитания молодые особи оставались в месте выпуска до осени. Следы их жизнедеятельности (покопки, помет, тропы, следы на снегу) отмечались в радиусе 100–150 м от расположения жилых нор. Соседние территории, расположенные далее этого расстояния, не имели признаков посещения этими животными.

Основная масса малых сусликов ведёт оседлый образ жизни, лишь некоторые особи очень подвижны и способны посещать участки, далеко отстоящие от мест их постоянного обитания (Калабухов, Раевский, 1935; Кубанцев, 1955; Медзыховский, Маштаков, 1972). У длиннохвостого суслика доля дальних мигрантов относительно невелика. На расстояние 0,9–6 км от места рождения мигрируют лишь 3% молодых особей (Зонов, и др., 1988).

Взрослые крапчатые суслики в условиях достаточного обеспечения кормом и убежищами обычно ведут оседлый образ жизни. Весенние переселения взрослых особей на посевах люцерны мы изучали путём индивидуального мечения чёрной краской «урзол Д» особей, отловленных из открывшихся за 1–5 дней до отлова норвеснянок с последующей фиксацией их встреч на плане местности. Участки, где проводили мечение, были заселены с плотностью 100–150 ос./га. Установлено, что весной в период пробуждения сусликов от зимней спячки, гона и беременности самок, расселение осуществляется в основном в радиусе 50 м от зимовочных нор. Некоторые зверьки покидают их и поселяются в соседних пустующих норах или роют новые. Лишь отдельные особи уходят на более значительное расстояние от зимовочной норы (табл. 15).

Сурки, как и суслики тоже ведут оседлый образ жизни. Среди помеченных серых сурков на следующий год 70 % оказались в своих норах или переместились в пределах 300 м. Только единичные особи перекочевали далее 1 км (Кичатов, 1971). В другом районе

Дальность переселений индивидуально меченых крапчатых сусликов весной в поселениях на посевах люцерны (Любков, 1999)

Пол	Встречено повторно, особей	Количество особей, отловленных на разных расстояниях от зимовочной норы					
		0–50 м		51–100 м		101–300 м	
		ос.	%	ос.	%	ос.	%
Самцы	58	48	81,1	4	8,6	6	10,3
Самки	62	56	88,8	4	8,0	2	3,2

большинство помеченных серых сурков (61% от общего числа окольцованных) на протяжении 4 лет встречали повторно в радиусе до 100 м от места кольцевания (Бибииков, 1980). Как и сеголетки крапчатого суслика, неполовозрелые сурки в большинстве поселяются вблизи места рождения (табл. 16). И у степных сурков некоторые молодые остаются жить неподалеку от выводковой норы. Из 84 индивидуально помеченных годовиков на следующий год 37 обитали в радиусе 950 м от нее, а другие на периферии родительского участка (Машкин, 2007).

Имеющиеся данные по полуденной, гребенщиковой и монгольской (*M. unguiculatus* Milne-Edwards) песчанкам свидетельствуют об их относительной оседлости. На протяжении большей части года значительное количество зверьков живет в одних и тех же норах (Бурделов, 1980). Поскольку средняя продолжительность жизни песчанок составляет около года (Бурделов, 1980), можно считать, что некоторые особи всю жизнь проводят на одном месте. О высокой оседлости ондатр в дельте Амударьи в сезон размножения свидетельствуют данные В. В. Беляева (1972). С мая по ноябрь около 90% ондатр остается в непосредственной близости от места мечения (не далее 150 м). Наблюдением за распределением сеголе-

Дальность передвижений серых сурков разного пола и возраста по результатам мечения (Бибиков, 1980)

Пол и возраст сурков	Число особей	Расстояние от места мечения, м			
		0–100	101–300	301–1000	> 1000
		Доля переместившихся сурков, %			
Сеголетки	30	80	13,3	6,7	–
Полувзрослые	34	73,5	8,8	17,7	–
Самки размножавшиеся	48	75	20,8	4,2	–
Самки яловые	50	52	24	12	12
Самцы взрослые	110	50	30	18,2	1,8
Всего:	272	61	23	13	3

ток ондатр, пренатально помеченных остеотропным радионуклидом Ca^{45} , установлено, что осенью на семейных территориях обитали 223 (60,1%) меченые ондатры, т. е. родившиеся здесь, и только 148 были не мечеными, являющихся иммигрантами (Горшков, 2006). В пределах одних и тех же участков 80% ондатр оставались 2 года (Корсаков, 1980). По наблюдениям В. Ф. Сосина (1967) за мечеными ондатрами, они не часто переходят с озера на озеро, даже в том случае, если расстояние между ними измеряется десятками метров.

В сезон размножения взрослые особи рыжих полевков оседлы, а молодые первых выводков поселяются в пределах материнских участков (Никитина, 1980). В местах переживания неблагоприятных условий основная часть населения тоже остается оседлой (Шилова и др., 1958). Результаты мечения некоторых видов серых полевков (р. *Microtus*) разными способами также однозначно свидетельствуют об их оседлом образе жизни, особенно в сезон размножения. Даль-

ние перемещения (на сотни метров) в это время имеют место, но они достаточно редкие (Литвин, 1980). Большинство общественных полевок в целинной степи живет оседло (Золотухина, 1980).

Перемещения сибирских и копытных леммингов весной вызваны таянием снега и приводят к смене мест обитания. Но после подсыхания летних убежищ особи этих видов остаются в них до конца жизни (Чернявский, Ткачев, 1982). Водяные полевки в Волго-Ахтубинской пойме, переселившись из зимовочных станций на берега водоемов, в летний период тоже ведут преимущественно оседлый образ жизни (Пантелеев, 2010).

У лисицы установлена определенная привязанность к местам норения; до 57% повторных встреч приходится на добычу вблизи места кольцевания на расстоянии 1–6 км от него (Бакеев и др., 1980; Сапельников, 1999). У песцов половина особей тоже осталась в местах кольцевания, только около 10% отловлены на расстоянии более 100 км. При этом не исключен их возврат к месту рождения, если бы они остались живыми. Среди оседлых зверей, отловленных в местах кольцевания, были почти исключительно самки, а дальние мигранты оказались самцами. В отдельные периоды доля оседлых зверей возрастает. В 1960-е годы в Обском Севере в местах норения оставалось более 90% песцов (Бакеев и др., 1980). Среди соболей, обитающих на заповедных территориях, большинство особей отлавливались не далее 0,1–5 км от места мечения (Бакеев и др., 1980).

Большинство косуль регистрируются повторно в радиусе 1–3 км от места первой встречи и лишь некоторые уходят на 10–50 км. Так, в Норвегии из 24 помеченных взрослых косуль 17 (70,8%) оказались не далее 5 км от мест мечения, и лишь 7 (29,2%) – на расстоянии более 10 км от них (Тимофеева, 1985). Радиус осенне-зимних кочевок может превышать десятки километров у европейской и сотни километров у сибирской косуль, но весной животные возвращаются на свои летние участки. В период размножения самцы европейской и сибирской косуль занимают индивидуальную тер-

риторию от 2 до 200 га, на которой, как правило, остаются в течение жизни (Данилкин, 1999). Взрослые самки лося живут оседло в пределах сравнительно небольших участков обитания. Некоторая часть регулярно сезонно мигрирует с одних и тех же летних участков на зимние и обратно (Данилкин, 1999). Наиболее привязаны к своим участкам размножающиеся самки. В Московской области одна лосиха 3 года обитала на площади 500 га, другая на участке в 1400 га держалась 3,5 года, а еще одна добыта через год после мечения в том же месте (Перовский, 1980).

Особенности формирования родительских пар и типы спариваний у млекопитающих

Из вышесказанного следует, что у многих видов млекопитающих большинство особей ведет оседлый образ жизни. Остальные совершают далекие переселения. Для выяснения возможности родственных спариваний представляют интерес именно оседлые особи. Если основное количество сибсов и их родителей обитает по соседству, то это увеличивает вероятность формирования родительских пар из них.

Объединения нескольких особей, между которыми осуществляются спаривания, образуют *репродуктивные группы* – элементарные размножающиеся единицы пространственной группировки, состоящие из нескольких половозрелых самцов и самок и их потомства, обитающие совместно или по-соседству и обеспечивающие воспроизводство населения. От того, из кого они состоят и кем пополняются (родившимися в них особями или мигрантами) зависит вероятность в них того или иного типа спариваний (родственных или неродственных).

Зайцы русаки обычно заселяют угодья группами, состоящими из зайчат, родившихся в одном месте, хотя и в разное время (Лошкарев, 1977). Для даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pall.) исследованиями установлено, что совместно обитающие самки были род-

ственными (Руднева и др., 2011). У сусликов многих видов распространен групповой образ жизни. Чётко выраженная очаговость в распределении жилых нор отмечена у малого (Гладкина, 1954; Беляев, 1955; Кубанцев, 1955; Бутовский, 1960; Скалинов, Васильев, 1990), жёлтого, среднего, длиннохвостого и большого сусликов (Исмагилов, 1961; Слудский и др., 1969; Варшавский, 1988; Попов, Вержуцкий, 1988). Агрегации сусликов состоят из нескольких разнополых особей, которые образуют репродуктивную группу. У большого суслика количество взрослых особей в группах непостоянно и колеблется от 2 до 4, а соотношение самцов и самок составляет 1:2. У американских видов сусликов Ричардсона (*Spermophilus richardsoni* Sabine), калифорнийского (*Otospermophilus beecheyi* Rich.) и скалистого (*O. variegatus* Erxleben) репродуктивные группы образованы одним самцом и несколькими самками (Титов, 2001). Сходная организация групп и у длиннохвостого суслика. Они состоят из взрослых самок, одного или двух самцов и молодняка (Шилова и др., 1979).

В сформированном поселении живущие по соседству особи малого и крапчатого сусликов совместно используют часть территории, включая некоторые защитные норы и тропинки (Кубанцев, 1954; Иванов, 1958; Поляков, 1958; Лобков, 1978). Такому групповому образу жизни соответствуют и определенные взаимоотношения между особями, в том числе охрана групповой территории, препятствующая вселению чужих сусликов. Результаты группового мечения тетрациклином молодых крапчатых сусликов, начинающих выходить из выводковых нор, проведенного нами, показали, что некоторые особи остаются на площадках мечения до следующего сезона размножения (табл. 17). Их доля увеличивается с повышением плотности населения и формированием пространственно-этологической структуры. Наибольшее количество сеголеток, поселившихся вблизи места рождения отмечено в старом поселении сусликов, существовавшем не менее 10 лет. В радиусе 50 м от места рождения после расселения встречались 75% самцов и 82,4% самок, что установили индивидуальным мечением особей в выводках (Лобков, 1978).

**Встречаемость крапчатых сусликов на площадке мечения
после расселения из выводковых нор. Одесская область**

Наименование поселения	Сроки отлова	Учетные площадки		Отловлено особей:		Из них меченых тетрациклином	
		Площадь, га	Плотность, ос./га	самцов	самок	самцов	самок
«Мизикевича»	16–30.03 2003	1,0	9	3	6	0	2 (33)
«Люстдорф»	26–31.03 2005	0,7	29	13	7	0	3 (43)
– « –	03–31.03 2006	0,5	46	11	12	1 (9)	5 (42)
– « –	28.01-24.03 2007	0,25	120	16	14	7 (44)	6 (43)
– « –	30.06–6.07 2007	0,25	120	19	11	7 (37)	7 (64)
«Дальник»	01–24.04 1987	0,7	116	45	36	10 (22)	11 (31)
«Люстдорф 1»	03–31.03 2006	0,7	47	18	15	4 (22)	7 (47)
– « –	28.01–24.03 2007	0,25	248	29	33	11 (38)	19 (58)
«Сычавка»	01.08 1982	0,1	280	13	15	4 (31)	7 (47)

Примечание. В скобках – доля (в %) меченых зверьков среди отловленных на площадке особей того же пола

Спаривания, в основном, осуществляются между членами одной репродуктивной группы, т. к. отловленные нами спустя 3–5 дней после первого выхода из зимовочной норы после спячки самки крапчатого суслика уже имели заметные эмбрионы диаметром 2–3 мм. Можно предположить, что они спариваются в первые часы или дни после появления на поверхности земли. Наиболее вероятно, что пер-

выми обнаруживают их и спариваются с ними самцы, живущие поблизости, многие из которых, как свидетельствуют результаты мечения (см. выше), родились неподалеку и являются их близкими или дальними родственниками.

Колонии сурков, объединяющие несколько десятков и более семей, включают в себя преимущественно родственных особей (Бибиков, 1989). Семьи серых сурков нередко состоят из родителей и их разновозрастного потомства, которые зимуют вместе в одной норе. Так как часть сурков спаривается в норах до выхода на поверхность земли после зимней спячки, это приводит иногда к близкородственным спариваниям (Берендяев, Кулькова, 1965). Для ондатры характерно обитание семейными группами, в которые входят родители и молодые двух-трех выводков. Мечением установлено, что на участке, где не было промысла, пары ондатр часто образуются из зверьков этой же или двух соседних семей (Корсаков, 1980).

Молодые из первых выводков у рыжей и общественной полевок поселяются в пределах материнских участков (Золотухина, 1980; Никитина, 1980). Как сообщают Ю. М. Плюснин и В. И. Евсиков (1985) у водяной полевки репродуктивные группы весной состоят из 4–9 взрослых особей, а летом они пополняются сеголетками, которые могут быть членами одного выводка. «Квазимоногамные» семьи летом сменяются «квазиполигамными».

Львы (*Panthera leo* L.) живут группами – прайдами, которые состоят из родственных особей. Обмен самцами-производителями, если и происходит, то между соседними прайдами, где тоже обитают родственные им особи (Spong, 2001). Родственные спаривания, вероятно, происходят в стаях гиеновых собак, ядром которых являются коалиции родственных самцов 2–3 поколений (Панов, 1983). В потомстве такой стаи будут преобладать особи, происходящие от родителей, имеющих родственные связи, по крайней мере, по отцовской линии.

Самки благородных оленей остаются в пределах участка, где они родились и редко выселяются за его пределы даже при высо-

кой плотности населения (Albon et al., 1992). У лосей при низкой плотности населения большинство молодых самок также поселяются вблизи материнского участка (Данилкин, 1999). В репродуктивный период основу пространственной структуры популяций козули составляют «сложные семьи», состоящие из нескольких близкородственных самок и их потомства (Данилкин, 1999). Пополнение замкнутых группировок кабана идет путем включения в их состав прямых потомков самок, входящих в ядро семейных объединений (Майнхард, 1983).

Таким образом, в благоприятных условиях обитания в репродуктивных группах со временем накапливаются родственные особи. Частота спариваний между ними должна увеличиваться с ростом плотности населения, которая приводит к обострению территориальных отношений, чем осложняет передвижение и расселение молодых особей. В условиях повышенной плотности вселение молодых в соседние чужие группы затрудняется более сильной конкуренцией с их членами, чем с родственными особями. Высокая социальность взаимодействий родственников особей в условиях территориального дефицита в этом случае обеспечивает долговременное совместное обитание сибсов. При повышенной плотности населения в пределах выводковых участков поселялось от 52,7 до 81,5% сеголеток малого суслика (Солдатова, 1966). Молодые особи большого суслика в условиях повышенной плотности населения тоже чаще остаются рядом с родственными особями (Титов, 2003). В начальный период формирования поселения крапчатого суслика доля годовалых, меченых тетрациклином еще в выводках, весной меньше, чем в последующие годы, когда плотность населения возрастет свыше 100 ос./га (см. табл. 17).

Выводки больших песчанок в Узбекистане при высокой плотности не распадаются до весны. Более низкий уровень дисперсии песчанок из родительских групп в условиях высокой плотности населения объясняют повышенным «социальным давлением» со стороны особей из соседних групп. Поэтому к следующему сезону

размножения частота встреч родственных самок в составе группы выше, чем в годы депрессии (Роговин и др., 2003; Роговин, Мошкин, 2007). Расстояние, на которое удаляются от места рождения молодые рыжие полевки, обратно пропорционально плотности населения: при низкой – вблизи места рождения поселяется 18% молодых особей, то при высокой – 46% (Mazurkiewicz, Rajska, 1975). Сеголетки общественной полевки в период пика численности чаще поселяются поблизости от материнских нор (Шилова, Касаткин, 2000).

Некоторым млекопитающим свойственна полигамия. Гаремы самцов обычно насчитывают несколько самок. В результате размножения появляется потомство от разных самок, но родственное по отцу. Территории, где самки косуль выращивают детенышей, находятся в тесном соседстве или налагаются одна на другую, и, прежде всего, у близкородственных самок. Эти участки находятся в пределах территории одного самца, который спаривается с несколькими самками (Данилкин, 1999). Самцы лосей тоже спариваются с несколькими самками (Филонов, 1983). В гаремах пятнистых оленей насчитывают 3–7 самок, у северного оленя в группах до 10 особей встречается один самец (Данилкин, 1999). У сайгака один самец покрывает в день 2–3 самок, а за весь период гона – 10–15 (Данилкин, 2005). Порог численности самцов, при котором возможно нормальное воспроизводство, составляет всего 3,5%, т. е. на одного самца сайги в период гона может приходиться 36 самок (Букреева, Кравчук, 2006). На одном из лежбищ северного морского слона (*Mirounga angustirostris* Gill) 5 секачей оплодотворили 85% самок. Они участвовали в 123 из 144 спариваний (Le Voeuf, Peterson, 1969). У сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber) на о. Тюленьем в разгар спаривания на одного гаремного секача приходилось 18,8 самки (Кузин, 2011).

Количество самок, покрываемых одним самцом, увеличивается с повышением плотности населения. При ее низких значениях самцы лося покрывают лишь 1–2 самки, а при высоких – несколько

самок (Язан, 1972; Данилкин, 1999). У архаров (*Ovis ammon* L.) в гареме одного барана находится 1–2 самки при низкой плотности населения и 8–15 самок при высокой (Данилкин, 2005). У благородного оленя в разреженных популяциях с самцом держатся 1–2 самки, а в плотно населенных их количество нередко достигает 10–22 (Данилкин, 1999). В результате количество потомков, родственных по отцу у полигамных видов, увеличивается с ростом плотности населения. Поэтому на пике численности вероятность встречи и спариваний родственных особей наиболее высока.

Спаривание родственных особей подтверждены как наблюдениями в природе, так и в лабораторных условиях. У диких кроликов нет «инцест табу». Мы неоднократно наблюдали, что в условиях неволи успешно спариваются между собой и приносят нормальное потомство, как сибсы, так и родители с детьми. Узкочерепная полевка и полевка Брандта в виварии свободно размножаются в родственных парах (Ченцова, 1969; Зоренко, Капрале, 2003).

В Северо-Западном Причерноморье волки осенью и зимой ведут стайный образ жизни. Стая волков состоит из пары взрослых зверей, прибылых и переяркок. Одновременное половое созревание самцов и самок приводят к постоянному инбридингу. В семьях, где один из взрослых погиб, его заменяет один из переяркок. Молодые самки, достигшие половой зрелости, кроются как чужими самцами, так и братьями-однопометниками (Гурский, 1978).

Косвенно о спариваниях родственных особей у хищных млекопитающих свидетельствует высокая частота аномальных прикусов. При близкородственных спариваниях домашних собак у их потомства часто появляются аномальные прикусы, передающиеся по наследству. По черепам волков из 3 семей подтверждено, что неправильные прикусы наследуются и у волков. Прогения или «бульдожий» прикус обнаружен у 5,0% черепов волков, добытых в Украине (Гурский, 1970).

У лисицы неправильные прикусы в 1960-х гг. в Северо-Западном Причерноморье встречались реже, чем у волков. Так, прогения

была обнаружена только у одной лисицы из 226, что составляет всего 0,5% выборки (Гурский, 1970). В 1950-х годах в Украине уровень промысла лисиц удерживался на уровне 60% (Бакеев и др., 1980). Интенсивное изъятие лисиц из-за повышенного спроса на мех, приводило к разреживанию населения, что снижало вероятность родственного спаривания. На рубеже XX и XXI столетий спрос на пушнину снизился, и добыча лисицы охотниками резко сократилась. В 1990–2010 гг. их численность в Северо-Западном Причерноморье сохранялась высокой, а плотность существенно не разрежалась отстрелом как ранее в середине столетия. Выводки сохранялись в большей степени, что способствовало накоплению родственных особей. Учитывая благоприятные кормовые условия в регионе, обуславливающие оседлость лисиц, можно предположить увеличение частоты спариваний между родственными родителями в этот период. Это косвенно подтверждают наблюдения за частотой зубных аномалий. Из 960 черепов лисиц, добытых в 1995–2009 гг. в Одесской области мы обнаружили 31 череп (3,3%) с прогенией.

При благоприятном состоянии кормовой базы в оптимальных репродуктивных местообитаниях песцы образуют поселения с устойчивым составом населения, который пополняется потомками семей, образующих «ядро поселения». Родственные связи этих песцов прослежены фенетически (Овсянников, 1993).

Самцы косули в пределах своих участков обитания спариваются «с одними и теми же самками, причем нередко с дочерьми» (Данилкин, 1999, с. 119). При недостаточном количестве взрослых самцов дикого кабана в размножении участвуют сеголетки, сексуальными партнерами которых ввиду небольших размеров могут быть только сестры (Волох, 2014).

Из вышеизложенного следует, что в природе могут происходить инбредные спаривания, но частота их не изучена. Считают, что животные избегают тесного инбридинга путем этологических и других внутривидовых механизмов (охрана гаремов от молодых самцов, узнавание родственников, возрастной кросс, одновременное созре-

вание самцов и самок из одного выводка и т. д.) (Шилов, 1997). Преимущественная эмиграция самцов предотвращает инбридинг, возникающий при концентрации родственных особей (Шилов, 1991). Действительно, молодые самцы дикого кабана удалялись от места мечения на 8 км, а самки лишь на 2 км (Stubbe, 1987). Однако разница в расстояниях, на которые переселяются молодые суслики (самцы и самки) от выводковой норы менее существенна и нередко измеряется метрами. Самцы большого суслика расселяются на $23 \pm 2,4$ м ($n = 17$), а самки на $15,0 \pm 2,0$ м ($n=12$). Самцы крапчатого суслика уходят от выводковой норы на $12,45 \pm 1,98$ м ($n = 8$), а самки на $7,73 \pm 1,02$ м ($n = 9$) (Титов, 2003). Такие расстояния меньше радиуса брачной активности самцов, что не исключает спаривания между сибсами. Кроме того, на далекие расстояния выселяются не все самцы из выводка. Некоторые остаются вблизи места рождения и в случае гибели отца могут занять его место в репродукции и спариваться с оставшимися сестрами и матерью. То же относится и к другим полигамным видам. Самки оленя и косули остаются на участках обитания матерей, а самцы выселяются дальше, образуя стада холостяков, но после гибели отца его место наиболее вероятно может занять один из сыновей, до этого обитавший поблизости. Его потомки будут происходить от матери, сестер и дальних родственниц, входивших в гарем отца, т. е. будут в разной степени инбредными. То же наблюдается и у других видов млекопитающих, молодые самцы которых образуют отдельные группировки холостяков, но возвращаются в материнские группировки в случаях гибели своих отцов (Панов, 1983).

Препятствовать тесному инбридингу могут различные механизмы. Но они не действуют одинаково у всех видов. В лабораторных опытах установлено, что общественная полевка избегает спариваний с близкими родственниками, горийская полевка (*Microtus socialis goriensis*) лишь иногда приносит потомство в парах из родственных особей, а полевка Брандта (*Microtus brandti* Radde) сво-

бодно размножается в родственных парах (Зоренко, Капрале, 2003). Инбридинг в лаборатории является обычным явлением у узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) , но редко встречается у степной пеструшки (Ченцова, 1969).

Инбридинг у всех млекопитающих предотвращается высокой смертностью. Если из выводка остается одна особь, то она не может спариться с сибсами. Вероятность тесного инбридинга уменьшается. Смертность молодых особей до достижения половой зрелости велика. А. А. Лисицын и А. М. Карпушев (1954) установили, что во время спячки погибает 65,2% малых сусликов. М-Р.Д. Магомедов (1982) оценивает потери этого вида за время спячки в 50–60%, объясняя их недостаточными зимовочными запасами у отдельных зверьков. Е. С. Некрасов (1979) сообщает, что в зимы с глубоким промерзанием почвы (до 1,8 м) погибает до 83–90% больших сусликов, ушедших в спячку. В Польше максимальная гибель крапчатых сусликов за осенне-зимний период составила 63% от осенней численности (Surdasky, 1958). Смертность молодых в течение первого года жизни достигает у серых сурков 70%, красных сурков – 50% (Бибиков, 1978).

Гибель волков в первые полтора года до наступления половой зрелости составляет 60–80% (Наумов, 1967). Высока смертность молодняка (до 75–80%) у львов (Bertram, 1975). Смертность у парнокопытных на первом году жизни тоже высокая. В Польше в течение первого года жизни погибает 66% косулят, в Болгарии уже к октябрю гибнет 40%, в Румынии даже в местообитаниях с хорошим и кормовыми и защитными условиями к весне погибает 53% сеголеток, а с плохими – 75% (Тимофеева, 1985). На основании литературных данных А. А. Данилкин (2009) оценивает потери сеголеток косуль в размере от 20 до 90%.

Смертность молодых диких кабанов (*Sus scrofa* L.) также высока. В Джунгарском Алатау и в Украине до годовалого возраста доживают лишь 30 % сеголеток (Анненков, Литун, 1989; Волох, 1999). В Сибири и на Дальнем Востоке погибает в разные годы 60–

100%, в центральных и западных областях России – 40–60% поросят (Данилкин, 2009). Смертность молодняка сайги ежегодно достигает 50–80% (Данилкин, 2009). Расчетный уровень отхода сеголеток у лося в Европейской России колеблется от 58 до 67%, достигая местами 73%. Такой же уровень смертности лосей в Канаде и на Аляске (55–75%) (Данилкин, 2009). Гибель молодых особей до достижения репродуктивного возраста не только существенно нивелирует результаты размножения, но и уменьшает возможность близкородственных спариваний.

Этологические механизмы, препятствующие тесному инбридингу, могут не срабатывать, если животные лишены возможности выбирать себе неродственных партнеров из-за малочисленности особей своего вида. В этом случае они вынуждены или спариваться с родственниками, благодаря чему поддерживается численность пространственной группировки в следующих поколениях, или не размножаться и вымирать со временем от старости, что приводит ее к исчезновению. Поскольку многие виды млекопитающих сохраняются после глубоких депрессий численности, можно предположить, что хотя бы часть особей следуют первой стратегии. Н. Ю. Ченцова (1969) считает, что при глубокой депрессии численности при отсутствии неродственных производителей близкородственное размножение может играть положительную роль для выживания вида, обеспечивая продолжение рода.

Не следует относиться к инбридингу в природе, как к нежелательному и губительному для животных явлению. Действительно, инбредная депрессия ухудшает конституцию, уменьшает жизнеспособность особей, снижает плодовитость самок. В условиях эксперимента с домашними свиньями плодовитость самок снижалась в трех поколениях с 7,15 до 4,26 поросят, из которых до 2 месячного возраста дожили всего 26,6% (Mc Phee et al., 1931). Низкая выживаемость молодняка и высокая яловость как следствие инбридинга установлены у овец Я. Л. Глембоцким (1956). При изучении родственных скрещиваний среди трех десятков видов млекопитающих

установлено, что потомки от близкородственных пар: родители – дети и брат – сестра отличаются пониженной до 33% выживаемостью (Levin, 1989). Однако более продолжительные наблюдения показали, что после нескольких поколений родственного разведения неблагоприятные для организма последствия инбредной депрессии у особей последующих поколений не обнаруживаются. Считается, что все вредные для организма рецессивные гены, скрытые в гетерозиготном состоянии, проявляются, становясь доминантными, и отсеиваются отбором, а все животные становятся генетически однородными (Иванова, Кравченко, 1967). Многие породы домашних животных, выведенные путем инбридинга, успешно существуют длительное время. Поэтому в животноводстве и в природе инбридинг выполняет и положительную роль, выступая в роли очистителя генофонда от вредных генов.

При скрещивании близких родственников между собой теоретически теряется 25% гетерозиготности в каждом следующем поколении, о чем свидетельствует увеличение коэффициента инбридинга. В зоопарке биосферного заповедника «Аскания-Нова» группировки некоторых видов копытных (кафрский буйвол, антилопы, бизон, лошадь Пржевальского и др.) существуют десятки лет без обновления производителей. Коэффициент генеалогического сходства у многих из них достигает 97–100%. Кафрские буйволы даже при длительном близкородственном разведении способны производить жизнеспособное потомство (Коринец, 2011). У некоторых животных проявляются признаки инбредного вырождения, но численность сохраняется на одном уровне (Треус, Смаголь, 2001). Вероятно, в благоприятных условиях полувольного содержания и присмотра человеком сформировался баланс рождаемости и смертности, а экстраординарные факторы смертности нивелируются усилиями сотрудников питомников.

Высокий уровень смертности предотвращает массовый инбридинг. Но для образования генетической линии не обязательны близкородственные спаривания, которые у некоторых видов предот-

вращаются поведенческими реакциями и другими механизмами. Вероятно, в естественных условиях чаще имеет место отдаленный инбридинг, в результате спариваний не близких, а дальних родственников. Со временем при оседлом образе жизни должна происходить гомозиготация потомков, приводящая к формированию генетических линий в разных частях пространственных группировок. В. В. Белкин и С. В. Стафеев (2014) расчетами согласно статистике Райта доказали генетическую дифференциацию зайцев беляков из разных районов Карелии, как следствие их оседлого образа жизни и небольшого радиуса расселения.

Дифференциация генофонда пространственной группировки в благоприятных условиях обитания характерна для млекопитающих, интенсивно использующих территорию. Но для кочевых видов и видов с постоянными перегруппировками она представляется сомнительной. Некоторые млекопитающие ведут кочевой образ жизни (антилопы, зебры, северные олени), других вынуждают перемещаться по территории обстоятельства (например, частая смена сельскохозяйственных культур влияет на подвижность мышей и полевок в агробиоценозах). Постоянные перегруппировки населения обуславливают высокую генетическую разнокачественность особей. Однако и у таких видов иногда становится возможной временная дифференциация генофонда. Это случается при глубоком снижении численности, когда ареал фрагментируется, и небольшие группы разнополых особей оказываются пространственно изолированными друг от друга расстояниями, во много раз превышающими радиус их брачной активности. В таких случаях спаривание вынужденно осуществляется между особями, оказавшимися в изоляции от других возможных половых партнеров, независимо от степени родства, что приводит к обособлению генофонда в каждой такой изолированной группировке. В результате спариваний родственных особей после смены нескольких поколений формируется определенное кровное родство всех особей их составляющих. Наиболее быстро оно должно формироваться в случаях спаривания одного

самца с несколькими самками, быстрее в плотно населенных и медленнее в малонаселенных группировках, быстрее у видов, для которых обычны родственные спаривания, и медленнее у тех, у которых развито «инцест табу».

Для получения эффекта гетерозиса, выражающегося в повышении рождаемости, скорости роста или других свойств организма, зоотехники скрещивают представителей разных внутривидовых линий. В природе такие скрещивания возможны в определенных условиях, например, при массовых перемещениях млекопитающих.

Вынужденные далекие переселения взрослых и молодых особей случаются после разрушения мест обитания природными и антропогенными факторами (пожарами, наводнениями, лесоразработками, распашкой территории и др.) и при недостатке пищи. Они отмечены у зайцев беляков на фазе снижения численности на фоне острого дефицита зимних кормов (Лабутин, 1988). У зайцев русаков в степной зоне Причерноморья в XIX и первой половине XX столетия наблюдались массовые миграции с водоразделов в поймы рек в многоснежные годы, связанные с недостатком доступных кормов (Шершеневич, 1882; Корнеев, 1960).

Наряду с оседлым образом жизни, в прошлом периодически отмечались массовые переселения малого и, отчасти, крапчатого сусликов. Сообщалось, что они способны переплывать даже крупные реки (Черняев, 1857). Известны значительные перемещения некоторых краснощёких сусликов. Повторными отловами меченых особей установлено, что отдельные зверьки уходили за 5–50 вёрст от мест мечения, преодолевая при этом водные преграды (Зверев, 1929). Причиной массовых переселений сусликов разных видов считают недостаток сочных кормов в период засухи (Виноградов, 1914; Раль и др., 1933; Калабухов, 1935; Бируля, 1936; Шейкина, 1955).

Изъятие особей в процессе охоты, специального истребления или гибель от хищников и болезней разрушает сложившиеся или потенциальные родительские пары. Например, подвижность серых сурков увеличивается после разрежения их населения истребитель-

ными мероприятиями, нарушающими состав семей. Выжившие одиночные зверьки перемещаются, образуя скопления в наиболее благоприятных для жизни местах (Бибиков, 1967). Это приводит к смене сексуальных партнеров, которые могут принадлежать к разным генетическим линиям.

Влияние разных типов спаривания и условий раннего постнатального онтогенеза на репродуктивный потенциал самок

Смена преобладающего типа спариваний у млекопитающих происходит в результате катастрофических природных явлений, вызывающих массовую гибель населения и после истребительных мероприятий. На освобожденной территории начинаются перегруппировки уцелевших особей и приток мигрантов. Так, после обработки колоний ядами выжившие сурки продолжали жить поодиночке и только на третий год объединились в новые семьи. Объединение отдельных семей в колонии произошло еще позднее (Бибиков, 1988). Мечением установлено, что три взрослых самца серых сурков вселились в места скоплений, которые образовались на территории с искусственно разреженной ранее плотностью населения (Кичатов, 1971). Это дает основание предполагать, что в формировании новых репродуктивных групп на слабо заселенной территории принимают участие не только сохранившиеся после истребления местные особи, но и дальние мигранты. В восстановлении численности сурков участвуют семьи, состоящие из зверьков, ранее обитавших не только в разных репродуктивных группах, но и в разных пространственных группировках – колониях. Благодаря им, увеличивается частота неродственных спариваний. Вероятно, поэтому в новых семьях значительно возрастает воспроизводство за счет увеличения доли размножающихся самок и величины выводков (Бибиков, Поле, 1986).

Причина изменений рождаемости у хищных млекопитающих тоже связана с изменениями наследственных свойств особей в результате смены преобладающего типа спариваний. Низкая смертность при оседлом обитании способствует появлению потомства от родственных родителей. Вероятно, поэтому в период высокой численности волка в Восточной Европе в середине XX столетия средняя величина выводка была небольшой – 5 волчат (Рябов, 1988). Невысокая рождаемость не компенсировала интенсивное истребление, начавшееся после окончания Великой Отечественной войны, что привело к снижению поголовья. Снижению численности способствовало и накопление в популяции старых особей, что косвенно свидетельствует о низком воспроизводстве. Увеличение среднего возраста волков продолжалось до 1956 г. Именно в это время в коллекциях встречено 10 зверей в возрасте 11–15 лет (Смирнов, Корытин, 1985). Отмирание старых волков одновременно с пониженным приростом и низкой выживаемостью молодых обусловили снижение численности и ее временную стабилизацию на невысоком уровне.

С конца 1950 гг. в период низкой численности волка в СССР повсеместно регистрируются волко-собачьи гибриды (Гурский, 1975; Павлов, 1982; Рябов, 1985). Дефицит половых партнеров вынуждал волков спариваться с собаками. При этом у потомства увеличивались гетерозиготность и репродуктивный потенциал. Если у одичавших собак в Воронежской области средняя величина выводка составляла 5,4 щенка, то плодовитость гибридных самок – 6,7 волчат. Помеси, в отличие от чистокровных волков, приносили потомство уже в возрасте 8,5 месяцев и дважды в год (Рябов, 1985). Это способствовало повышению рождаемости у волко-собачьих гибридов в 1970–1980 гг. и сохранению волков, хотя и не чистокровных. С ростом численности и в результате поглотительного скрещивания происходило замещение гибридных особей настоящими волками, генотип которых оказывался разбавленным генами собак (Гурский, 1985). В Северо-Западном Причерноморье и сейчас среди добываемых волков встречаются особи с аномальной окраской (с пре-

обладанием рыжего или черного оттенков) и другими признаками гибридизации с собаками.

При разрежении населения в условиях интенсивного преследования человеком подвижность волков возрастает, и их перемещения на сотни километров составляют обычное явление (Бибииков, Филимонов, 1985). Родительские пары в этом случае образуются из неродственных особей, а у их потомков могут проявляться признаки репродуктивного гетерозиса.

Ранее свободные от волков юго-восточные регионы Украины были заселены волками, пришедшими, вероятно, из Северной Украины (Stronen et al., 2014). Вспышка численности волка в конце 1990 – начале 2000 гг. в Запорожской, Херсонской и Луганской областях могла быть вызвана интенсификацией воспроизводства у потомков этих вселенцев, происходящих из разных донорских пространственных группировок, что способствовало ускоренному восстановлению численности. В Северо-Западном Причерноморье в сохранившихся очагах обитания волков рост численности обеспечивался размножением плодовитых волко-собачьих гибридов, а в незаселенных волками местообитаниях – интенсивным размножением потомков пришлых зверей.

Периодические перегруппировки соболей происходят в периоды, неблагоприятные для их существования – в годы с недостатком кормов и после них (Абрамов, 1961). В Баргузинском заповеднике зверьки уходили на 60–100 км от места мечения (Бакеев и др., 1980). Причиной расселения также могут быть пожары, наводнения и другие катастрофические явления. Они одновременно снижают плотность населения и нарушают структуру пространственных группировок, что изменяет систему спариваний. В последующие годы на фазе восстановления популяций происходит появление высоко плодовитого потомства. Вероятно, поэтому в период увеличения численности соболя в формировании прироста популяции доля молодых самок превосходит долю взрослых и достигает 52,8%. На фазе снижения численности населения старые самки со-

храняют свой репродуктивный потенциал, а молодые прекращают размножаться (Ипполитов, 2009). Сходное явление отмечено у лисицы. Молодые, впервые рожающие самки, «... более «чутко» реагируют на изменение численности популяции, чем взрослые» (Корытин, 1983, с. 81). Родившись от неродственных родителей при низкой плотности населения, они, видимо, приобретают повышенную способность к воспроизводству сравнительно со своими родителями и увеличивают свой вклад в размножение популяции. И наоборот, появившись в переуплотненных группировках от родственных родителей, молодые самки не приступают к размножению, в то время как взрослые продолжают размножаться, реализуя свой высокий воспроизводственный потенциал, сформированный ранее в ходе онтогенеза на фазе роста численности при низкой плотности населения и преобладании неродственных спариваний.

Часто перегруппировки особей случаются в результате антропогенного преобразования среды обитания. Примером тому является выселение крапчатых сусликов после распашки старых посевов люцерны. В образующихся новых поселениях встречаются особи, ранее обитавшие в разных частях разрушенного поселения. Их потомков первых поколений отличает повышенная плодовитость и крупные размеры, которые можно объяснить проявлениями гетерозиса в результате спариваний сусликов из разных генетических линий, сформировавшихся в прежних поселениях. После появления второго – третьего поколений дифференциация генофонда в них, вероятно, оказывается достаточной для проявления репродуктивного и соматического гетерозиса у потомков родителей, происходящих из разных частей этого поселения, встретившихся на новом месте.

Для проверки этого предположения мы использовали экспериментальное создание поселений крапчатого суслика из неродственных особей. На участок естественной растительности площадью 4–5 га, используемый под выпас скота, с трех сторон окруженный болотистой местностью, а с четвертой – ограниченный с. Кoblevo, в конце августа 1980 г. выпустили 66 сеголетов крапчатого суслика из двух до-

норских поселений на целине (34 самца из одного и 32 самки из другого), поэтому в следующем году родительские пары образовывались из неродственных особей. Количество местных сусликов, обитавших на этом экспериментальном участке, не превышало 15 особей. Они представляли остатки вымирающего поселения. Благодаря старым нежилым норам, оставшимся от прежнего поселения, вселение новых сусликов прошло успешно. В 1981 г. их не отлавливали из-за невысокой численности. В 1982 г. и 1983 г. плодовитость самок, родившихся в созданном поселении, достигла высоких значений соответственно $6,5 \pm 0,63$ и $7,0 \pm 0,37$ эмбрионов (табл. 18). Донорские поселения к этому времени исчезли, вероятно, из-за недостаточного прироста.

Причиной увеличения плодовитости самок мы считаем их происхождение от родителей, обитавших в разных поселениях, обусловившее временное проявление репродуктивного гетерозиса. Это предположение подтверждает то, что последующие поколения самок имели низкую плодовитость, в результате чего общая численность сусликов в данном поселении сокращалась и к весне 1989 г. они исчезли.

В июне 1989 г. в нежилые норы, сохранившиеся в этом поселении, мы повторно выпустили 17 взрослых самок и 50 сеголеток. Их отловили в разных частях старого поселения на люцерновом поле (площадью 30 га), в котором плодовитость годовалых самок весной 1989 г. составляла $5,7 \pm 0,12$ эмбрионов ($n = 111$), а весной 1990 г. – $4,8 \pm 0,17$ эмбрионов ($n = 33$). Самки-основатели нового поселения относились к малоплодовитым поколениям, а особи разных полов, вероятно, были неродственными. В 1990 г. сусликов не отлавливали ввиду их малочисленности. Плодовитость годовалых самок, рожденных в новом поселении, в 1991 г. составила $7,8 \pm 0,52$ эмбрионов ($n = 11$). Плодовитость самок следующих поколений уменьшилась, численность сусликов ежегодно снижалась, и в 1996 г. они исчезли (см. табл. 18). И в этом поселении причиной временного увеличения плодовитости самок следует считать проявления реп-

Изменения показателей воспроизводства крапчатых сусликов в искусственно созданных поселениях на выгоне у с. Коблево, Одесская область (Лобков, 1999)

Сезоны размножения, прошедшие после выпуска сусликов-основателей	Кол-во самок	Количество эмбрионов на 1 размножающуюся самку ($X \pm s_x$)	Доля размножающихся самок, %
Поселение, основанное в 1980 г.			
Второй	13	$6,5 \pm 0,63$	100
Третий	17	$7,0 \pm 0,37$	100
Пятый	34	$6,1 \pm 0,35$	100
Шестой	36	$6,2 \pm 0,33$	97,3
Седьмой	13	$5,7 \pm 0,32$	72,7
Восьмой	6	$5,0 \pm 0,40$	46,2
Поселение, основанное в 1989 г.			
Второй	11	$7,8 \pm 0,52$	100
Третий	11	$6,6 \pm 0,34$	100
Пятый	10	$6,3 \pm 0,26$	100
Шестой	6	$4,5 \pm 1,18$	100

Различия между крайними показателями средней плодовитости самок в каждом поселении достоверны ($p < 0,05$).

родуктивного гетерозиса. Как и в первом поселении, увеличение плодовитости наблюдалось только в начале его образования, когда размножались самки, рожденные от неродственных особей-основателей, ранее обитавших в разных частях донорского поселения.

Иных причин, вызвавших изменения плодовитости, в обоих случаях мы не видим. Кормовая база в годы наблюдений была достаточной и одинаковой. Сусликами не было заселено все пригодное для их обитания пространство.

Аналогичным образом формируются пространственные группировки и у других видов млекопитающих, которые на фазе нарастания численности образуются в ходе заселения новых территорий. Особи-основатели малочисленны и, как правило, не родственны друг другу. Увеличение показателей размножения и размеров их потомков, которые отмечаются в этот период, могут являться проявлением «гибридной силы». Так как гетерозис затухает в последующих поколениях, то становится понятным и снижение воспроизводства еще на фазе увеличения численности до достижения ее пиковых значений. Оно не объяснимо тесным инбридингом, так как в начальной стадии образования пространственных группировок количество родственных особей в репродуктивных группах невелико, но объяснимо затуханием гетерозиса в следующих поколениях.

Важную роль происхождения самок от неродственных родителей в повышении их плодовитости в условиях низкой плотности населения подтверждают наблюдения за поселением на люцерновом поле у с. Мизикевича, с начала образования которого прошло 4 года, а плотность зимовочных нор в 1976 г. местами доходила до 300 ос./га. Продолжительное существование в благоприятных условиях способствовало накоплению родственных особей в репродуктивных группах. В период массового рождения молодых в апреле 1976 г. сусликов истребляли отравленными приманками. Уцелевшие самки, среди которых годовалые имели по $6,4 \pm 0,16$ эмбрионов ($n = 64$), успешно выкормили потомство. Оно происходило, в основном, от родственных родителей, накопленных в репродуктивных группах за несколько лет, и после рождения в мае – июне 1976 г. развивалось в условиях низкой плотности и нарушенной пространственно-этологической структуры населения. В следующем 1977 г. плодовитость самок этого поколения не увеличилась и составила $6,4 \pm 0,32$ эмбрионов ($n = 25$). В июле того же

1976 г. половину посевов люцерны вспахали, и обитавшие там суслики переселились на оставшуюся нетронутой часть поля, где смешались с местными особями. В апреле следующего 1977 г. снова провели их истребление. Особи из сохранившихся выводков опять развивались в условиях разреженного обитания при плотности 5–10 ос./га. Но происходили они преимущественно от неродственных родителей, ранее обитавших в разных частях поселения, что обусловило их генетическую разнокачественность. В 1978 г. плодовитость годовалых самок составила $7,4 \pm 0,4$ эмбрионов ($n = 17$) и была достоверно выше ($p < 0,05$), чем у самок предшествующего поколения (Лобков, 1983). Одинаково низкая плотность населения при разрушенной пространственной структуре в период постнатального онтогенеза молодых самок в первом и во втором случаях по-разному сказалась на их плодовитости. Те самки, чьи родители обитали в давно сформированных репродуктивных группах и были, вероятно, связаны в той или иной степени кровным родством, несмотря на разреженное обитание, сохранили прежний невысокий репродуктивный потенциал, а рожденные от перегруппировавшихся, и поэтому неродственных родителей в тех же условиях раннего постнатального онтогенеза, его увеличили.

Для эффекта гетерозиса важно не только происхождение родителей, но и специфические условия, при которых он проявляется. Таковыми в естественных местах обитания могут выступать низкая плотность населения и еще не сформированная или разрушенная пространственная структура. При высокой плотности населения у самок, происходивших от неродственных родителей, повышенная плодовитость не наблюдалась. Так, в 1996 г. поселение крапчатых сусликов «Червоный хутор» находилось на заключительной стадии своего формирования (плотность достигала 150 ос./га, средняя плодовитость самок $6,6 \pm 0,18$ эмбрионов, $n = 22$). Оно располагалось на люцерновом поле, которое было вспахано в июле 1996 г. в период залегания сусликов в спячку. Некоторые, еще не залегшие в спячку особи, переселились на смежные участки соседнего поля, засеян-

ного люцерной весной того же года. В результате 100-метровая полоса посева, примыкающая к вспаханному полю, в конце августа 1996 г. оказалась плотно заселенной сусликами (100–150 ос./га). Суслики, родившиеся в 1997 г. на новом месте, происходили от явно неродственных родителей, мигрировавших из разных частей вспаханного поля. Несмотря на это, их плодовитость в 1998 г. оказалась невысокой ($5,4 \pm 0,24$ эмбрионов, $n = 21$) (рис. 7).



Рис. 7. Изменение средней плодовитости годовалых самок крапчатого суслика до и после перегруппировок населения в 1996 и 1997 гг. в условиях разной плотности населения. 1 – поселение «Червоный хутор»; 2 – поселение «Червоный хутор 1». Одесская область. Количество самок в пробах: 10 – 25 особей.

Примечание. В 2001–2003 гг. в поселении «Червоный хутор 1» сусликов не отлавливали.

В другом изученном нами поселении «Червоный хутор 1» летом 1997 г. суслики тоже были вытеснены вспашкой на смежный участок люцернового поля, который заселили с плотностью 150–200 ос./га. Плодовитость их годовалых потомков, родившихся в сразу сформировавшихся репродуктивных группах и тоже происходивших от неродственных родителей, осталась на таком же низком уровне, как в 1997 г. ($5,8 \pm 0,16$ эмбрионов, $n = 21$), и составляла соответственно в 1998 г. – $6,1 \pm 0,33$ ($n = 12$) и в 1999 г. – $5,6 \pm 0,32$ ($n = 18$) эмбрионов (см. рис. 7). Годовалые самки, происходившие от неродственных родителей в поселениях «Червоный хутор» и Червоный хутор 1», развивались при повышенной плотности населения в сформированных репродуктивных группах. При очень низкой плотности населения последние долго не могут образоваться, так как для этого просто не хватает особей. При массовом заселении территории сусликами распределение пространства между ними и образование репродуктивных групп, состоящих из многих особей, происходят сразу. Внутривидовые отношения, выраженные в формах конкуренции за убежища, иерархии и агрессии между особями – наиболее вероятная причина того, что репродуктивный гетерозис у годовалых самок, происходящих в основном от неродственных родителей, не проявился. Условия развития в раннем постнатальном онтогенезе в плотно населенных репродуктивных группах, вероятно, блокируют проявления гетерозиса у аутбредных самок.

К 1999 г. из-за невысокого прироста населения и естественной элиминации сусликов старших возрастных групп плотность особей в первом поселении «Червоный хутор» понизилась до 10–15 ос./га. Средняя величина выводков хотя и достоверно увеличилась до $6,4 \pm 0,22$ эмбрионов ($n = 13$, $p < 0,01$), но так и не достигла максимальных значений ($7,5 \pm 0,32$ эмбрионов, $n = 10$), отмеченных в материнском поселении в 1995 г. (см. рис. 7). И только в 2001 и 2002 гг. после очередной перегруппировки сусликов в результате распашки половины поля и сокращения плотности населения до 5–10 ос./га

вследствие вымирания старых особей и невысоких приростов она увеличилась у годовалых самок почти до значений 1995 г.

В поселении «Червоный хутор 1» численность сусликов также сокращалась, но отловы в 2001–2003 гг. не проводили. В 2004 г. при плотности 3–5 ос./га плодовитость годовалых самок составила $7,8 \pm 0,6$ эмбрионов ($n = 9$) (см. рис. 7).

В обоих поселениях («Червоный хутор» и «Червоный хутор 1») увеличение плодовитости самок произошло в поколениях, родившихся после вымирания большинства состарившихся сусликов в условиях разрушившейся пространственно-этологической структуры и вынужденных в связи с этим перегруппировок оставшихся особей.

Причинами изменений показателей воспроизводства, морфологических и физиологических признаков является происхождение особей и условия развития в раннем постнатальном онтогенезе. В благоприятных условиях обитания ходе цикла численности млекопитающие проходят фазы обособленного существования в отдельных репродуктивных группах, которые в периоды ее депрессий оказываются пространственно изолированными от соседних. Вероятность спариваний между близкими родственниками в них повышается. Родственные спаривания обуславливают дифференциацию генофонда в пределах пространственных группировок. Последующие перегруппировки особей и рождение ими потомства увеличивают разнокачественность населения и могут вызывать проявления репродуктивного гетерозиса, но лишь в условиях низкой плотности населения и несформированной пространственно-этологической структуры.

ГЛАВА 4

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ РОЖДАЕМОСТИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Численность изолированных пространственных группировок млекопитающих определяется балансом рождаемости и смертности. Воспроизводство населения первично по отношению к его убыли, т. к. чтобы погибнуть, особи должны прежде появиться на свет. Поэтому среди причин изменений численности млекопитающих одной из главных являются колебания годовых приростов, вызываемые внешними и внутривидовыми факторами.

Внешние факторы регулируют численность как непосредственно, так и опосредовано, включая специальные *внутривидовые механизмы*, представляющие способы реализации изменений пространственной структуры, внутривидовых отношений и плотности населения в физиологические процессы, регулирующие размножение и смертность. Они могут быть видоспецифическими, т. е. основанными на особенностях биологии конкретных видов и, наоборот, неспецифическими, основанными на общих для всех видов законах природы. К последним относятся законы передачи наследственной информации, сформировавшиеся в ходе длительной эволюции. Логично предположить, что общие для всех видов явления инбредной депрессии и гетерозиса сохранились благодаря тому, что выполняют определенную роль в функционировании популяций. Эта роль заключается в том, что родственные спаривания в течение нескольких поколений обуславливают дифференциацию генофонда в пространственных группировках млекопитающих. Скрещивание особей из разных частей таких группировок приводит к появлению аутбредного потомства, у которого в определенных условиях проявляется гетерозис. В пользу этого предположения свидетельствует разнокачественность особей, рожденных на

разных фазах изменения численности, на которых преобладающими являются то инбредные, то аутбредные спаривания. Исходя из этого, наряду с различными видоспецифическими внутрипопуляционными механизмами регулирования численности, основанными на физиологических эффектах стресса, на изменениях генетических стереотипов поведения и другими, население млекопитающих должны контролировать и неспецифические механизмы регулирования рождаемости, основанные на общих закономерностях передачи генетической информации и общие для всех млекопитающих. Их можно обнаружить у видов разных систематических групп в ходе исследования динамики численности населения.

Особенности проявления внутрипопуляционных механизмов регулирования рождаемости

Включение механизма увеличения рождаемости является популяционным ответом на масштабные внешние воздействия, которые приводят к нарушению пространственно-этологической структуры, сокращениям и перегруппировкам населения, после которых появляется особо плодовитое и крупное потомство. Его включение происходит автоматически в следующих поколениях, формированием и последующей стабилизацией пространственно-этологической структуры со всеми вытекающими из этого состояния последствиями (понижением репродуктивного потенциала у новых поколений самок и уменьшением размеров особей этих поколений). Поэтому эффект увеличения рождаемости уникален. Он наблюдается только на ранней стадии образования пространственных группировок, когда население невелико, а его распределение случайное.

В условиях структурированного обитания с высокой плотностью населения проявления гетерозиса подавляются, даже у потомков неродственных родителей, что подтверждается приведенными выше наблюдениями за плотно населенными поселениями крапчатого суслика. Высокая плотность обитания блокирует проявления

гетерозиса только у некоторых грызунов, а у других видов, для которых скопления не характерны, он проявляется всегда. Хищные и парнокопытные обычно распределены в пространстве так, что молодые особи в период раннего онтогенеза обычно не конкурируют и не контактируют со сверстниками из других выводков и чужими взрослыми особями.

Включение механизма уменьшения рождаемости осуществляется завершением формирования пространственно-этологической структуры и повышением плотности населения, в результате чего появляются самки с невысоким репродуктивным потенциалом, без выраженных проявлений репродуктивного гетерозиса. Обычно оно начинается еще перед пиком численности и рожденные в это время особи уже не имеют тех крупных размеров и повышенного репродуктивного потенциала, которые были свойственны их родителям.

На фазе уменьшения численности у разных видов млекопитающих отмечается подавленное размножение, причем у особей не одного, а нескольких поколений. Считают, что существование самок на этой фазе имеет долговременные вредные последствия в отношении свойств двух последующих генераций (Mihok, Boonstra, 1992). Об ослаблении репродуктивных функций у самок нескольких поколений пенсильванских полевок, живущих на спаде численности, пишут Д. Девис и Д. Кристиан (1976).

При снижении численности происходит фрагментация сплошного ареала на отдельные пространственные группировки, связь между которыми ослабляется. Так, в период высокой численности косуль в степном Причерноморье (1978–1992 гг.) ближайшие очаги их обитания располагались на расстоянии $8,0 \pm 0,51$ км (3,1–14,8 км), а после ее сокращения оно увеличилось в 2003 г. до $12,6 \pm 1,65$ (5,2–39,1 км). У кабана в том же регионе этот показатель изменился соответственно с $11,1 \pm 1,15$ км (3,1–24,3 км) в 1978–1992 гг. до $51,3 \pm 3,61$ км (21–105,0 км) в 2002 г. (Волох, 2014). Колебания численности лося в прошлом приводили к фрагментации заселенной им территории в Западной Сибири (Москвитина и др., 2011). В периоды депрессий

численности популяция водяной полевки в Северной Барабе распадается на мелкие изолированные группы (Ковалева и др., 2011). При сокращении численности нарушаются связи между особями и в пределах одной пространственной группировки, но, несмотря на это, длительно сохраняются отдельные репродуктивные группы. Установлено, что снижение численности мало влияет на социальную организацию таких групп у водяной полевки (Плюснин, Евсиков, 1985). Родительские пары образуются преимущественно из особей, принадлежащих к одной и той же репродуктивной группе, плотность населения которой уменьшается, но ее пространственная структура и родственные связи между особями остаются прежними. Последствиями размножения в таких условиях являются ослабление репродуктивных функций и ухудшение физического состояния потомков, которые могут объясняться и проявлением инбредной депрессии.

Из-за более низкого репродуктивного потенциала на фазе снижения численности самки вносят меньший вклад в воспроизводство сравнительно с самками, рожденными на фазе роста численности. Своим существованием взрослые особи поддерживают пространственно-этологическую структуру, препятствуя перегруппировкам населения. После их вымирания от старости, вследствие элиминации природными или антропогенными факторами разрушаются сложившиеся внутривидовые отношения и пространственная структура группировок. Единичные особи, сохраняющиеся в вымирающих репродуктивных группах, вынуждены совершать дальние переселения в поисках партнеров для размножения из других таких групп. Создаются условия для аутбредных спариваний. У потомства проявляется репродуктивный гетерозис, и численность начинает восстанавливаться путем повышения рождаемости.

Элементарной структурно-функциональной единицей, обеспечивающей воспроизводство населения млекопитающих, является репродуктивная группа. Образование репродуктивных групп происходит при заселении животными новых территорий в резуль-

тате расширения ареалов, после депрессии численности, истребительных мероприятий, вытеснения из мест прежнего обитания. Они недолговечны и распадаются вследствие дисперсии их членов в пространстве из-за дефицита кормов, изменения местообитаний или их гибели от погодных аномалий (морозов, наводнений), врагов, болезней и пр.

Репродуктивные группы являются той элементарной структурной единицей популяции, где срабатывает механизм регуляции рождаемости, увеличивая или сокращая воспроизводство населения. В благоприятные для существования животных периоды судьба конкретных репродуктивных групп зависит от биотопических и других условий их обитания. В одних увеличивается смертность из-за недостаточности укрытий, и они вскоре вымирают, другие зависят от сезонности обеспечения пищей и распадаются при истощении кормовой базы, третьи образуются заново внутрипопуляционными мигрантами на освободившихся территориях. В результате длительно существующие пространственные группировки млекопитающих могут оказаться представленными разновозрастными репродуктивными группами с разнонаправленным ходом воспроизводства. Сокращение рождаемости в одних репродуктивных группах компенсируется ее увеличением в других. Для таких пространственных группировок характерна относительно стабильная численность.

Синхронизировать увеличение воспроизводства во всех репродуктивных группах одновременно могут внешние или внутрипопуляционные факторы. Вымирания населения от голода, погодных условий, физическое истребление и другие негативные факторы приводят к одновременному разрушению всех репродуктивных групп, независимо от тех стадий, на которых они находятся (на стадиях образования или распада), вынуждая уцелевших особей объединяться в новые группы. Механизм увеличения рождаемости включается одновременно во всех заново образующихся репродуктивных группах, что обеспечивает нарастание общей численности. Чем

на большую территорию распространяются указанные воздействия, тем на больших пространствах увеличивается численность животных.

Массовые размножения водяной полевки, ондатры, зайца беляка в Западной Сибири охватывают территории целых административных районов (Абашкин, 1974; Пантелеев, 2010). Их вызывают природные многолетние циклы колебания уровня воды в озерных котловинах. Во влажные периоды уменьшается численность зайцев беляков из-за сокращения пригодных биотопов, в сухие – сокращаются места обитания для ондатры и водяной полевки, и они в массе погибают. Лишь немногие особи сохраняются в местах переживания неблагоприятных условий, где, размножаясь, обуславливают дифференциацию генофонда на отдельные генетические линии. На противоположной фазе цикла обводненности территории, когда на обширных пространствах образуются благоприятные для жизни места обитания, животные расселяются. Происходит смешение особей из разных участков их временного существования и образуется множество репродуктивных групп, состоящих из неродственных особей, аутбредные потомки которых вследствие интенсивного воспроизводства создают эффект массового размножения.

Другим примером синхронизации процессов воспроизводства на значительных пространствах являются массовые размножения мелких грызунов. Фактором, одновременно включающим механизм увеличения рождаемости во всех репродуктивных группах на огромных пространствах, выступают аномальные погодные явления. Массовому размножению обыкновенной полевки в 2004 г. в Украине предшествовало масштабное вымирание этих грызунов от морозов, охвативших эти территории в бесснежный период в декабре 2002 г. Немногие особи сохранились в станциях переживания на неудобьях в лесонасаждениях, стогах соломы и прочих местах. В 2003 г. численность грызунов была низкой. В это время происходило их размножение в сформировавшихся из уцелевших особей репродуктивных группах и дифференциация генофонда в каждой из них, благодаря скрещиванию родственных особей в нескольких поколениях. Этот процесс

происходил одинаково во всех репродуктивных группах, расположенных на огромных пространствах, охваченных зимней непогодой. К следующему 2004 г. вследствие недостатка кормов весной в местах обитания изолированных репродуктивных групп из-за увеличения плотности населения началось выселение полевков на посевы зерновых, где встречались особи из разных генетических линий. Они массово образовывали новые репродуктивные группы из неродственных родителей. Поэтому первые поколения, рожденные весной 2004 г, оказались аутбредными и, вероятно, с повышенной плодовитостью самок, т. к. их размножение в последующий период обусловило вспышку численности, охватившую территории, на которых грызуны вымерли в 2002 г.

Экологические последствия выключения внутрипопуляционного механизма увеличения рождаемости

Повышению рождаемости млекопитающих предшествуют масштабные обмены особями между разными репродуктивными группами и пространственными группировками, которые происходят при перемещениях животных, вызванных недостатком кормов, вытеснением их из мест обитания распашкой целины, вырубкой лесов, разрежением плотности населения вследствие массовой гибели и др. В результате увеличивается не только разнокачественность потомков, но и репродуктивный потенциал самок. Поэтому численность животных и их ареалы после катастрофических воздействий обычно восстанавливаются со временем.

Изменение условий существования вследствие изменений климата происходят постепенно. Благодаря различиям местообитаний, заселенных особями того или иного вида, внешние воздействия не вызывают повсеместного вымирания населения, а сначала приводят к фрагментации ареалов. Если расстояние между пространственными группировками в ходе сокращения численности популяций

оказывается больше дистанции возможных перемещений особей, то далее они продолжают существовать в полной изоляции, аналогичной островным пространственным группировкам. В отсутствии миграционного обмена с другими группировками численность изменяется при нарушениях баланса рождаемости и смертности.

Причины смертности подразделяются на обычные и экстраординарные. К первым относятся смертность от причин, связанных с возрастными изменениями организма, гибель от хищников и др. Все они для конкретных пространственных группировок обуславливают **нормальную** величину смертности, адекватную величине рождаемости. Ко вторым относятся эпизодические экстраординарные воздействия, вызывающие **дополнительную** массовую гибель животных (эпизоотии, аномальные погодные явления, истребительные мероприятия и др.), которые через некоторое время прекращаются. После них остаются только обычные факторы. Дополнительная смертность исключается, но прежняя (нормальная) сохраняет свою относительную величину. При балансе рождаемости и смертности, свойственном группировкам со стабильной численностью, исходная численность восстановиться не может, так как прирост соответствует убыли населения. Поэтому для компенсации дополнительных потерь населения должно произойти временное превышение рождаемости над смертностью, что обеспечивается включением соответствующего внутривидового механизма.

Но иногда такого увеличения рождаемости не происходит. Это случается в длительно изолированных пространственных группировках млекопитающих. В первые годы после их образования преобладают спаривания между особями-соседями, состоящими в той либо иной степени родства, в результате чего происходит дифференциация генофонда в их разных частях. Вблизи места рождения обычно остается 2/3 молодых особей (см. выше), но остальные расселяются на более далекие расстояния.

Групповым мечением тетрациклином молодых крапчатых сусликов в период начала их выхода из выводковых нор нами было

установлено, что наряду с филопатричными особями встречались сеголетки, которые поселялись далеко за пределами учетных площадок (табл. 19). Именно они пополняли другие репродуктивные группировки или объединялись в новые (Лобков, 1999).

Таблица 19

Дальность расселения сеголеток крапчатого суслика в поселениях на полях люцерны по данным группового мечения тетрациклином. 1986–1987 гг., Одесская область (Лобков, 1999)

Пол	Отловлено повторно, особей	Количество особей, отловленных на разных расстояниях от площадки мечения					
		0 – 50 м		50 – 100 м		100 – 300 м	
		ос.	%	ос.	%	ос.	%
Самцы	26	15	57,7	7	26,9	4	15,4
Самки	49	21	42,9	6	12,2	22	44,9

Если стабильное существование населения продолжается долго, то обмен этими дальними мигрантами между разными частями пространственной группировки становится существенным для перемешивания генофонда, несмотря на менее значительное их количество сравнительно с оседлыми особями. В результате после смены многих поколений дифференциация генофонда в разных частях пространственных группировок постепенно сменяется его гомогенизацией. Все особи оказываются сходными по наследственным качествам, и скрещивание их между собой даже после вынужденных перегруппировок населения не влечет возникновения генетических эффектов, приводящих к повышению у них рождаемости и жизнеспособности особей, что наблюдаются только при скрещивании животных с различающимися генотипами. Чем меньше количество осо-

бей, составляющих такую группировку, тем скорее ее генофонд становится однородным. Внутрипопуляционный механизм увеличения рождаемости не может быть задействован для увеличения численности, потому что все особи принадлежат не к разным, а к одной генетической линии. Длительно изолированные пространственные группировки наиболее чувствительны к экстраординарным факторам смертности, так как элиминация приводит к сокращению общей численности, которая больше не восстанавливается из-за невозможности увеличения рождаемости (рис. 8).

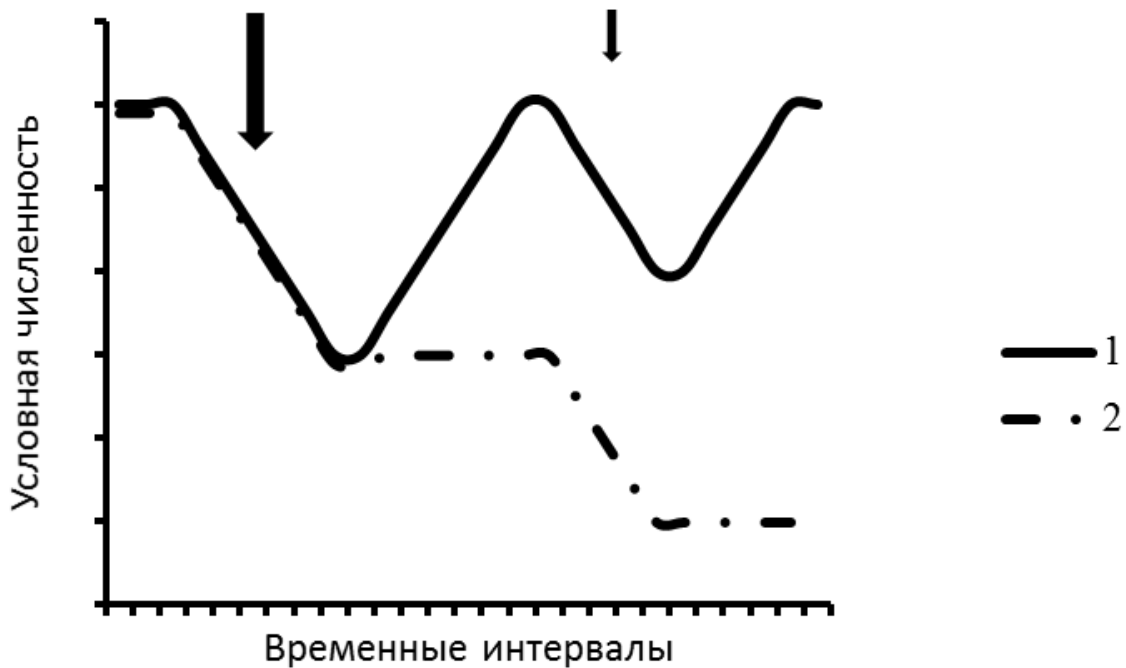


Рис. 8. Схема изменения численности населения пространственной группировки в течение длительного периода со сменой многих поколений особей после временных экстраординарных губительных воздействий (показаны стрелками) в результате включения неспецифического внутрипопуляционного механизма увеличения рождаемости (1) и при отключенном неспецифическом внутрипопуляционном механизме увеличения рождаемости (2)

Поэтому в островных популяциях полевок циклические изменения численности не обнаруживаются, в то время как у материковых популяций тех же видов численность изменяется циклически (Шилов, 1998). Для островных популяций характерен стабильный тип динамики численности с небольшой амплитудой колебаний, не более чем двукратной, и очень низкий уровень рождаемости (Шефтель, 2007).

Снижение численности популяций и повышение вероятности инбридинга сопровождаются увеличением гомозиготности, снижением уровня иммунного ответа и повышением восприимчивости к заболеваниям (Найденко, 2011), что еще больше увеличивает элиминацию населения от неблагоприятных воздействий. Если влияние неблагоприятных факторов продолжительно или они вызывают массовую гибель особей, то такие группировки со временем полностью вымирают.

Примером утраты способности к восстановлению численности путем повышения рождаемости, на наш взгляд, служит история изолированной популяции песца острова Медный, плотность населения которого до 1970-х годов была исключительно высокой. Из-за эпизоотии численность ее резко сократилась. В течение последующих десятилетий после смены более чем 10 поколений плотность населения не превышала 10–15% предыдущей. Размножение все эти годы было подавленным, а величина выводков не увеличилась, что и служило препятствием к восстановлению численности (Гольцман, 2007). Последующие исследования этой популяции показали, что продолжительная изоляция привела к снижению генетического полиморфизма еще до последнего снижения численности (Плошница, и др., 2011).

Полагаем, что генофонд данной небольшой популяции в результате длительной островной изоляции стал гомогенным в результате дрейфа генов, а все особи оказались генетически однородными. Поэтому и не происходит увеличение репродуктивного потенциала у потомков, уцелевших после эпизоотии песцов, после неиз-

бежных перегруппировок из-за нарушения пространственно-этологической структуры в результате их массового вымирания. Даже аутбредные скрещивания не приводят к репродуктивному гетерозису вследствие сформировавшейся однородности генотипов всех особей данной пространственной группировки.

Если в результате сокращения ареала вид оказывается представленным только одной пространственной группировкой, в результате указанных процессов не способной к восстановлению численности путем повышения рождаемости, то он обречен на исчезновение из природы. Неважно, будут ли губительные факторы природными или антропогенными. Любая дополнительная элиминация будет представлять угрозу его существованию. В доисторические времена она обуславливалась естественными факторами, а в последние столетия их иногда дополняли антропогенные воздействия. Вымирание отдельных видов является следствием генетических процессов в длительно существующих замкнутых группировках с последующим исключением неспецифического механизма увеличения рождаемости, что делает невозможным восстановление их численности после случайных экстраординарных элиминирующих воздействий.

Снижение генетического разнообразия и выключение механизма увеличения рождаемости, вероятно, предшествовало вымиранию некоторых видов или сокращению численности редких ныне видов млекопитающих. Подтверждением сказанного могут служить исследования, проведенные по сусликам Поволжья. Количество поселений крапчатого, желтого и большого сусликов быстро сокращается, что связано с фрагментацией ареалов и уменьшением генетического разнообразия. Анализ аллельного разнообразия правобережных популяций большого суслика выявил их повышенную клональность и уязвимость вследствие генетической однородности (Титов и др., 2009).

Одной из основных причин деградации дикой популяции бело-вежских зубров явилась низкая рождаемость (Буневич, 1999). Обеднение генофонда зубра – причина низкой жизнеспособности и современного медленного восстановления его численности (Сипко и др., 1999).

Однако одомашненные формы редких и вымерших видов служат примером высокой выживаемости и приспособляемости. Дикая лошадь Пржевальского (*Equus ferus przewalski* Poliakov) исчезла из природы, а одичавшие домашние лошади – мустанги успешно существуют в прериях Америки. Предок домашнего скота – тур (*Bos primigenius* Vojanus) вымер, зубр близок к вымиранию, а домашний скот многочислен и обитает на тех же территориях, где ранее существовали эти виды.

Можно предположить, что в прошлом в результате каких-то естественных или антропоических причин произошли фрагментация и сокращение ареалов тура, зубра, лошади Пржевальского. Со временем их изолированные пространственные группировки утратили способность к восстановлению численности в связи с исключением внутривнутрипопуляционного механизма увеличения рождаемости, а изъятие человеком, не компенсируемое увеличением рождаемости, поставило их на грани существования. Дикие копытные (лось, кабан, олень, сайга), обитавшие одновременно с ними, но сохранившие большие сплошные ареалы и возможность периодического обмена особями между популяциями и отдельными их частями, дожили до наших дней в природных условиях, хотя испытывали не меньший пресс со стороны человека. Генофонд одомашненных животных сохранил высокое разнообразие благодаря постоянному перемешиванию населения в ходе продажи в другие местности, захвата в качестве военных трофеев, а также в результате искусственного отбора и селекции.

Участие разных внутривнутрипопуляционных механизмов в регулировании численности

Поскольку генетическая основа передачи наследственных свойств организма является общей для млекопитающих, то и регулирование рождаемости внутривнутрипопуляционными механизмами, основанными на генетических эффектах разных типов спаривания, должно быть свойственно всем видам. Если рождаемость определяет

изменения численности, то она участвует в ее регуляции одновременно с другими внутрипопуляционными механизмами. Регуляция численности увеличением или уменьшением рождаемости не противоречит представлениям, объясняющим ее изменения другими внутрипопуляционными механизмами, а дополняет или объясняет их. Гипотезы, основанные на ведущей роли в этом процессе физиологического состояния организма (Christian, 1950; Chitty, 1952, 1957; Krebs, Myers, 1974; Чернявский, Ткачев, 1982), причины сокращения численности, достигнувшей высоких значений, объясняют физиологическим подавлением размножения и снижением выживаемости особей, ухудшением качества потомков и пр.

Механизмы внутрипопуляционной регуляции, основанные на изменении физиологического состояния организма в результате стрессовых ситуаций, на наш взгляд, являются, видоспецифическими. Хотя явление стресса относится к общим для всех млекопитающих реакциям организма на раздражители, регулирование численности населения стресс-реакциями в природе возможно только у некоторых видов, в основном, мелких млекопитающих. Только у них, благодаря достаточности кормов, могут возникать большие плотности населения, при которых возникают частые контакты между особями, приводящие к перенапряжению организма, гибели и блокированию размножения. Крупные млекопитающие в естественных условиях обитают рассредоточенно и обычно не образуют столь высокие плотности населения, которые вызывали бы угнетение и повышенную агрессию индивидов, поэтому у них регуляция численности изменением физиологического состояния организмов осуществляться не может.

Размножение у мелких млекопитающих автоматически не восстанавливается сразу после разрежения плотности и устранения стрессовых ситуаций. Последствия перенаселения сказываются на протяжении нескольких следующих поколений (Дэвид, Кристиан, 1976; Mihok, Boonstra, 1992), что свидетельствует о том, что их причиной не является перенаселение само по себе, а вызванные им изменения качества потомков. Их можно объяснить материнским эффектом,

который обуславливает формирование того или иного репродуктивного потенциала в пре- и постнатальные периоды онтогенеза (Назарова, 2007). Самки с высокой степенью упитанности производят более плодовитое потомство и наоборот. Но что является причиной хорошего физиологического состояния самок в начале фазы подъема численности и плохого – в конце фазы ее спада? У аутбредных самок, рожденных в начале выхода из депрессии численности, высокая интенсивность обменных процессов и повышенная упитанность могут быть обусловлены проявлениями гетерозиса. Относительное ухудшение физиологического состояния самок на фазах пика и спада численности объяснимо затуханием гетерозиса в следующих поколениях и проявлениями наступающей инбредной депрессии. По нашим наблюдениям гибридные самки первого поколения от скрещивания дикого и домашнего кроликов уже через несколько дней после родов восстанавливали прежнюю массу, в то время как дикие, взятые из небольшой замкнутой пространственной группировки и, вероятно, поэтому инбредные – в течение месяца и более.

Аномальные природные явления прямо или косвенно связаны с интенсивностью космических излучений. Связь вспышек массового размножения грызунов с изменениями солнечной активности можно объяснить тем, что последние вызывают определенные изменения в природе, увеличивая или уменьшая смертность животных, изменяя пространственно-этологическую структуру населения и тем самым запускают или выключают внутривидовые механизмы изменения рождаемости. Это подтверждается возникновением вспышек численности грызунов после повышенной смертности, вызванной аномальными природными явлениями, или после заселения ими новых местообитаний, образовавшихся вследствие обводнения территории, лесных пожаров и других воздействий.

Гипотеза популяционных циклов численности, предложенная Ю. Т. Артемьевым (1981, 1982), предполагает автоматическое переключение режимов воспроизводства в зависимости от жизне-

способности поколений. Он рассчитал, что уже через 2,5 поколения снижается жизнеспособность особей, что ведет к их вымиранию и депрессии численности. Это количество поколений соответствует количеству поколений, появляющихся на фазе роста численности разных млекопитающих и обеспечивающих ее подъем в природных условиях (см. ниже). Ю. Т. Артемьев не объясняет, почему снижается жизнеспособность к пику численности и почему она повышается в период выхода из депрессии, но подчеркивает автоматизм реакции популяции на изменения численности и приспособленности ее населения. С. А. Абашкин тоже не объясняет почему «дальнейшее размножение гетерозиготных особей приводит к появлению разнообразных форм, большинство из которых менее приспособлено к определенным условиям среды, что таит в себе причину их гибели» (Абашкин, 1976, с. 17).

Жизнеспособность особей в период выхода из депрессии объясняется специфичностью организмов самцов и самок первых поколений, несущих в себе проявления гетерозиса. А снижение жизнеспособности населения к пику численности объяснимо затуханием этих проявлений у особей следующих поколений, рожденных в условиях структурированности и повышенной плотности населения. Автоматизм переключения режимов воспроизводства обусловлен возникновением условий для появления самок с высоким или низким репродуктивным потенциалом и разной жизнеспособностью. Увеличение плотности населения в результате интенсивного размножения автоматически приводит к образованию пространственно-этологической структуры населения, которая создает условия для рождения самок с невысоким репродуктивным потенциалом. Низкий прирост способствует переходу численности в состояние депрессии со всеми, вытекающими из него последствиями, такими как разрушение связей между особями, их перегруппировки и рождение аутбредных самок с повышенным репродуктивным потенциалом.

Неспецифические внутрипопуляционные механизмы регулирования рождаемости основаны на генетических эффектах, возникающих у потомков родственных и неродственных родителей, постнатальный онтогенез которых проходит в определенных условиях. Механизм увеличения рождаемости включается при разрушении пространственно-этологической структуры, свойственной данному виду и сокращении плотности населения, а механизм уменьшения рождаемости включается формированием этой структуры и повышением плотности населения. Внешние воздействия, нарушая или стабилизируя пространственное распределение особей, опосредовано регулируют численность пространственных группировок путем изменения рождаемости. Так осуществляется связь между экзогенными и эндогенными факторами динамики численности. Видоспецифические внутрипопуляционные механизмы ее регулирования действуют самостоятельно, либо дополняют неспецифическую регуляцию рождаемости.

ГЛАВА 5

РОЛЬ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ РОЖДАЕМОСТИ В ИЗМЕНЕНИЯХ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Правильность заключений о внутривидовой регуляции рождаемости может подтверждаться ходом природных процессов. В отечественной литературе в последние десятилетия появилось много публикаций, описывающих как расселение некоторых видов копытных, грызунов, рукокрылых (Абеленцев, 1971; Тимофеева, 1974; 1985; Волох, 2002, 2002а; Панов, 2002 и др.), так и депрессии их численности (Савці України..., 1999; Полищук, 2001; Дрогобыч, Полищук, 2001 и др.). В большинстве сообщений причины этих явлений авторы объясняют субъективно, не опираясь на специальные исследования. Это неудивительно, т. к. по редким видам достаточный материал собрать невозможно, сбор проб от крупных млекопитающих трудоемок и нередко законодательно запрещен, особенно в период размножения. Воспроизводство, динамика качественного состава населения в начале подъема численности или во время ее депрессии обычно остаются за рамками исследований вследствие невозможности получения репрезентативных выборок. В масштабных «волнах жизни», охватывающих иногда значительные пространства, у млекопитающих участвуют не только видоспецифические регуляторные механизмы, но и неспецифические механизмы регулирования рождаемости. На примерах наиболее известных вспышек численности, а также изменений границ ареалов некоторых видов млекопитающих, мы демонстрируем возможность их объяснения внутривидовой регуляцией рождаемости.

Внутрипопуляционное регулирование рождаемости в динамике населения крапчатого и малого сусликов в XIX и XX столетиях

Один из ярких примеров масштабных изменений численности грызунов на протяжении более 150 лет представляет динамика численности сусликов в Восточной Европе. В недалеком прошлом колониальные поселения крапчатого и малого сусликов, занимающие полевые угодья и естественные местообитания, насчитывали десятки и сотни особей на одном гектаре. Вред, наносимый крапчатым сусликом сельскохозяйственным культурам, был настолько велик, что специальные истребительные мероприятия проводились на значительных территориях. В 1959 г. охваченная ими площадь в Молдавии составила 1 млн. га, в бывшей РСФСР – 100 тыс. га (Поляков, 1958).

Однако уже в начале 1980-х гг. было рекомендовано отказаться от химических средств борьбы с крапчатым сусликом в Молдавской ССР, Правобережной Украине и Центрально-Черноземном районе в связи со снижением его вредоносности (Гладкина, 1983). Позднее продолжающееся сокращение его численности привело к занесению этого вида в Красные книги областей и отдельных стран (Васильев, Михайленко, 1996; Загороднюк, 1999; Леонтьева, Бакка, 1999; Шекарова, 2005). Несмотря на принимаемые меры, численность сусликов продолжала снижаться даже на особо охраняемых территориях (Загороднюк, 1999; Недосекин, Ушаков, 2005). Причины современной депрессии численности крапчатого суслика ищут в особенностях сельскохозяйственного использования территории в юго-западных частях ареала (Васильев, Михайленко, 1996), в холодных и малоснежных зимах, фрагментации пригодных для жизни местообитаний, изолированности и малочисленности поселений, увеличении высоты и густоты травостоя – в северо-восточных частях ареала (Недосекин, Ушаков, 2005; Титов, 2001). Но некоторые из перечисленных факторов воздействовали на популяции сусликов и ранее, когда вид «процветал» даже в полевых угодьях, несмотря

на масштабные истребительные мероприятия. Это дает основание сомневаться в объективности приведенных объяснений. Ретроспективный анализ условий обитания и изменений численности сусликов в XIX и XX столетиях с учетом действия внутривидового регулирования рождаемости представляет возможность объяснить причины динамики популяций в рассматриваемый период.

Численность сусликов к началу освоения степей человеком не была высокой, распространение их внутри ареала не было повсеместным, а определялось складывающимися природными обстоятельствами. В те времена причерноморские степи были покрыты густым и высоким травяным покровом (Кириков, 1983). Поскольку суслики питаются листьями и молодыми побегами, то в высокотравье они не достают верхушек растений, где располагаются наиболее поедаемые их части, а под пологом листвы вегетация растений ухудшается из-за затенения. Недостаток кормов определял их пространственное размещение. В Северо-Западном Причерноморье в начале XIX столетия они селились «на бугристых и твердых выгонах и выпасах» (Махно, 2005, с. 8). К середине XIX столетия вред от них не ощущался и никакие истребительные мероприятия не проводились (Черняев, 1857; Махно, 2005).

С появлением оседлого скотоводства в начале XIX ст. возросла нагрузка на пастбища. Под воздействием интенсивного выпаса овец увеличилась продолжительность вегетации пастбищных растений, образовывались обширные «сбои», наиболее соответствующие жизненным потребностям сусликов. Это способствовало их расселению по территории, а затем и заселению ими появившейся пашни. Массовые кормовые переселения сусликов на посевы в засушливые годы отмечают многие исследователи (Черняев, 1857; Виноградов, 1914; Браунер, 1923; Махно, 2005). После уборки урожая суслики возвращались обратно на целину, где и залегали в спячку. В ходе этих миграций происходили дисперсия особей в пространстве, обмен генофондом между разными поселениями, освоение новых мест обитания, образовавшихся в результате хозяйственной

деятельности и в ходе сукцессии растительных сообществ. Указанные факторы, разрушая структуру поселений и сокращая плотность населения, способствовали последующим вспышкам численности, обусловленным повышением рождаемости.

Пока возделываемые участки степи были невелики, суслики заселяли посеы, мигрируя с прилегающих пастбищ в поисках пищи. В засуху их перемещения постоянно наблюдались и в XX ст. (Схоль, 1956). После уборки урожая суслики возвращались на прилегающие непахотные участки, где сохранялись запасы кормов. По мере того, как пашня все более сменяла пастбища, условия обитания сусликов ухудшались, поскольку пастбища играли роль основных мест их размножения. Однако животноводство, в особенности, овцеводство, бурно развивалось в северном Причерноморье лишь до середины XIX столетия. Если в 1860-е годы пастбища еще составляли 70% общей площади, то к 1891 г. было распаханно 60%, а к 1911 г. – 75% всей территории, 2/3 посевных площадей занимали пшеница и ячмень (Браунер, 2005). Механизация сельскохозяйственных работ ускорила снятие урожая и послеуборочную вспашку стерни. Это увеличило смертность молодых сусликов, не успевающих подготовиться к спячке на посевах зерновых до жатвы, а их возможности переселения на пастбища для завершения жиронакопления к спячке уменьшились из-за значительного сокращения последних. Посевы стали освобождаться от грызунов. А. А. Браунер (1923, с. 44), так описывал ситуацию, сложившуюся в начале XX столетия: «Сильное развитие зернового хозяйства в настоящее время, заставившее обратить в пахотные поля все, что возможно, и даже невозможно, почти уничтожило толоки и сенокосы, поэтому суслики во многих местах (особенно в Бессарабии) живут только на сильно каменистых склонах балок и речек». Перед Первой Мировой войной под пашней в Новороссии находилось 75–85% всей площади (Браунер, 2005). На этот период пришелся первый с начала сельскохозяйственного освоения степей повсеместный спад численности сусликов.

За годы Первой мировой и Гражданской войн сельское хозяйство пришло в упадок. В Одесской губернии посевная площадь в

начале 1920-х гг. сократилась вдвое сравнительно с 1914 г., а посевы занимали менее половины территории. Уменьшение посевной площади обусловило некоторый прогресс скотоводства, проявившийся лишь в наиболее экстенсивной отрасли – в овцеводстве (Сухов, 1925). Снова возникли условия для нарастания численности сусликов, подобные тем, что сложились в середине XIX столетия. «Теперь, когда сенокосы и перелог не бывало увеличились, суслики начали умножаться в числе и снова угрожать посевам», «... слышались жалобы на него уже в 1920 г., усилились они в 1921 и 1922 гг.» писал тогда А. А. Браунер (1923, с. 45, 47).

После Великой Отечественной войны восстановление и расширение пахотных площадей происходило в конце 1940-х – начале 1960-х годов. Это время высокой численности и вредоносности сусликов, которые еще относились к массовым вредителям сельского хозяйства, и борьба с ними велась на огромных пространствах. Посредством статистического анализа данных службы защиты растений за 1958–1984 гг. были выявлены особенности динамики численности сусликов. После распашки естественных местообитаний сначала происходит ее быстрый подъем. Истребительные мероприятия не могут его сдержать и вызывают лишь ежегодные флюктуации вокруг линии многолетнего тренда. Эта фаза длится 3–4 года. Достигнув пика, численность некоторое время удерживается на высоком уровне, а затем начинается ее многолетний спад (Саулич (1986).

Действие антропогенного фактора оказалось аналогичным естественным воздействиям, таким как засухи, пожары и пр., которые вызывают дисперсию особей в пространстве. Суслики изгоняются вспашкой на свободные территории (неудобья, обочины дорог, соседние поля), где одновременно начинаются популяционные процессы, свойственные начальной фазе формирования поселений. Продолжительность существования первых самых плодовитых поколений – 3–4 года. Истребительные мероприятия в этот период, снижая численность, препятствуют завершению формирования пространственно-этологической структуры и продлевают период интенсивного воспроизводства грызунов.

Во второй половине XX столетия полное исчезновение сусликов в сельскохозяйственных угодьях на юго-западе ареала предотвратило введение в севооборот многолетних бобовых трав (люцерны и эспарцета). В течение 4–5 лет культивации люцерны не проводится глубокая вспашка, при которой уничтожаются входы в норы, не применяются ядохимикаты, так как травы выращиваются на корм скоту. За это время суслики, вселившиеся из соседних угодий на поля люцерны, интенсивно размножаясь, успевают сформировать поселение с плотностью до 2–3 сотен зимующих на одном гектаре особей. Если в 1965 г. в Одесской области посевы многолетних трав занимали 58,3 тыс. га, то в 1983 г. – уже 214,5 тыс. га. Они стали играть роль станций переживания неблагоприятных условий, где происходит размножение и накопление сусликов. Однако возникшие на них поселения не успевают пройти все фазы развития до депрессии численности. Старые посевы многолетних трав сменяют другие культуры, что вынуждает сусликов выселяться. Попав на молодые посевы трав, расположенные поблизости, суслики вновь начинают формировать поселения. На посевах остальных сельскохозяйственных культур они быстро исчезают, т. к. те не обеспечивают их необходимыми для жизни условиями на протяжении весенне-летнего сезона активности. Достигнуть завершающей фазы развития и снизить величину прироста естественным путем поселениям на посевах трав препятствует севооборот. Деятельность человека стала фактором деструкции пространственных группировок, подобно природным катаклизмам, принуждая грызунов расселяться, и одновременно явилась причиной включения популяционного механизма интенсификации размножения.

В конце XIX столетия на юге России практиковался трехпольный севооборот, состоящий из озимых и яровых посевов зерновых и паров (Браунер, 2005). Он привел к почти полному исчезновению сусликов в агробиоценозах. Во второй половине XX столетия многопольные севообороты с включением в них многолетних бобовых трав (люцерны и эспарцета) образовали временные, но оптималь-

ные местообитания для сусликов и способствовали их сохранению в полевых угодьях даже при интенсивном ведении хозяйства. Дальнейшее увеличение площадей распаханых массивов, создание неблагоприятной для жизни сусликов структуры посевных культур постепенно привели к их исчезновению на большей части степной зоны. Подходящие для жизни условия они нашли лишь на посевах многолетних трав, неудобьях и на заповедных территориях. Но в агробиоценозах их периодически вытесняют с одних полей на другие, поддерживая тем самым высокий потенциал размножения, а в естественных местообитаниях они вынужденно ведут оседлый образ жизни. Репродуктивный потенциал самок уменьшается, что увеличивает зависимость пространственных группировок от губительных воздействий среды.

Из-за снижения интенсивности размножения в небольших пространственно обособленных группировках, расположенных на неудобьях, начался процесс их постепенного вымирания. В 1970–80-х гг. исчезли многие подобные поселения крапчатого суслика в Среднем Приднепровье и Причерноморье (Горбенко, 1990; Лобков, 1999). С конца 1980-х гг. прекратило существование ранее чрезвычайно крупное поселение крапчатого суслика в заповедной Стрелецкой степи (Загороднюк, 1999).

Периодическая значительная элиминация населения впоследствии приводит к увеличению рождаемости у сусликов и других млекопитающих, независимо от того, вызвана ли она естественными или антропогенными факторами. Интенсивное размножение малого суслика отмечено на обработанных ядовитой приманкой участках (Лисицын и др., 1959). Спустя 2 года после обработки фосфидом цинка поселения малого суслика численность грызунов увеличилась в 7 раз сравнительно с контрольным участком, на котором истребление не проводилось (Гладкина, 1958). Примечательно, что на обработанных участках восстановление численности малого суслика задерживалось на год, но уже через 2 года после эффективного уничтожения сусликов их численность достигала прежнего уровня (Кубанцев, Дьяков, 1980).

В первый год после истребления из-за резкого уменьшения плотности населения, должны были происходить перегруппировки уцелевших особей и рождение ими потомства, обладающего повышенным репродуктивным потенциалом, интенсивное размножение которого в последующие годы обуславливало быстрое восстановление численности. Поэтому, когда в начале прошлого столетия с малыми сусликами вели борьбу на территории будущего биосферного заповедника «Аскания-Нова», размножение, вероятно, было более интенсивным, что обуславливало высокую численность этих грызунов. После введения на этой территории заповедного режима численность сусликов значительно уменьшилась и имеет тенденцию к дальнейшему сокращению (Дрогобыч, Полищук, 2001).

К аналогичным результатам приводит и массовая естественная элиминация особей в результате глубокого промерзания почвы в морозные бесснежные зимы. В Приазовье численность малого суслика катастрофически снизилась после суровой зимы 1996/97 гг. с глубоким промерзанием почвы, но уже в начале 2000-х гг. восстановилась (Кошелев, 2003; Полищук, 2006). Период, за который молодые поселения крапчатого суслика достигают максимальной численности за счет интенсивного размножения, составляет 4–5 лет. Вероятно, причиной восстановления численности малого суслика после ее сокращения также явилось повышение воспроизводства.

Динамика популяций сусликов в Восточной Европе в последние два столетия обуславливалась аномальными погодными явлениями и антропогенными воздействиями (непосредственным истреблением или изменением условий обитания), периодически вызывающими глубокий спад с последующим восстановлением численности. В обоих случаях включался внутривидовой механизм увеличения рождаемости, восстанавливающий численность. Во второй половине XX столетия он не включался в изолированных поселениях сусликов в естественных местообитаниях, вероятно, по причине гомогенизации генофонда, поэтому они вымирали от случайных воздействий, не компенсированных повышением рождаемости.

Роль изменений рождаемости в феномене «возрождения» степного сурка в XX столетии

В середине прошлого столетия началось увеличение численности степных сурков – байбаков в Украине, позднее получившее название феномена «возрождения» степного сурка. Причины этого явления окончательно не выяснены. Наиболее распространенное объяснение – увеличение выпаса скота в балках и других неудобьях в послевоенные годы, которое создало благоприятные защитные и кормовые условия для сурков. Последующая деградация животноводства и уменьшение площади выпасов с конца 1990-х гг. повлекли зарастание бывших пастбищ высокостебельными растениями и кустарниками. Сократилась пищевая ценность биотопов для сурков и увеличилась их смертность от хищников, что предопределило начало очередной депрессии численности вида (Токарский и др., 2006).

Действительно, благодаря выпасу скота увеличивается кормовая ценность угодий из-за продолжительной вегетации пастбищных растений. Это объективное условие успешного существования сурков, но причину их расселения по этим территориям оно не объясняет. Ведь чтобы заселять новые пространства, не сокращая населения существующих поселений, требуется дополнительное количество сурков.

При стабильной численности воспроизводство компенсируется смертностью и избыточного прироста не образуется. Его увеличение возможно при снижении смертности или увеличении рождаемости. Трудно предположить настолько значительное уменьшение смертности, чтобы выживало такое количество особей, которое оказалось бы достаточным для масштабной эмиграции, образования новых поселений и последующего наращивания их численности. Массовое естественное расселение сурков могло произойти только вследствие увеличения рождаемости, происходившего на фоне улучшения условий обитания. Его причиной могло стать включение механизма повышения рождаемости хозяйственной деятельностью.

Численность байбаков в поселениях регулируется как внешними, так и внутренними факторами, причем авторегуляторные механизмы приводят ее в точное соответствие с условиями среды (Середнева, 1983). Поэтому сурки в природных условиях редко достигают той высокой численности, при которой они превышают емкость местообитаний и вынуждены в массе мигрировать за пределы поселений и расселяться по другим территориям.

К началу прошлого столетия в Украине сохранилось только два очага обитания сурков: в Харьковской и Луганской областях на землях конных заводов. Вероятно, их воспроизводство было невысоким по тем же причинам, что и у крапчатых сусликов, обитающих в стабильных поселениях на целине, так как заселенные ими площади не увеличивались на протяжении десятилетий вплоть до 1950-х годов. Принудить сурков к выселению из колоний может бескормица, возникающая при сочетании интенсивного выпаса с ранней и продолжительной летней засухой, а также выгорание растительности от степных пожаров. Но в природе такие условия создаются не часто.

Причиной расселения сурков по окрестным угодьям в середине прошлого столетия стала именно распашка территории. В Стрельцовской степи с 1953 по 1958 гг. в местах обитания байбаков было вспахано 10 тыс. га целинных земель конного завода, что вызвало как гибель части сурков от голода, так и выселение некоторых особей на посевы люцерны и неудобья, где их численность в последующие годы стала увеличиваться. Они начали расселяться по овражно-балочной системе, образуя все новые поселения. Если в 1958 г. насчитывалось 9540 особей, то к 1974 г. их численность увеличилась в 5,8 раз и составила 54867 особей (Абеленцев, 1971, 1975). Увеличение численности сурков после распашки целины наблюдали также в бывшей Ворошиловоградской (1928–1929 гг.) и в Харьковской областях (1958–1966 гг.) (Середнева, 1983а). Несомненно, что оно также было обусловлено интенсификацией размножения. Образования новых семей сурками-переселенцами, происходившие

в балочных местообитаниях при невысокой плотности населения, повторяют описанные нами выше процессы выселения крапчатых сусликов после распашки старых посевов люцерны и заселения ими молодых посевов. Они обуславливают повышение плодовитости самок, рождающихся в заново формирующихся поселениях, и быстрое наращивание ими численности.

У сурков изменения воспроизводства в аналогичных условиях происходят сходным образом. После искусственного разрежения численности поселений в новых семьях серых сурков в размножение включаются до 25% двухлетних самок, возрастает величина выводков, увеличен темп роста молодняка (Бибиков, 1989). В молодых растущих поселениях байбаков в Украине тоже наблюдалось значительное увеличение семей, участвующих в размножении, в то время как в старых поселениях их доля составляет 30–40% (Токарский, и др., 2011). В естественно восстанавливающихся колониях европейского байбака сеголетки встречаются в 46,7–78,4% семей, в то время как в сохранившихся малочисленных и охраняемых популяциях выводки отмечались в 26,6–30,0% семей (Машкин, 1997). В районах искусственного расселения байбаков, встречались семьи с 6, 7 и даже 8 сурчатами, при обычном выводке в 4–5 сурчат (Абрахина, 1983).

Интенсивное размножение в молодых колониях байбаков ведет к временному перенаселению, превышающему экологический предел (в среднем он составляет 250 экз. на 100 га), что стимулирует миграцию и перераспределение по территории (Абеленцев, 1975). Но в насыщенных степных поселениях с равномерным распределением семей кочующие особи встречают ожесточенный отпор со стороны хозяев пересекаемых участков. Драки с ними нередко заканчиваются гибелью чужаков от полученных ран (Машкин 1997). Из-за враждебного отношения со стороны хозяев участков расселяющиеся особи вынуждены возвращаться на свои семейные участки, «оказываясь, как бы запертыми в их пределах» (Середнева, 1983, с. 130). Поэтому в степных насыщенных поселениях байбаков перегруппировки зверей происходят медленно. За год в среднем обновляется

12,4% состава семей, в отличие от балочных поселений, где этот процесс проходит активнее и за год в среднем обновляется 26,6% семей (Машкин, 2002).

В балочных поселениях выселенцы двигаются не по центру заселенных сурками участков, а по периферии поселения, вдоль верхнего края балок, по опушкам лесов и лесопосадок, где территориальных сурков практически нет. В центре таких поселений за три года почти не встречали мигрантов. Их сразу же оттесняют на периферию, где их перемещения не ограничиваются территориальным поведением хозяев участков. Мигрирующие 2–3-летние зверьки за год уходят на расстояние от 1,5 до 15 км от места рождения и образуют новые семьи (Машкин, 1997). Вероятно, что они образуются животными из разных частей поселений, не состоящими в родстве, поэтому их потомство должно качественно отличаться плодовитостью, скоростью роста, жизнестойкостью от сурчат, рожденных в старых, плотно населенных колониях, где велика доля родственного спаривания. По аналогии с крапчатым сусликом можно предположить, что по окраинам балочных поселений и во вновь образующихся колониях сурков из-за интенсивного размножения прирост будет также выше, чем в старых давно сформированных группировках.

Восстановление численности байбаков, начавшись в немногих сохранившихся очагах, продолжалось благодаря естественному расселению избыточных зверьков из молодых поселений. Оно было обусловлено возрастанием плотности населения вследствие интенсивного размножения, поэтому источниками эмиграции должны были являться в первую очередь молодые колонии, расположенные по периферии заселенных территорий. В местах, заново заселенных сурками, их численность, количество поселений и заселенная территория первые два десятилетия увеличивались, а затем, после периода временной стабилизации, снижались. Общая численность Великобурлукской популяции (Харьковская обл.) росла с 1947 г. до начала 1980-х гг., затем стабилизировалась, а к 2005 г. снизилась в некоторых районах на 65,8% (Токарский, 1997; Токарс-

кий и др., 2006). Также численность Стрельцовской популяции (Луганская область) достигла максимума (91254 сурков) к 1991 г., а к 2005 г. уменьшилась на 76,4% (Токарский и др., 2006).

В местах исходного обитания байбаков численность еще раньше стабилизировалась на невысоком уровне либо стала снижаться. Так, уже в 1971 г. в Великобурлукском районе Харьковской области многие самки не размножались, а в заповедной Стрелецкой степи численность сурков оказалась в 2 раза ниже, чем на участках охранной зоны (Абеленцев, 1975). Снижение численности сурков в 1980–1990 гг. не объясняется деградацией животноводства и зарастанием пастбищ высокостебельными растениями, так как аналогичный процесс проходил и на заповедных территориях, где выпаса не было ни до, ни после интродукции сурков. Кроме того, там не было и изъятия сурков охотниками.

В заповедной степи биосферного заповедника «Аскания-Нова» сурков выпускали в начале 1970-х гг. За 20 лет они образовали 24 колониальных поселения (Веденьков и др., 1997). С 2001 г. наблюдалось стремительное сокращение их численности, и к 2004 г. осталось всего 6 колоний. Суммарное количество жилых семейных участков с 2000 по 2004 гг. уменьшилось на 75,4% (Полищук, 2006). Явных факторов, приведших к такому сокращению численности, не установлено. Сурки упорно проявляли территориальный консерватизм. Отдельные поселения отстояли друг от друга на 1 км и более, а причин для значимого обмена особями (степные пожары, распашка территории, массовая элиминация и др.) между ними не было (Полищук, 2006). Обращает внимание снижение доли сеголеток с 40,0–49,3% в начальный период заселения территории (1970–1973 гг.) до 25,2–27,3% (1987–1990 гг.), после 1992 г. данные не собраны (Веденьков и др., 1997). Полагаем, что в 1990-х гг. рождаемость еще больше снизилась, что и стало причиной еще большей депрессии численности.

Феномен возрождения степного сурка во второй половине XX столетия связан с изменением структуры землепользования, что и включило внутривидовой механизм увеличения рождае-

мости с одновременным расширением благоприятных для обитания сурков территорий. Стабилизация пространственно-этологической структуры поселений снизила рождаемость и в совокупности с другими внешними воздействиями обусловила начало снижения численности в последние десятилетия.

Изменения рождаемости как причина акклиматизационного «взрыва» численности ондатры

Стремительное нарастание численности, иногда называемое акклиматизационным «взрывом» (Чесноков, 1989), часто наблюдается после интродукции вида в новые, незаселенные им местообитания. Наиболее ярко оно проявилось при расселении ондатры в Евразии. Спустя несколько лет после выпуска численность зверьков, как правило, резко возрастала, но впоследствии снижалась и, несмотря на принимаемые к ее сохранению меры, никогда уже не достигала первоначальных высоких значений (Чесноков, 1989). Такую динамику численности ондатры объясняют общими постулатами такими, как «действием зависящих от плотности регулирующих биотических факторов», «внутренними регулируемыми механизмами» и пр., но не раскрывают, каким образом действуют эти популяционные механизмы (Шапошников, 1958; Чесноков, 1989).

Н. И. Чесноков (1989) объясняет акклиматизационный «взрыв» численности отсутствием внутривидовых и биоценологических регулирующих факторов, которое обусловило минимизацию естественной гибели. По мере вступления ондатры в сложные биоценологические отношения с другими членами сообщества влияние врагов, паразитов и конкурентов усиливается. Наступающее увеличение смертности снижает годовой прирост и стабилизирует численность на невысоком уровне.

Стремительное увеличение численности ондатры на фазе «взрыва» обуславливали не только низкая смертность, но и повышенная плодовитость самок. В первые годы после вселения ондатр

в новые водоемы наблюдалась максимальная величина приплода. Если в Курганской области в 1947–1948 гг. на самку приходилось 20,1–22,3 плацентарных пятен на матке в конце сезона размножения, то в 1955–1957 гг. этот показатель снизился до 14,8–15,7. В дельте Аму-Дарьи в 1947–1949 гг. у одной самки рождалось 23 детеныша, а в 1956–1957 гг. – только 20 (Чесноков, 1976). На юге Украины в начале расселения ондатр в 1950-х гг. на самку приходилось 20 плацентарных пятен (Берестенников, 1968), а в 1987 и 1988 гг. в Придунавье – только $12,11 \pm 0,39$, $n = 74$ (наши данные). Увеличение рождаемости у ондатр в начальной фазе акклиматизации (большая величина выводков, несколько генераций в сезон размножения, раннее начало размножения сеголеток) могло происходить в результате спаривания неродственных родителей и развития потомков в условиях несформированной пространственной структуры.

При низкой плотности населения миграционная активность ондатры особенно высока. После разрежения популяции на 70% показатель миграционной активности вырос в 5 раз (Шилова, 1993). Увеличивается подвижность и у выпущенных в новые места особей. Мы располагаем сведениями о встрече ондатры на полевой дороге в 1,5 км от пруда у с. Сухой Лиман Овидиопольского района Одесской области после выпуска в него 24 особей. Ондатры при выпуске небольшими партиями рассредоточиваются по водоему. В результате образуются семьи, пространственно удаленные друг от друга. Впоследствии в них рождается несколько поколений ондатр и формируются группировки, состоящие из родственных особей. Они объединяют особей со сходными генотипами и представляют внутривидовые генетические линии, временно изолированные от других подобных линий. Начальную фазу акклиматизационного процесса иногда называют беспопуляционной, потому что из-за малочисленности и разобщенности интродуцентов популяционная структура еще не сформирована. Она складывается только к концу второй фазы – фазы акклиматизационного «взрыва» (Чесноков, 1989).

Нарастание численности в пространственных группировках, истощение кормовой базы и другие причины вынуждают ондатр расселяться и встречаться с особями из других группировок. На еще незаселенных территориях появляется возможность образования семей из особей разных генетических линий и рождение ими потомства с повышенным репродуктивным потенциалом. Его интенсивное размножение в последующие годы обуславливает начало взрывообразного увеличения численности.

О возможном проявлении гетерозиса у первых поколений ондатры, родившихся в месте выпуска, свидетельствует увеличение размеров особей. Их хронографические изменения установлены в процессе ее акклиматизации на Севере (Раменский и др., 1988). В первые годы после выпуска отмечали укрупнение особей, которое у особей следующих поколений уже не наблюдали. Используя принцип аналогии с крапчатым сусликом, можно предположить, что в начальный период интродукции происходит дифференциация генофонда образованных пространственных группировок и последующие скрещивания особей из разных их частей (Лобков, 2009). Не только происхождение от неродственных родителей, но и избыток кормов при низкой плотности населения обуславливают максимальное проявление гетерозиса у аутбредных самок. В следующих поколениях эффект гетерозиса не проявляется, поэтому молодые ондатры, рожденные на пике численности, уже не обладают повышенной плодовитостью, так как их онтогенез проходит в иных условиях. У них формируется невысокий репродуктивный потенциал, из-за которого прирост населения снижается. На фазе снижения численности начинает появляться инбредное потомство, состоящее из гомозиготизированных в разной степени особей.

Эффект акклиматизационного «взрыва» численности не наблюдался при повторном подселении ондатр для «освежения крови» в давно существующие группировки этого вида. Новые вселенцы включаются в уже сформированные популяционные структуры, и гетерозис в этих условиях не проявляется даже у гетерозиготного

аутбредного потомства. Это предположение косвенно подтверждается тем, что выпуски ондатры крупными партиями (по 500 и более голов) в плавни Кубани и в дельту Волги не дали ожидаемого быстрого увеличения численности. А высокий эффект акклиматизации в Финляндии, возможно, был связан с малыми размерами выпускаемых партий (Чесноков, 1989). На одну точку выпуска приходилось в среднем около 8 голов, которые не могли сразу создать систему близко расположенных семейных участков с высокой плотностью населения и специфическими внутривидовыми отношениями, обуславливающими невысокие показатели размножения потомков. Интенсивное воспроизводство аутбредных поколений обеспечило быстрое нарастание численности ондатр и заселение ими новых территорий.

Увеличение воспроизводства как фактор расширения границ ареалов млекопитающих

Известно, что в случаях расселения животных нарастание численности происходит в пограничных популяциях (Тимофеев-Рессовский и др., 1973). На периферии расширяющихся ареалов виды представлены наиболее жизнеспособными, энергично размножающимися, сильными популяциями. Именно эта часть ареала должна характеризоваться определенным «популяционным напряжением» (Арнольди, 1957).

Выселение отдельных особей из развивающихся пространственных группировок млекопитающих происходит постоянно. Но пока на смежной территории условия обитания неблагоприятны для проживания, они и их потомки погибают, образования новых поселений не происходит или они, образовавшись, вскоре вымирают из-за повышенного уровня смертности. Вероятно, поэтому поселения европейского (*S. citellus* L.) и крапчатого сусликов на периферии ареалов непостоянны: существуют несколько лет и исчезают (Сокур и др., 1988). Как только природная среда приходит в

соответствие с требованиями вида, приплод у переселившихся в новые местообитания особей сохраняется. Обладая повышенными репродуктивными способностями, молодые животные быстро наращивают численность. При растущей плотности из таких вновь образовавшихся поселений увеличивается поток мигрантов по всем направлениям. Попав в прежние материнские поселения, они утрачивают возможность производить высоко плодовитое потомство, так как оно появляется в структурированных, плотно населённых группировках и приобретает тот же невысокий уровень воспроизводства. Лишь те мигранты, которые переселяются в незаселённые местообитания, продуцируют высоко плодовитых особей, способных образовать новые поселения за пределами прежних границ распространения вида.

Подобная схема динамики населения, как у сусликов, действует на границах ареалов млекопитающих разных систематических групп. Согласно нашим представлениям, в зоне освоения видами новых территорий за пределами ареалов должны наблюдаться повышенные темпы размножения, а также увеличение размеров животных. В старых границах ареала должны сохраняться прежние невысокие показатели размножения и более мелкие размеры особей. Анализ наблюдений разных исследователей подтверждает эти предположения. Так, при расширении границ ареала малого суслика к северу в Черкасской области, в периферийных северных поселениях эти грызуны имели большую длину тела и черепа, чем в южных (Горбенко, 1983). В период продвижения малого суслика к северу в Уральской области плотность его населения на периферии ареала была столь же высока, как и в центре, при этом он был распространён не спорадически, а заселял все пригодные для обитания места. Высокая численность обеспечивалась повышенной плодовитостью самок и почти стопроцентным участием их в размножении, что редко наблюдается даже в оптимальных условиях обитания этого вида в центре ареала. Плодовитость в самой северной из трех сравниваемых популяций малого суслика, расположенной на периферии ареала, в 1977 г. была выше,

чем в двух остальных, находящихся южнее (соответственно $7,6 \pm 0,2$, $7,0 \pm 0,3$ и $5,9 \pm 0,1$ эмбрионов). Примечательно, что эти самые северные суслики, живущие, как считает автор, в менее благоприятных условиях, чем в центре ареала, имели также достоверно большие длину тела, длину задней стопы и массу (Казанцев, 1981).

Другим примером указанной закономерности может служить расширение ареала кабана в середине XX столетия в Европе. Плодовитость самок на периферии расширяющегося ареала была повышенной до 7,2 эмбрионов в Центральном Черноземье (Сухоруслов, 1972) и до 6–8 поросят в других регионах, где кабан появился впервые (Русаков, 1980). В период заселения Северо-Западного региона бывшего СССР двух- и трехлетние свиньи имели соответственно 5,5 и 6,0 эмбрионов, тогда как в местах давнего обитания в Беловежской Пуще всего 4,2 и 5,5 эмбрионов соответственно (Русаков, Тимофеева, 1984). В степной зоне Украины во время формирования современного ареала и достижения пика численности плодовитость дикого кабана составляла $7,16 \pm 0,09$ поросенка (Волох, 2014).

Особенности расселения некоторых млекопитающих хорошо изучены. К ним относятся не только незначительные пульсации границ ареалов, но и поступательное заселение животными огромных территорий. Такими примерами могут служить расширения в XX столетии ареалов лося, кабана, косули, соболя, степного сурка (байбака). Подъем численности этих видов начинался после глубоких депрессий. Считают, что основными предпосылками расселения животных является увеличение их численности, большая подвижность или миграционная активность, дающие возможность проникать в новые места, что приводит к скачкообразному расширению ареала (Кошкина, 1987). Сеголетки водяной полевки перемещаются из плотных поселений на свободные участки (Музыка и др., 2010). Наиболее интенсивные и дальние миграции песцов совершаются в периоды самой высокой общей численности (Ануфриев, 2011).

Увеличение миграционного потока возможно в случае принудительного вытеснения периферических популяций природными

или антропоическими воздействиями. Такими воздействиями могут выступать пожары, бескормица, вырубка лесов, распашка степей и др. Вызывая переселения, а значит и перегруппировки животных, они впоследствии приводят к массовому образованию высоко плодovitых и жизнестойких потомков, интенсивное размножение которых обуславливает ускоренное освоение новых мест обитания. Перемешивание населения, происходившее под влиянием антропоических факторов, вероятно, способствовало повышению воспроизводства крупных копытных. Восстановление ареала кабана началось в конце 30-х годов прошлого столетия. Расселение этих животных объясняют следствием боевых действий в Восточной Европе, где были многочисленны польские, венгерские, чешские охотничьи парки, в которых содержалось много зверей. Ограждения их были разрушены и животные оказались на свободе (Корнеев, 1970). Уже с 1943 г. в течение 3–4 лет кабаны проникли в 18 областей Украины. Возможно, в их успешном выживании сыграли роль необработанные во время войны поля картофеля, снижение пресса охоты. В послевоенные годы проводили интенсивное искусственное расселение животных. Кабаны завозились из Приморья, Кавказа и других мест обитания (Волох, 2014). Смещение особей разных пространственных группировок повлекло увеличение генетической разнокачественности и временное увеличение репродуктивного потенциала самок, создавшего такой прирост поголовья, который обеспечил небывалую экспансию вида на новые территории (Корнеев, 1970; Волох, 2010).

Лось в 1930-е годы в Украине считался вымершим зверем (Мигулин, 1938), но с середины XX столетия стал быстро увеличивать численность и расширять ареал, достигнув мест, где ранее никогда не встречался (Волох, 2008). Факторами, способствовавшими расселению лосей, могли быть бескормица, наступившая вследствие снижения продуктивности зимних пастбищ из-за длительного отсутствия больших лесных пожаров в одних местах (известно, что при нехватке кормов лоси широко мигрируют (Данилкин, 1997) и

беспокойство, вызванное массовыми лесозаготовками в других. Во время Великой Отечественной войны отмечались перемещения лосей из районов боев в относительно более спокойные места (Малютин, 1967). Встречи животных из разных очагов переживания происходили на фоне крайне низкой плотности населения вида и должны были приводить в таких условиях к образованию особо плодовитого и жизнеспособного потомства. Несомненно, быстрому росту численности способствовало также сочетание благоприятных климатических условий и ограничение изъятия.

Повышение рождаемости, вероятно, происходило и при расселении соболя в Сибири в 1940–1959 гг. В первой половине XIX столетия после запрета промысла в Приморском крае сохранившиеся очаги обитания соболей, в которых имело место близкородственное спаривание, были удалены друг от друга на большие расстояния. Расселение соболей из них шло очень неравномерно. Одни очаги полностью исчезли, другие остались неизменными, и лишь в некоторых численность увеличилась, и соболи стали расселяться в смежные уголья. На периферии таких очагов население увеличивалось значительно быстрее, чем в их центральных участках и сопровождалась увеличением размеров аборигенных соболей (Монахов, 1984). Прекращение изоляции, скрещивание соболей разных популяций обогатило наследственность, что обусловило повышение плодовитости (Павлинин, 1964). Избыточный прирост обеспечил заселение соболями соседних территорий. В данном случае можно предполагать включение неспецифического механизма, увеличившего репродуктивный потенциал самок первых поколений, и аналогичные процессы, повторявшиеся при первоначальном заселении каждой новой территории.

Колебания численности выше указанных видов происходило и ранее. Об этом свидетельствуют исследования истории их ареалов (Тимофеева, 1974, 1985; Филонов, 1983; Русаков, Тимофеева, 1984; Волох, 2007, 2008). Все они периодически вступали в фазы глубокой депрессии численности, но впоследствии восстанавлива-

ли ее. Причинами, включающими популяционный механизм повышения рождаемости, в давние времена могли быть обширные лесные пожары, погодные аномалии, сочетание различных иных факторов. Все они должны были провоцировать выселение животных из рефугиумов, обеспечивать смешивание разных пространственных группировок, что обуславливало увеличение плодовитости их потомков. Переселение зверей в фазе депрессии могла вызывать и низкая их численность сама по себе. В поисках партнеров для размножения животные способны преодолевать значительные расстояния, осуществляя перемешивание генофонда популяций.

Сходно происходит превращение кружевного ареала в сплошной за счёт интенсификации размножения в периферийных участках очаговых поселений. В период естественного восстановления ареала соболя на периферии отдельных очагов переживания плотность увеличивалась быстрее, чем в центральных участках (Абрамов, 1972). При расселении сурков количество семей на периферии поселений тоже резко возрастает, в то время как в границах первоначальных скоплений (в «ядрах») их число остается относительно стабильным (Бибиков, 1991).

При спаде численности в результате стабилизации пространственной структуры и увеличения плотности населения замедление воспроизводства начинается раньше в наиболее старых участках популяций. Затухание роста и последующее снижение численности лося начинались в южной тайге, а затем распространялись на периферию ареала, что вообще очень характерно для вспышек массового размножения животных (Реймерс, 1972). Сокращение ареала происходит в том случае, если среда обитания перестает удовлетворять требованиям вида. Происходит повсеместное увеличение смертности, что сначала приводит к дроблению ареала на очаги переживания, в которых, вследствие их изоляции, преобладающими становятся процессы, ведущие к уменьшению плодовитости, старению населения и последующему массовому вымиранию.

Повышение рождаемости после вхождения в фазу депрессии, из-за незначительного количества производителей (и поэтому не-

высокого прироста), не всегда достаточно, чтобы компенсировать смертность от случайных факторов. В результате отдельные пространственные группировки постепенно вымирают и обширные территории, ранее заселенные видом, оказываются свободными от него. Примером таких процессов может служить образование разрывов в ареале степного сурка в Казахстане. Повторяющиеся в течение нескольких лет засухи привели к гибели сурков от истощения в период спячки на огромных пространствах, которые не заселяются уже десятки лет (Кривицкий, 1997).

Вымирание видов из-за неблагоприятных условий происходит на значительных территориях в различных пространственных группировках одновременно, в то время как восстановление прежних границ ареала и заселение новых территорий идет из очагов переживания поступательно и постепенно путем освоения смежных свободных территорий. Поэтому в случае повторного создания благоприятных условий обитания, скорого естественного восстановления ареалов не наблюдается (например, у лося, кабана, соболя, степного сурка и др.). Прошли десятилетия, пока стали вновь заселяться территории, где эти животные обитали ранее.

Периодические изменения рождаемости как одна из причин колебаний численности мелких млекопитающих

Мелким млекопитающим свойственны периодические изменения численности, принимающие иногда регулярный характер. Периодичность подъемов для многих видов грызунов в центральных частях ареалов составляет 3–5 лет (Башенина, 1977). Однако в разных популяциях одних и тех же видов циклические изменения численности могут быть или хорошо выраженными, или же вовсе отсутствовать (Шилов, 1998). На периферии ареалов и в пессимальных условиях циклы становятся менее регулярными (Башенина, 1977), а амплитуда их колебаний увеличивается (Ипполитов, 2009).

В Северо-Западном Причерноморье массовые размножения обыкновенной полевки и курганчиковой мыши (*Mus spicilegus* Peten) не регулярны. Основными местами обитания являются посевы озимых зерновых и многолетних трав. В агробиоценозах грызунам свойственны постоянные перемещения, связанные с сезонными полевыми работами. После уборки урожая и вспашки стерни они переселяются на поля других культур, неудобья, полезащитные полосы, откуда снова возвращаются на посевы осенью или весной. Такой вынужденный пульсирующий тип пространственной структуры приводит к постоянному перемешиванию населения, обуславливая его высокую генетическую разнокачественность. Гетерозис в этом случае не должен проявляться, так как генетическая специфика особей в разных частях пространственных группировок не успевает сформироваться из-за постоянных перегруппировок населения. «С развитием земледелия в развитых странах естественная периодика численности грызунов сохранилась лишь в неосвоенных местностях, амплитуда колебаний численности уменьшается» (Башенина, 1977, с. 301], вероятно, это происходит в силу выше указанных особенностей динамики пространственной структуры и формирования родительских пар в сельскохозяйственных угодьях.

При наступлении благоприятных условий существования (например, хорошая вегетация травянистой растительности в дождливое лето, отсутствие обледенений и непромерзание почвы зимой, посевы культур с хорошими кормовыми, микроклиматическими или защитными свойствами и др.) численность грызунов может увеличиваться за счет их лучшего выживания. Но такие ее «вспышки» происходят на ограниченных территориях, а плотность населения грызунов не увеличивается до максимальных величин. «В настоящее время на культурных землях мы наблюдаем лишь отдельные, локальные, быстро подавляемые вспышки» (Башенина, 1977, с. 301).

Однако и в агробиоценозах иногда происходит массовое размножение грызунов, охватывающие значительные территории, которое наблюдалось в 2004 г. у разных видов на большей части Ук-

раины и южной России. Поскольку увеличения численности грызунов охватили столь большую территорию, где условия обитания, несомненно, различаются, то следует искать общий фактор, вызвавший это явление. Таким фактором, действующим на значительных пространствах, выступают аномальные погодные явления.

История возникновения такой «вспышки» массового размножения грызунов изучена нами в Ивановском районе Одесской области, где осенью 2002 г. численность обыкновенной полевки на озимых была достаточно высокой. Стравленная растительность вокруг их нор бросалась в глаза, но значительных потрав посевов не было. В середине декабря 2002 г. температура опускалась до -20°C . Снеговой покров отсутствовал. В результате такого понижения температуры почва глубоко промерзла, а на полях и неудобьях образовались глубокие морозобойные трещины длиной в сотни метров. В предшествующие 30 лет такое явление ни разу не наблюдали в данном районе. Озимые культуры вымерзли. Их листья почернели и высохли. Сильные морозы и гибель озимых отмечались на большей части Украины и южной России. Из-за глубокого промерзания почвы и недостатка кормов погибло большинство полевых и мышей.

В течение следующего 2003 г. колонии полевых на посевах отсутствовали, а курганчики мышей на полях осенью встречались крайне редко. Весенне-летний сезон 2004 г. оказался теплым и влажным, что благоприятствовало существованию полевых. К осени численность грызунов на полях резко возросла. На посевах люцерны плотность достигала 225 колоний на 1 га. Озимые посева были заселены почти с такой же плотностью. Убранные поля были буквально «усыпаны» курганчиками мышей. Возросшая вредоносная деятельность грызунов потребовала проведения масштабных истребительных мероприятий, о чем неоднократно сообщалось в прессе и по телевидению. Привлекала внимание высокая подвижность отдельных особей. Мы наблюдали перемещения полевых в дневное время на расстояние свыше 100 м вдоль полевых дорог. В ночное время водители машин наблюдали в свете фар

множество полевков, пересекавших автотрассы. Ситуация напоминала массовые миграции леммингов во время пиков их численности.

С позиции наших представлений о неспецифической регуляции рождаемости у млекопитающих причины данной вспышки численности объясняются следующим образом. Массовое вымирание грызунов, вызванное аномальным природным воздействием (глубоким промерзанием почвы и гибелью озимых) привело к многократному снижению их численности. Известно, что на фазе ее депрессии сохраняются одиночные поселения грызунов, очаговость распределения которых наблюдается в течение всего года (Кожевников, 1989). В районе наших наблюдений отдельные особи сохранились в станциях переживания (лесонасаждения, неудобья), где влияние морозов сказалось меньше. Они образовали репродуктивные группы, в которых в течение 2003 г. происходило размножение. Из-за низкой плотности населения расстояние между группами, вероятно, превышало радиус индивидуальной активности особей, что обусловило их временную изоляцию. Для фазы депрессии численности обыкновенных полевков характерно случайное распределение поселений в станциях резервации и отсутствие массового расселения (Кожевников, 1989).

В течение 2003 г. в результате размножения сформировались определенные общность и специфика генофонда особей, составляющих репродуктивные группы. Их численность увеличилась, а запасы кормов в окрестностях нор в расчете на одну особь уменьшились, что весной 2004 г. стимулировало выселение на соседние территории. Подобный процесс описан для рыжей полевки, у которой различия в приросте ресурсов в границах агрегаций и за их пределами после появления молодняка провоцирует расширения площади, занимаемой агрегацией (Межжерин, Семенюк, 2001). Вероятность встреч особей из разных репродуктивных групп увеличилась, и родительские пары на заселяемых территориях стали образовываться особями из неродственных индивидов. Их потомство должно было отличаться повышенной плодовитостью, благодаря которой и нача-

лось быстрое нарастание численности. К осени 2004 г. она достигла максимальных значений. Отловленные в ноябре 2004 г. на посевах люцерны самки обыкновенной полевки имели по $6,06 \pm 0,35$ эмбрионов или плацентарных пятен, ($n = 33$), что не является особо высоким показателем для вида. Но это уже была фаза пика численности, когда воспроизводство затухает. К весне 2005 г. население грызунов многократно уменьшилось.

В 2004 г. массовое размножение отмечено не только у обыкновенной полевки, но и у других видов грызунов: курганчиковой мыши в Одесской области (наши данные), общественной полевки на юге европейской территории России (Смирнова, 2005), лесных и полевых мышей в Херсонской области (Селюнина, 2006). Ему предшествовали сильные морозы в декабре 2002 г., охватившие эти территории, которые могли синхронизировать массовую гибель грызунов и направить популяционные процессы в их пространственных группировках по сходному с обыкновенной полевкой сценарию.

В Ростовской области в конце декабря 2007 г. и в начале января 2008 г. поверхность земли оставалась без снега. Температура в ночное время опускалась до $15-20$ °С мороза и ниже. Такие погодные условия должны были вызвать массовую гибель грызунов и обусловить в будущем тот ход популяционных процессов и те последствия, которые описаны нами выше для обыкновенной полевки. Вероятно, в результате увеличения рождаемости численности обыкновенной и общественной полевки к осени 2009 г. увеличились настолько, что травянистая растительность на значительных территориях оказалась уничтоженной. Количество нор на площадках в 100 м^2 доходило до $100-150$ (Миноранский, Узденов, 2011).

Массовое вымирание грызунов, включающее неспецифический механизм увеличения рождаемости, может происходить и в результате выгорания растительности. Так, в мае 2008 г. в филиале Украинского степного природного заповедника «Стрельцовская степь» произошел катастрофический пожар, а наступившее лето было засушливым. В таких условиях следовало ожидать вымира-

ния грызунов вследствие уничтожения кормов и рост их численности в будущем. Отловы в сентябре 2011 г. подтвердили, что увеличились как численность мышевидных грызунов, так и интенсивность их размножения. Численность обыкновенной полевки возросла более чем в 4 раза сравнительно с 2007 г. (Боровик, 2012).

В приведенных примерах вспышки численности следовали на второй – третий годы после массовых вымираний грызунов. Включение внутривидового механизма регулирования рождаемости обусловлено глубоким снижением плотности населения и вынужденной дифференциацией генофонда в разных репродуктивных группах. При отсутствии такой временной дифференциации скрещивание даже неродственных особей не дает подобного эффекта. Вероятно, поэтому в агробиоценозах Северного Причерноморья вспышки численности грызунов происходят нерегулярно и только после массовых вымираний населения, делающих возможным дифференциацию генофонда в стадиях переживания неблагоприятных условий. Перегруппировки населения у мышевидных грызунов в агробиоценозах происходят ежегодно из-за сезонных изменений качества местообитаний в связи с уборкой урожая, вспашкой и севооборотом. Однако повышенная гетерозиготность в этом случае не приводит к повышению репродуктивного потенциала самок.

Использование механизмов внутривидовой регуляции рождаемости у млекопитающих в практике природопользования

Знание закономерностей и механизмов популяционной динамики позволяет успешнее планировать и осуществлять мероприятия, направленные на повышение продуктивности популяций охотничьих животных, сохранение редких видов млекопитающих, конструировать биоценозы будущего.

Повышение эффективности работ по расселению млекопитающих. В условиях современного глобального изменения кли-

мата и предполагаемого вымирания многих видов животных становится актуальным искусственное расселение млекопитающих. В конце XX и начале XXI столетий в Северном Причерноморье лето стало более жарким и засушливым, осень продолжительной, зима теплой и бесснежной. Согласно долгосрочным прогнозам, составленным на основании совместных американо-молдавских исследований, общий естественный годовой сток рек региона к 80-м годам текущего столетия может уменьшиться на четверть от современного (Лалыкин, Сыродоев, 2004), а количество осадков к концу столетия может снизиться на 20–30 % (Коробов, Николенко, 2004). Продолжатся аридизация климата и смещение границ современных природных сообществ к северу. Глобальное потепление, изменяя условия существования организмов, угрожает вымиранием некоторым видам. Скорость наступления новых климатических условий может оказаться больше скорости естественной адаптации к ним организмов и скорости смещения границ ареалов степных животных и растений к северу. В местах современного обитания они будут вымирать, а в новых благоприятных местообитаниях, образующихся за пределами их ареалов, будут отсутствовать по причине недостаточных миграционных способностей. Наиболее вероятно формирование новых экосистем на месте современных в процессе выпадения видов растений, не стойких к засушливости климата (Шабанова, Изверская, 2004) и появление новых видов растений, которым должны соответствовать и другие виды животных.

Традиционные меры, принимаемые для сохранения редких животных (занесение в Красную Книгу, заповедный режим, международные соглашения и др.) в складывающихся условиях не способны компенсировать возникающий для них недостаток жизненных ресурсов. Поэтому перед наукой возникает задача совершенствования методов сохранения биологического разнообразия новыми нетрадиционными методами. Возникает необходимость участия человека в формировании биоценозов и разработки базовых принципов, на которых оно будет осуществляться. Для создания жизне-

способных популяций за пределами нынешних ареалов потребуются массовые выпуски млекопитающих. Для этого необходимы более совершенные методы их интродукции. Пока на сегодня успешными оказываются только 25% искусственных выпусков сурков (Дежкин, 1993) и других животных. В практике ведения охотничьего хозяйства для заселения охотничьих угодий новыми видами нередко практикуют одновременные выпуски больших партий животных. При этом предполагается, что зверьки сами распределятся по пригодным местообитаниям с оптимальной плотностью, а не будут сосредотачиваться в месте выпуска. Не исключено, что некоторые из них расселятся по территории в поисках более подходящих местообитаний, но при этом не гарантируется их встреча с особями противоположного пола в следующем сезоне размножения и оставление ими потомства. Те же особи, которые остаются в месте выпуска, благодаря своей многочисленности сразу образуют свойственную виду пространственно-этологическую структуру с внутривидовыми отношениями и повышенной плотностью населения. Это обстоятельство исключает появление потомков с повышенной плодовитостью от неродственных родителей-интродуцентов, так как неспецифический механизм увеличения рождаемости в таких условиях не включается и появления избыточного прироста не происходит, что негативно сказывается на результатах работ по расселению млекопитающих.

Для успеха интродукции приплод должен значительно превосходить смертность, т. е. необходим «скачок» воспроизводства по сравнению с донорскими популяциями, численность которых, как правило, стабильна, а воспроизводство пониженное. Этот «скачок» может произойти в том случае, если образовавшиеся репродуктивные группы интродуцентов, состоящие из неродственных особей, к сезону размножения окажутся настолько малы, что не будут способны сразу сформировать пространственно-этологическую структуру, свойственную данному виду. Лишь в этом случае можно ожидать, что у их аутбредного потомства, родившегося в условиях слу-

чайного распределения мест рождения и низкой плотности населения, сформируется повышенный репродуктивный потенциал. Создавая новые поселения животных, целесообразно формировать из интродуцентов небольшие группы, выпускать животных малыми партиями на некотором удалении одна от другой. Каждая из таких групп даст высокопродуктивное потомство, из которого впоследствии возникнут первичные очаги интенсивного размножения. Последние, разрастаясь и соединяясь друг с другом, быстро обеспечат сплошное заселение большой территории.

Интенсивное расселение ондатры в Средней Европе с 1909 г. началось с выпуска всего 5 экземпляров в окрестностях Праги (Тимофеев-Рессовский и др., 1973). Известно, что популяция австралийских диких кроликов произошла всего от нескольких выпущенных зверьков (Литус, 1986). В Одесской области многочисленные поселения диких кроликов образовались в прошлом столетии тоже в результате интродукции всего нескольких пар (Шаталова, 1972). Вероятно, в указанных случаях выпущенные особи не являлись близкими родственниками, что и способствовало быстрому росту стартового поголовья. Наиболее впечатляющие результаты при расселении овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimm.) в Западной Гренландии получены выпусками зверей малыми партиями, по 13–15 особей на разные участки побережья. Через 20 лет численность созданного стада превысила 1500 голов, а еще через 2 года перевалила за 2000 (Лякин, 2001).

Однако выпуск животных малыми партиями чреват угрозой гибели особей ещё до начала размножения. Поэтому при расчёте норм выпуска следует принимать во внимание отход, чтобы к сезону размножения группы состояли из минимального числа производителей обоих полов. В случае большого отхода интродуцентов следует повторять подпуски новыми партиями для закрепления их в месте выпуска.

На успех интродукции должно влиять и качество выпускаемых животных. Если они взяты из популяций, находящихся в фазе

нарастания численности, то уже в первом сезоне размножения дадут большее количество потомков, так как выпускаемые самки будут иметь высокий репродуктивный потенциал. И, наоборот, взятые на фазе спада, произведут их немного, что может свести на нет все усилия создать необходимое количество производителей в начальный период интродукции. Отловленные нами в вымирающих поселениях суслики после выпуска в новые места обитания не образовывали устойчивых поселений, вероятно, по причине своих невысоких воспроизводственных возможностей. На фазе спада численности репродуктивные функции ослаблены у нескольких поколений диких кроликов (Дэвид, Кристиан, 1976). Существование самок пенсильванской полевки на фазе спада численности тоже имеет долговременные вредные последствия в отношении качества особей первых двух генераций (Mihok, Boonstra, 1992).

Указанные особенности интродукции млекопитающих проявляются и в условиях их лабораторного содержания. Образование лабораторных популяций происходит успешнее, если животные-основатели отловлены из группировок, находящихся на стадии роста численности. Из-за более высокой жизнеспособности и плодовитости норвежских леммингов, взятых на фазах нарастания и пика численности, рекомендуется создавать лабораторные колонии этих грызунов из животных, отловленных в период увеличения численности (Кузнецова, 1988). То же относится и к копытным леммингам, изымаемым из природы для лабораторного содержания. Для этих целей лучше подходят особи, отловленные на фазе подъема численности. Лемминги, которых отловили позже на фазе ее пика или спада, обладают пониженной жизнеспособностью и практически не выживают. Получить потомство от таких пар сложно (Бубличенко, 2005). Поэтому и для расселения в природе следует брать животных из молодых, растущих популяций. Еще в 1936 г. В. Б. Подаревский предложил отлавливать для расселения соболей в районах с интенсивным ростом их численности. Этим обеспечивалась большая вероятность их успешного размножения в местах реакклиматизации (Дорофеев, Шибанов, 1980).

Однако репродуктивный потенциал и жизнестойкость расселяемых особей не учитываются в рекомендациях по расселению сурков. В. И. Машкин (1997) рекомендует отлавливать сурков в колониях со средней и высокой плотностью, т. е. в сформированных поселениях, в которых размножение стабилизируется на невысоком уровне. Мы считаем, что сурков следует добывать либо с периферии крупных поселений, где интенсивное воспроизводство еще продолжается, либо из молодых, растущих, а значит еще малочисленных колоний, так как в них велика вероятность отлова высокоплодовитых особей. Хотя практически это сделать сложнее, но эффективность от выпуска окажется выше. Также рекомендовалось отлавливать и выпускать сурков семьями, чтобы не нарушать их социальную структуру (Машкин, 1997). Но именно нарушение социальной структуры группы вызывает вспышку размножения (Щипанов, Олейниченко, 1992; Petruszewicz, 1960), так необходимую для закрепления результатов интродукции. Выпуск сурков из старых поселений, да еще и прежними семьями, в которых велика доля родственных животных, чреват неудачей. Возможно, поэтому далеко не все выпуски сурков даже на заповедные территории оказывались успешными (Бибииков, 1989; Дежкин, 1993).

Генетический состав выпускаемых партий тоже имеет немаловажное значение. На Таймыре, где выпускались овцебыки, отловленные в разных изолированных природных популяциях Канады и США, скрещивание неродственных особей привело к повышению продуктивности стада и жизнестойкости молодняка. А на острове Врангеля, где выпускались звери одной популяции, вероятно, из-за инбредной депрессии скорость нарастания численности оказалась в 3 раза меньше, чем на Таймыре (Лякин, Царев, 2001).

Одним из важных факторов, способствующих появлению плодovитого потомства у интродуцентов, является не только первоначально низкая плотность населения выпущенных животных, но и разрушенная пространственно-этологическая структура. Если интродуценты подпускаются в уже сформированные и плотно населен-

ные пространственные группировки аборигенов, то изначальная структурированность их населения не дает возможности сформироваться высоко плодовитому потомству. Такие ситуации складывались при выпусках животных для «освежения крови». Известно, что, несмотря на распространенность этого мероприятия в прошлом, какого-либо заметного увеличения численности зайцев, белок и др. они не вызывали (Чесноков, 1989).

Наши многолетние наблюдения (1970–2012 гг.) за динамикой населения диких кроликов, существующих более 100 лет на склонах Хаджибейского лимана в Одесской области, показали, что территория, занятая поселением, не увеличивалась, хотя плотность обитания достигала в отдельные годы значительных величин, а свободное пространство для расселения кроликов всегда имелось в избытке. Пищу и места обитания зверьки могли бы найти в прилегающих к лиману лесопосадках и на соседних полях, однако выселения за пределы склонов не происходило. Освоения кроликами новых территорий могло бы вызвать временное нарушение пространственной структуры поселений путем их принудительного изгнания из мест обитания в результате их преобразования либо искусственным расселением небольшими партиями, что повысило бы интенсивность размножения у потомков рассредоточенных по территории животных.

Таким фактором, вызвавшим заселение кроликами новых территорий, явилось выгорание травы и кустарников летом 2007 г. на склонах Хаджибейского лимана между селами Палиево и Алтестово. Исключительно жаркая и сухая погода в июле способствовала распространению огня на половине заселенных кроликами угодий. Август и сентябрь выдались сухими, и вегетации растительности на выгоревших местах не наблюдалось. Кролики были вынуждены в поисках корма переселиться на оставшуюся не тронутой пожаром часть поселения, где смешались с живущими там особями. В результате вероятных неродственных спариваний должно было появиться потомство с проявлениями репродуктивного гетерозиса.

Увеличение населения кроликов в 2010–2011 гг. косвенно подтверждает наше предположение об увеличении прироста в результате включения внутривидового механизма повышения рождаемости. Рост численности, обусловленный этим обстоятельством проявился и в расширении границ заселенной кроликами территории более чем на 500 м.

Эффективность работ по интродукции можно повысить, не только путем создания условий для рождения потомков с проявлениями гетерозиса в местах выпусков, но и выпуском самок с уже высоким репродуктивным потенциалом. Их можно получать в условиях клеточного разведения, скрещивая особей из разных генетических линий, специально выведенных методами селекции. В настоящее время в зоокультуре разводятся многие виды животных, в том числе кабаны, олени, степной сурок, заяц русак и другие. Повышенная плодовитость самок ускорит преодоление порога негативных воздействий на стадии натурализации интродуцентов и будет способствовать последующему нарастанию численности.

Увеличение количества населения на фазе роста численности обусловлено не только повышением рождаемости, но и временным сокращением смертности взрослых особей из-за омоложения возрастного состава (см. главу 6). Поэтому при проведении интродукции следует стремиться выпускать молодых особей, которые гарантированно не погибнут от старости в ближайшие после выпуска годы и будут размножаться в течение жизни, увеличивая количество вселенцев. При выпусках животных, отловленных в природе, не исключена возможность выпуска большого количества старых особей, которые могут не дожить до сезона размножения. При расселении степных сурков рекомендуют отлавливать и выпускать их целыми семьями (Машкин, 1997). При этом неизбежно в выпускаемой партии окажутся взрослые и старые особи, которые в новом месте размножаться будут недолго. Выгоднее выпускать сурков-сеголеток, выращенных в неволе. Технология разведения их в зоокультуре разработана в Украине и России. Молодые особи спо-

собны размножаться в месте выпуска в течение 6–7 лет своей жизни, умножая количество поселенцев и повышая результативность мероприятия. Кроме того, выращенные в неволе особи, воспринимают место выпуска как место рождения и в дальнейшем оказываются филопатричными. Наши эксперименты по созданию искусственных поселений сусликов и диких кроликов это подтверждают. Если животные выпускаются в благоприятную и подготовленную для них среду обитания (в пустующие или заранее устроенные норы) молодыми, то они остаются в месте выпуска, не проявляя стремления к расселению. Выпускаемые нами дикие кролики, оставались в местах выпуска и в течение года использовали территорию радиусом не более 200 м. Молодняк оставался в месте рождения, не предпринимая попыток к расселению, что подтверждали ежегодные осмотры территории и зимние тропления следов по снегу. Аналогичная картина наблюдалась у крапчатого суслика. Выпущенные в старые норы сеголетки, оставались в месте выпуска и встречались там же в следующем году.

Методы увеличения численности эксплуатируемых группировок млекопитающих. Ограничения или запреты изъятия в целях увеличения численности млекопитающих или их расселения не всегда приводят к положительным эффектам, особенно в длительные временные периоды. Примером служат ситуации, когда в так называемых воспроизводственных участках и на заповедных территориях на юге Украины численность зайца-русака не достигает ожидаемых значительных величин, и не обеспечивает пополнение зайцами окрестных угодий. Она вполне понятна и объяснима с позиций наших представлений о популяционном механизме, регулирующем рождаемость. Как правило, на этих длительно неопромышленых участках плотность населения русака существенно не отличается от окрестных угодий, а нередко даже ниже, чем в них. Это связано с тем, что отсутствие изъятия в местах, наиболее благоприятных для обитания зайцев, вначале ведет к их локальному накоплению за счёт лучшего выживания, подселения с соседних участ-

ков и формированию пространственно-этологической структуры, а это включает популяционный механизм торможения воспроизводства. Из-за появления малоплодовитого потомства и отсутствия избыточного прироста внутривидовое «давление» снижается и смежные угодья не заселяются. Следовательно, естественным интенсивным рассадником дичи такие неэксплуатируемые группировки быть не могут.

По тем же причинам численность охотничьих животных может уменьшаться в заповедниках, где они не подвергаются прессу охоты, а внешние факторы не всегда достаточны для периодического разрушения пространственно-этологической структуры их группировок. В Байкало-Ленском заповеднике сократилось количество черношапочного сурка (Попов, 1999), прогнозируется вымирание некоторых видов копытных в Хоперском заповеднике (Марченко, 1999). В биосферном заповеднике «Аскания-Нова» сократились и впоследствии исчезли вольные группировки косули, кабана, поголовье оленя заметно сокращается (Полищук, 2001). К 2004 г. количество поселений степного сурка без видимых причин уменьшилось с 24 до 6 (Полищук, 2006). В филиале Украинского степного природного заповедника «Стрельцовская степь» численность степных сурков стала во много раз ниже, чем в его охранной зоне (Токарский и др., 1991). Заповедный режим оказывается неблагоприятным и для неохотничьих видов. Полностью исчез ранее многочисленный крапчатый суслик в заповедном участке «Стрельцовской степи» (Ссавці України..., 1999). В биосферном заповеднике «Аскания-Нова» за последние 20 лет резко сократились численности мышевки южной (*Sicista subtilis* Pall.) и серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) (Поліщук, 2012). За время существования заповедника «Михайловская целина» из 7 видов млекопитающих степного комплекса с его территории исчезли 4 вида: белозубка малая, большой тушканчик (*Allactaga major* Kerr.), серый хомячок и крапчатый суслик (Мерзлікін, 2012).

Примером выключения механизма повышения рождаемости и сокращения численности недостаточной эксплуатацией населения служит ситуация со степным сурком, ранее строго охраняемым в Украине и России. Численность в очагах переживания вида во второй половине XX столетия резко возросла, но добыча не проводилась или ограничивалась. Несмотря на охрану, в некоторых популяциях в конце столетия воспроизводство начало снижаться как в Украине (Токарский и др., 1991), так и в России (Руди, Сметанин, 1997). Мероприятиями по ограничению использования нельзя остановить естественное снижение численности сурков, вызванное уменьшением рождаемости. Необходима элиминация части особей, чтобы вызывать перегруппировки населения для поддержания высокого репродуктивного потенциала потомков. Установлено, что при изъятии 33% населения рождаемость в эксплуатируемых пространственных группировках степных сурков резко возрастает за счет увеличения количества размножающихся семей и увеличения среднего количества сеголетков в них, а изъятие до 17% не приводит к существенному увеличению рождаемости сравнительно с контролем (Холодная, Токарский, 1997).

В начале 1990-х годов в Украине обитало около 100 тысяч сурков (Токарский и др., 1991). В последующие годы их количество уменьшалось. С 1999 г. по 2007 г. по данным формы статистической отчетности 2ТП (охота) численность степного сурка в Украине сократилась с 83530 до 56417 особей. Ежегодный отстрел составлял от 330 (1999 г.) до 24 (2000 г.) особей, а изъятие для расселения от 776 (1999 г.) до 57 (2007) особей (Моніторинг біорізманії України). Такая слабая элиминация, к тому же проводимая только в некоторых поселениях, не способствовала масштабным перегруппировкам сурков. Неспецифический механизм повышения рождаемости не включался, население постепенно уменьшалось из-за недостаточного пополнения. Природные явления, способные вызвать массовую гибель и последующие перегруппировки сурков (весенние засухи, зимнее глубокое промерзание почвы), ве-

роятно, происходят реже, чем сроки существования отдельных поселений (20–30 лет) и не предотвращают их вымирание (например, в заповеднике «Аскания-Нова») путем увеличения рождаемости. Восстановление исторического ареала степного сурка еще не закончилось, а уже создались предпосылки для глубокого сокращения численности в заселенных им районах.

Эксперимент, проведенный Ю. А. Кузьминых и В. В. Ширяевым (1992), показал, что в условиях отсутствия промысла состояние популяции ондатры ухудшилось. Увеличения запасов не произошло, популяция “старела”, плодовитость самок оказалась ниже, чем на соседнем интенсивно опромышляемом озере. У белки после полной элиминации особей в хронологическом ядре микропопуляции численность резко возрастает за счёт интенсификации размножения иммигрантов и уменьшения уровня смертности (Павлов, Смышляев, 1974). Сходно изменяется и численность лесной куницы (*Martes martes* L.), что явилось поводом рекомендовать управлять популяциями этого вида по принципу “экологического вакуума” путём почти полного опромышления куниц на отдельных охотничьих участках (Ефимов, 1982).

Причиной снижения численности лося в Украине и России в конце прошлого столетия, на наш взгляд, тоже явилась недостаточная элиминация на фазе роста численности, которая не смогла приостановить естественное сокращение рождаемости. Быстрое нарастание численности лося отмечали на заповедных территориях в первые годы после введения охранного режима при еще низкой плотности населения. В Окском заповеднике за 12 лет численность лосей увеличилась в 25 раз, в Березинском – за 8–10 лет плотность населения лосей увеличилась в 7,5 раза (Данилкин, 1999). В эти периоды рождаемость у животных была особенно высокой. Однако устранение антропогенных воздействий в условиях полной заповедности не предотвратило последующие снижения численности. Если первое десятилетие заповедного режима в Окском заповеднике (с 1935 г.) сопровождалось быстрым увеличением численности лося,

то затем оно сменилось не менее резким сокращением поголовья (Кораблев и др., 1996), которое продолжается и поныне. В популяции интродуцированного пятнистого оленя в границах Хоперского заповедника снижение численности последовало после интенсивного роста (1955–1970), экологического «взрыва» (1970–1975) и, несмотря на заповедный режим, продолжается до сих пор (Карпов, 2011).

В 1950–1960-е годы численность лося в Восточной Европе многократно увеличилась, но изъятие их в процессе охоты было незначительным и составляло 1,5–10,3% послепромысловой численности (Данилкин, 1999). В конце фазы роста численности у млекопитающих, в том числе и у лося, начинается снижение рождаемости. Интенсивное изъятие могло бы задержать этот процесс, и высокие приросты сохранились бы дольше. В конце XX столетия общее поголовье лося в странах Феноскандии и в России было примерно одинаковым, но добыча лося в Феноскандии доходила до 60% от послепромысловой численности (Нюгрэн и др., 2007), ежегодная легальная добыча была в 15–20 раз выше, чем в России (Данилкин, 2009). Интенсивное изъятие, вероятно, задерживало формирование пространственной структуры населения и достижение пиковых значений численности, которые приводят к последующему снижению рождаемости.

Исследования динамики населения лося на Европейской территории России показали, что пику численности предшествовал пик прироста (рис. 9) (Боркин, Проняев, 2014). Используя опубликованные данные о показателях размножения лосей в Московской области в 1967–1980 гг. (Филонов, 1983), можно рассчитать различие приростов между наиболее слабым и интенсивным размножением. Если количество стельных лосих (21,6%) и среднее число эмбрионов на стельную самку (1,15) минимальны, то удельный годовой прирост на 100 самок составит 25 лосят. При максимальных тех же показателях (соответственно 98% и 1,40 эмбрионов) он составит 137 лосят. То есть годовой прирост у лосей может различаться почти в 5,5 раз. Благодаря высокому репродуктивному потенциалу и

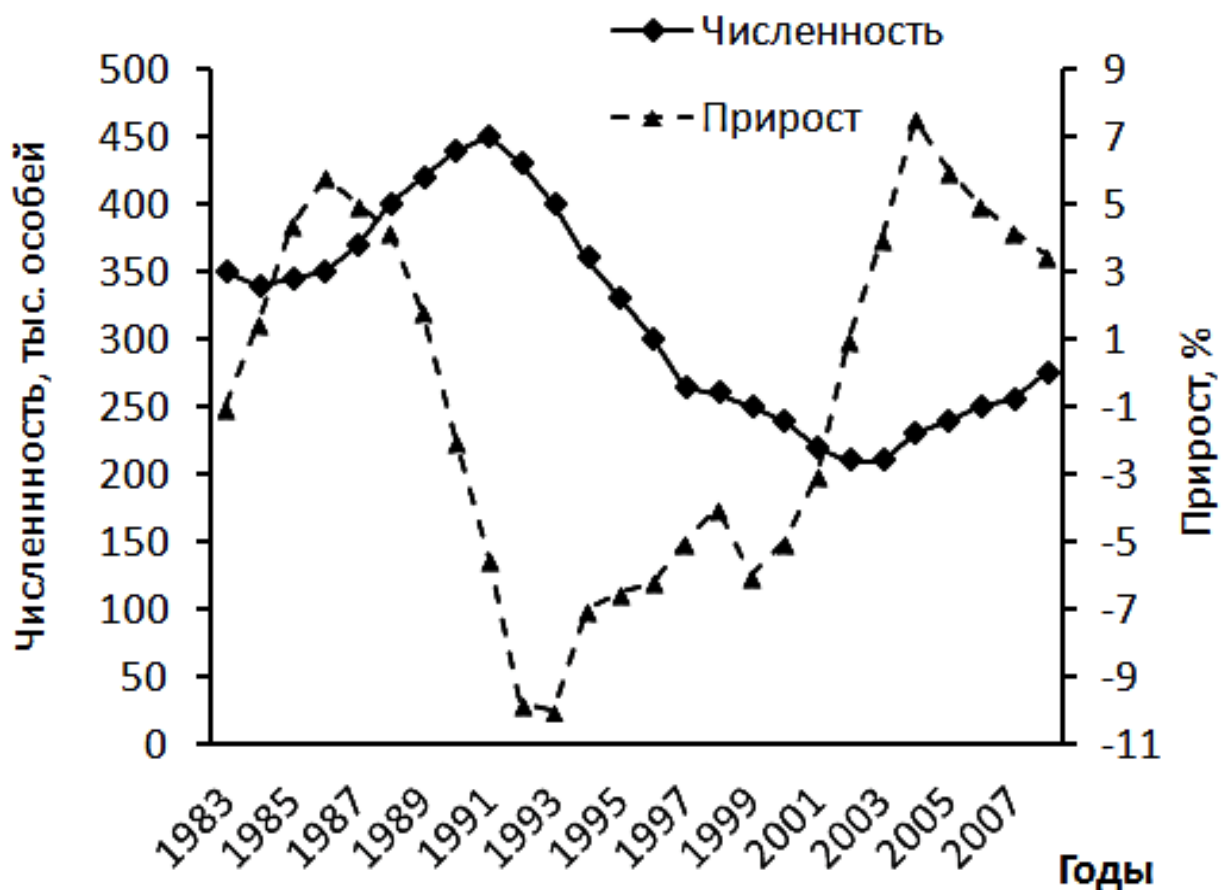


Рис. 9. Сглаженные по 5-ти точкам прирост и численность лося на Европейской территории России (Боркин, Проняев, 2014)

происходит ускоренное нарастание численности лося на фазе ее подъема, когда показатели воспроизводства максимальны.

Снижение численности лося восточной Европы в середине прошлого столетия было обусловлено сокращением приростов. В Дарвиновском заповеднике оно обеспечивалось многолетним снижением всех показателей размножения (Филонов, 1983). В Ленинградской области на фазе сокращения численности лося снижение воспроизводства происходило за счет уменьшения числа самок с двойнями, увеличения яловости и повышения смертности (Тимофеева, 1974). Снижение численности лося на Европейской территории России в конце XX столетия обусловлено сокращением рождаемости в 1987–1995 гг. (см. рис 9). Повышенное изъятие в ходе браконьерских охот в этот период только ускоряло снижение численности, которая уменьшалась естественным путем из-за гибели мно-

гочисленных старых особей, рожденных перед пиком численности и недостаточного прироста. Закономерным итогом глубокого сокращения численности и разрушения пространственной структуры явилось новое повышение приростов и начало соответствующего ее увеличения в первом десятилетии текущего столетия (см. рис. 9), несмотря на продолжающееся незаконное добывание и хищничество волка.

Незначительное изъятие особей на фазе нарастания численности не только экономически невыгодно так как недоиспользуется избыточный прирост, но приводит к последующему сокращению численности из-за уменьшающегося воспроизводства и еще большим хозяйственным потерям в будущем. Для продления периода повышенной рождаемости охотничьих видов млекопитающих нормы изъятия на фазе нарастания численности должны быть увеличены сравнительно с ныне практикуемыми.

Для получения большей продукции, возможно, выгодней полностью изымать отдельные пространственные группировки, в том числе, и население копытных «охотничьих ранчо» на огороженных территориях, а освобожденные угодья впоследствии заселять повторно, провоцируя экологический «взрыв». Так, репатриация соболей в незаселенные ими угодья каждый раз сопровождалась эффектом акклиматизационного «взрыва» (Бакеев, Синицын, 1994).

Перегруппировки населения можно вызвать нарушением экологической структуры путем изменения мест обитания. Таким способом началось возрождение украинских популяций степного сурка. Территории, где сохранялись последние сотни сурков, были распаханы, а уцелевшие особи, из разных частей прежних поселений переселились на неудобья, смешавшись между собой. Их численность стала быстро увеличиваться, благодаря возросшей генетической разнокачественности и высокому репродуктивному потенциалу потомков. Длительное обитание в стабильных условиях снова приводит к вымиранию пространственных группировок сурков даже в заповедниках (Попов, 1999; Полищук, 2006).

Использование неспецифического внутривидового механизма увеличения рождаемости для сохранения редких видов млекопитающих. Увеличение численности редких видов из-за невысоких приростов происходит медленно, в значительной мере только за счет снижения смертности в результате чрезвычайных мер охраны. Быстро увеличить репродуктивный потенциал редких видов можно включением неспецифического механизма повышения рождаемости путем скрещивания особей из разных популяций одного вида, близких видов или диких и одомашненных форм. При этом не только увеличится репродуктивный потенциал потомков, но в результате повышения разнокачественности наследственных признаков сформируется та экологическая пластичность организмов, которая позволит лучше адаптироваться к современным условиям существования, а природа получит материал для естественного отбора в этом направлении.

Целями сохранения редких видов животных являются не только поддержание видового разнообразия планеты, но и восстановление их хозяйственного использования и биоценотической роли. Для этого недостаточно сохранять обедненные генофонды, обуславливающие постоянный и невысокий репродуктивный потенциал самок. Гибридизация диких животных в природе достаточно обычное явление. Она является причиной увеличения не только разнокачественности, но и плодовитости гибридов. Гибридизация волков, диких кабанов, европейских лесных котов (*Felis silvestris* L.) и других видов, ранее малочисленных, с их одомашненными формами предшествовала началу увеличения их численности и расширению ареалов в XX столетии. Повышенный репродуктивный потенциал самок первых поколений способствует быстрому увеличению как естественных, так и искусственно создаваемых пространственных группировок млекопитающих.

Гибридизацию организмов в естественных условиях можно осуществлять подселением особей из других группировок или из

разных удаленных частей одной группировки. Для успеха гибридизации следует вселять однополые группы (например, самок), которые будут покрываться чужими неродственными самцами. Быстрое увеличение численности гибридных популяций обеспечит выполнение ими биоценотической роли, а также их хозяйственное использование. Экономический эффект от гибридизации очевиден. Численность дикого кабана (редкого в середине XX столетия) в Украине стала увеличиваться после неоднократных вселений в местные популяции зверей из других регионов и гибридизации с домашними свиньями (Волох, 2010). Зубробизоны успешно размножаются в кавказских лесах, заняв опустевшую экологическую нишу исчезнувшего кавказского подвида зубра.

Ускоренное восстановление хозяйственного значения и биоценотической роли редких видов млекопитающих возможно при специальном создании их экологических аналогов путем скрещивания с другими подвидами и одомашненными формами. В современных условиях глобального потепления генотипы редких животных неизбежно будут трансформироваться и адаптироваться к новым условиям существования, поэтому искусственное преобразование генофондов не противоречит природным процессам. Использование экологических аналогов не означает уничтожение генофондов редких видов. Они могут сохраняться в чистом виде в культуре, в условиях полувольного содержания, интродуцироваться в границах прежних ареалов. Но за пределами их исконного обитания экологические аналоги могут занять свободные экологические ниши быстрее и эффективнее благодаря включению неспецифического внутривидового механизма повышения рождаемости.

Использование отдельных пространственных группировок млекопитающих. Срабатывание популяционных механизмов регулирования рождаемости происходит на уровне репродуктивных групп, объединенных в конкретные пространственные группировки. Популяционный гомеостаз действует в каждой из них независимо от остальных, поэтому эксплуатацию млекопитающих можно ре-

гулировать в пределах отдельных группировок, являющихся частями популяций. Изъятие даже всех особей в одной части популяции не скажется на состоянии численности в остальных, где регуляция воспроизводства происходит самостоятельно и независимо от нее. Становится возможным использование в хозяйственных целях либо для дальнейшего расселения даже редких и «краснокнижных» видов, при создании локальных очагов промысловой плотности.

Если ждать естественного одновременного увеличения численности отдельных видов в пределах всего ареала, как это нередко практикуется, то вследствие популяционной регуляции в интенсивно размножающихся группировках рождаемость снизится, а образовавшиеся излишки особей вскоре вымрут от старости. На фазе снижения численности уменьшается и количество эмигрантов, поэтому заселение новых территорий и пополнение иммигрантами других группировок прекратится. В итоге общую численность и ареал популяции ограничение использования в отдельных ее интенсивно размножающихся группировках не увеличит.

Неспецифическая регуляция рождаемости участвует в масштабных вспышках численности млекопитающих. Увеличение воспроизводства обуславливает ускоренное нарастание численности населения пространственных группировок на фазе ее роста, на периферии расширяющихся ареалов млекопитающих и в начальный период интродукции особей в незаселенные места обитания. Использование мероприятий, основанных на внутрипопуляционной регуляции перспективно в хозяйственной деятельности, т. к. помогает интенсифицировать размножение животных и повысить выживаемость особей. Неспецифическая регуляция рождаемости – основа не только внутрипопуляционной динамики численности млекопитающих, но и мероприятий по их сохранению и хозяйственному использованию.

ГЛАВА 6

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Динамика численности временно изолированных пространственных группировок млекопитающих (в отсутствие значимого миграционного обмена) является результатом сложных взаимодействий внешних факторов, продолжительности жизни особей данного вида и внутривидовой регуляции рождаемости и смертности. Они специфичны для каждого вида и для каждого местобитания. Однако, несмотря на многообразие форм динамики численности, можно выделить и общие закономерности ее изменений у разных видов млекопитающих, основанные на общих принципах передачи наследственной информации, на конечности жизни всех организмов, на механизмах регулирования рождаемости и других.

Неизбежность снижения численности после ее увеличения, вызванного временным повышением приростов

Численность пространственных группировок млекопитающих редко остается стабильной длительное время. Кривая ее динамики совершает стохастические колебания, но иногда в них просматриваются закономерные изменения: период увеличения населения сменяется сходным по величине периодом его уменьшения. Такие многолетние изменения называют циклическими (Башенина, 1977). В циклах численности млекопитающих различают фазы ее увеличения, пика, снижения и депрессии. Примеры циклических изменений численности приведены на рис. 10. Так как повышение репродуктивного потенциала самок одного-двух поколений сменяется его снижением в последующих поколениях до исходного уровня, то и этот процесс следует считать циклическим. Увеличение численности населения, обусловленное временным повышением рождаемос-

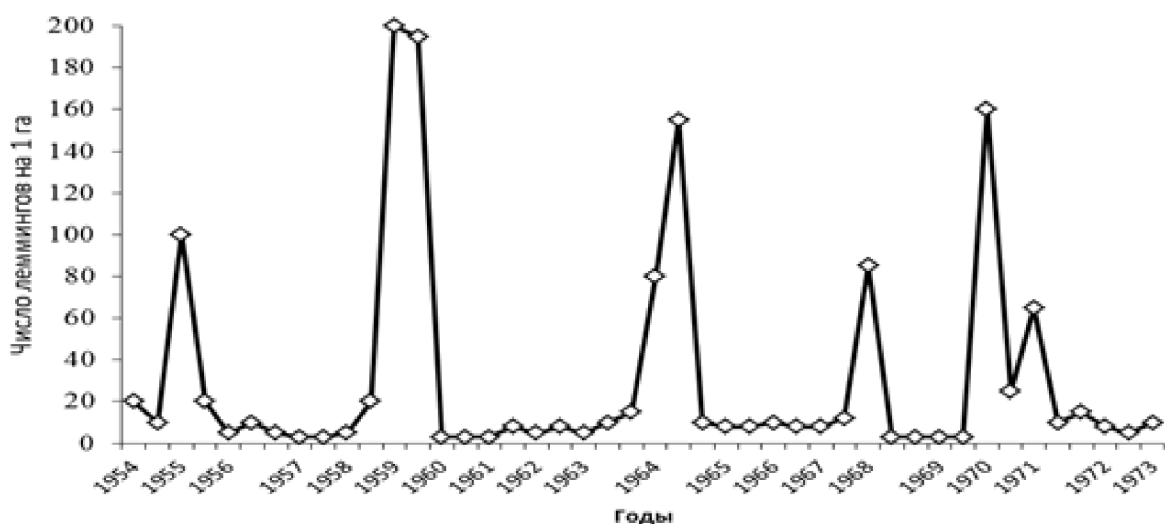
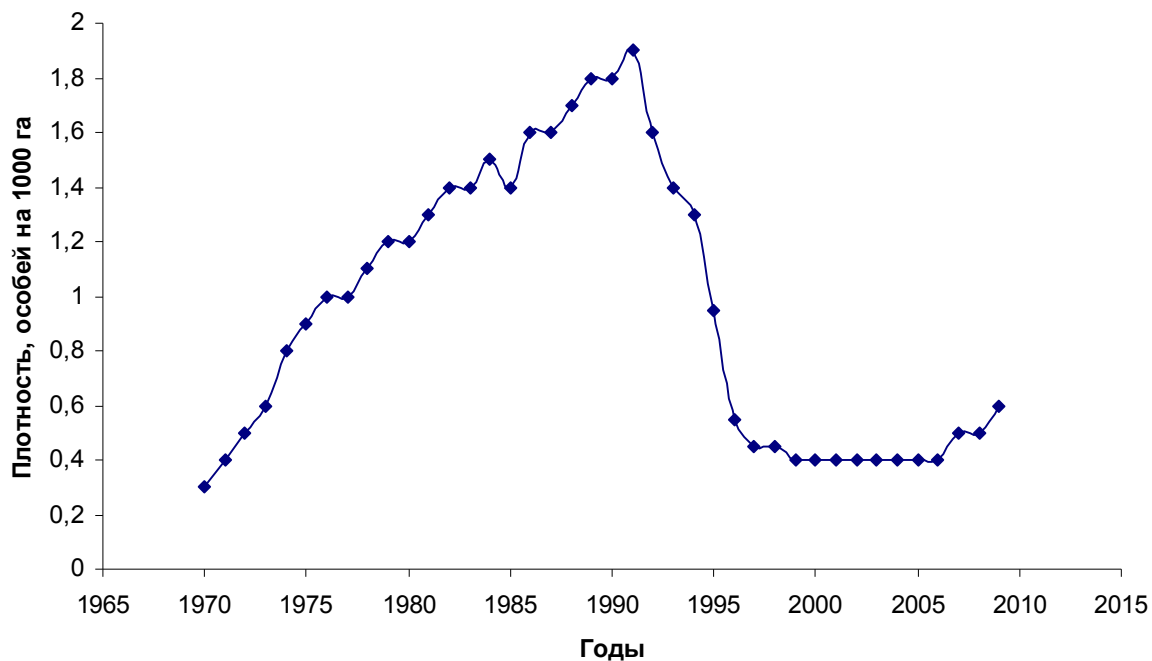


Рис. 10. Варианты динамики численности млекопитающих. Вверху: динамика численности лося в Западном регионе Украины (Хосцький, 2012); внизу: динамика численности сибирского лемминга на Аляске (Bunnell et al., 1975).

ти должно неизбежно завершиться возвратом к исходным величинам, бывшим до начала ее подъема в результате вымирания всего «сверхнормативного» населения по достижении предельного возраста жизни избыточных особей.

Формирование и последующее развитие цикла численности с участием внутривидовых механизмов регулирования рождаемости демонстрирует изученная нами история отдельных поселений крапчатого суслика. Синхронизация повышения плодовитости у всех самок происходит после заселения сусликами нового местообитания. Родительские пары образуются из особей, ранее обитавших в разных частях прежнего поселения, в разных репродуктивных группах, обладающих определенной спецификой генотипов. Поэтому одновременно у всех их потомков увеличивается репродуктивный потенциал, реализация которого обуславливает высокие приросты населения. После достижения максимальных значений годовой прирост постепенно сокращается в результате уменьшения плодовитости самок, повышения среди них доли яловых особей и увеличения эмбриональной смертности. На пятый год после максимального значения он сокращается на треть (рис. 11). В последую-

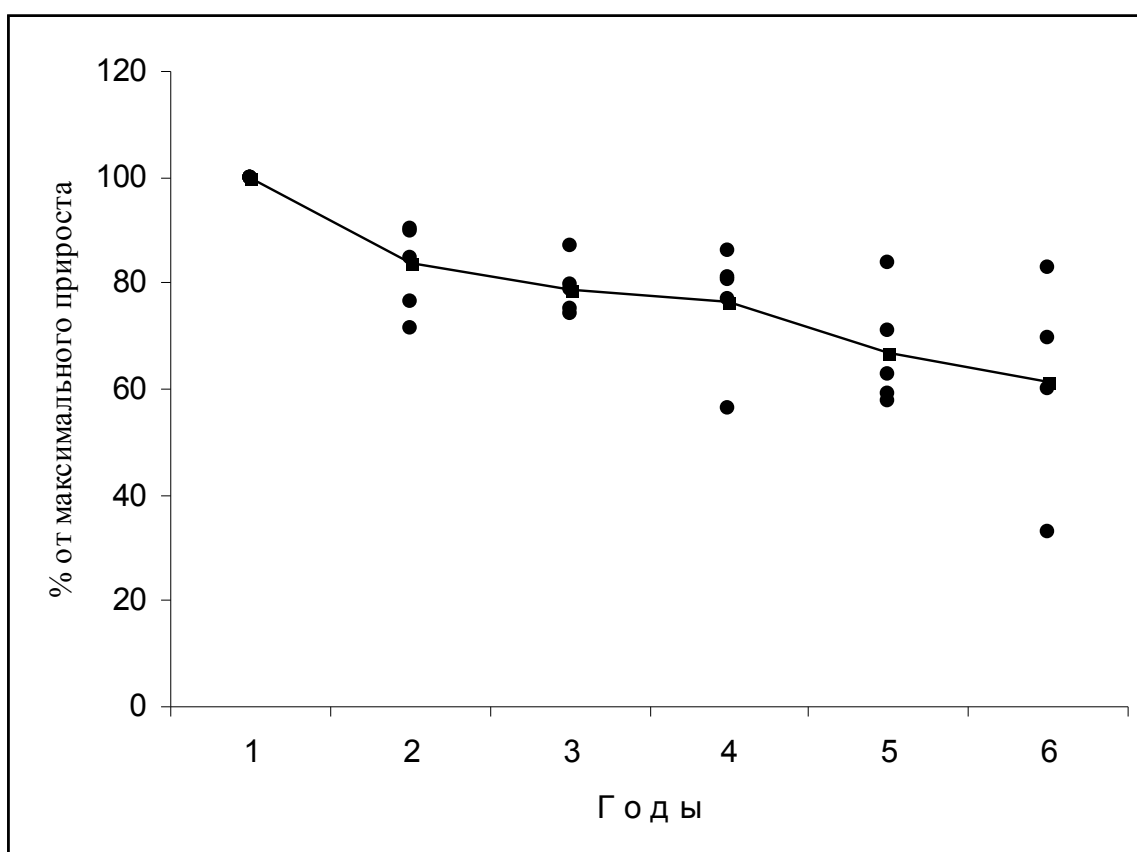


Рис. 11. Снижение годовых приростов (в % от максимального прироста) на протяжении 6 лет в пяти временно изолированных поселениях крапчатого суслика. Одесская область

щие годы плодовитость самок стабилизируется на невысоком уровне. Но численность сусликов продолжает снижаться, так как повышенная рождаемость в первые годы образования поселения обуславливает в будущем и повышенную смертность от физиологической старости тех особей, которые ранее образовали избыток населения. Если сначала весной преобладают годовалые суслики, то на 4–6 годах существования поселения большинство составляют старые особи самых многочисленных поколений, родившиеся в первые годы его формирования (рис. 12). Поэтому смертность через 3–4 года после

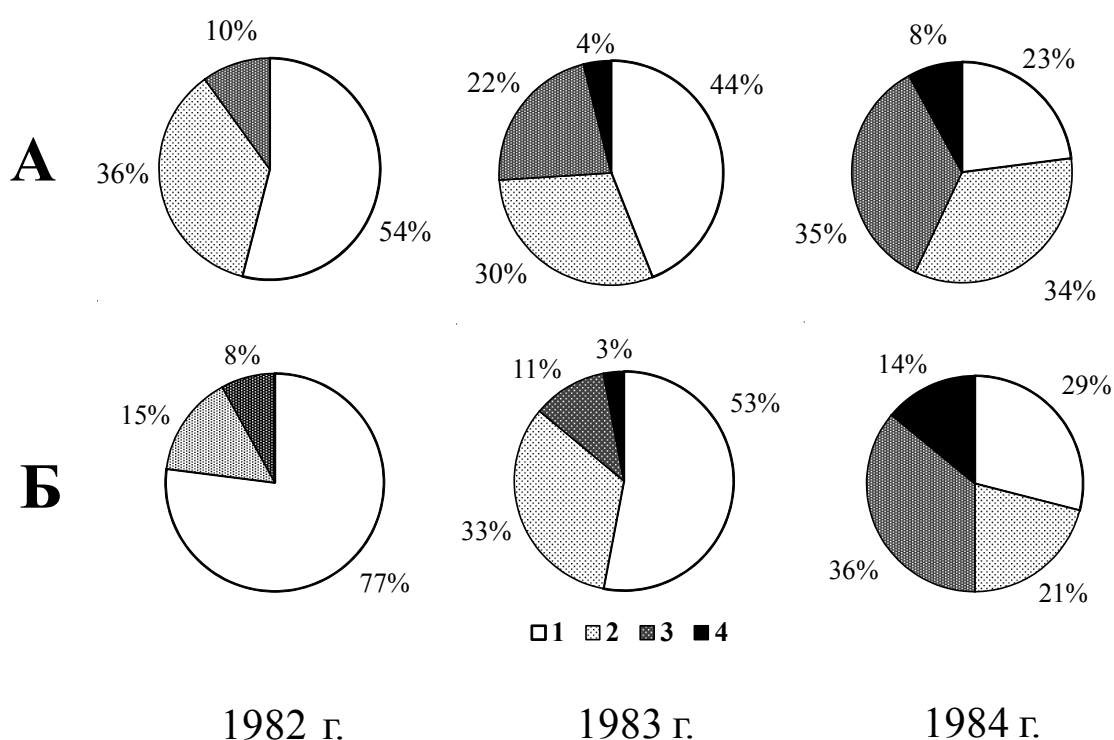


Рис. 12. Изменения возрастного состава поселения крапчатого суслика на люцерновом поле на четвертый – шестой годы после заселения его сусликами. А – самцы; Б – самки. Возрастные группы: 1 – годовалые; 2 – двухлетние; 3 – трехлетние; 4 – четырехлетние

максимального прироста, увеличивается из-за массового вымирания особей, достигших предельного возраста жизни. Сокращение численности ускоряется за счет снижения выживаемости молодых

сусликов (более чем в 2 раза) уже через несколько лет после начала образования поселений (Лобков, 2006). У других видов млекопитающих повышения численности, вызванные временным увеличением приростов, завершаются аналогично последующим вымиранием всего избыточного населения, появившегося в результате временного повышения рождаемости. Гибель от болезней, врагов и других причин только ускоряет ее снижение.

Ограниченность увеличения численности пространственной группировки млекопитающих за один цикл изменения рождаемости

Одновременно может существовать несколько поколений данного вида. Если численность каждого поколения условно принять одинаковой и обозначить как $Ч$, то общая численность будет выражаться как $Ч \times n$, где n – количество поколений, соответствующее количеству возрастных групп. Появление в результате размножения нового поколения ($n + 1$) будет сопровождаться вымиранием одного из предыдущих, срок жизни особей которого к этому времени истек. Общая численность стабилизируется на постоянном уровне. Но разные поколения испытывают различные внешние воздействия, определяющие уровень их смертности. На численность поколений влияют и колебания рождаемости. Эти факторы в совокупности сказываются на величине годового прироста. Поэтому общая численность населения изменяется вслед за динамикой численности отдельных поколений. На фазе роста населения численность первых одного – двух поколений больше, чем последующих ввиду повышенной рождаемости у их родителей.

После уменьшения репродуктивного потенциала у самок следующих поколений и его стабилизации на невысоком уровне дальнейшее размножение не приведет к увеличению численности, так как после вымирания наиболее многочисленных первых поколений добавление каждого следующего поколения будет компенсироваться убылью одного сходного по численности состарившегося по-

колениа. Поэтому ограниченное количество исходного поголовья не способно произвести неограниченное количество потомков за один цикл изменения приростов, обусловленных, прежде всего, изменениями рождаемости. Мы не раз наблюдали то, что поля люцерны площадью 100 га и более за 3–4 года заселялись крапчатым сусликом не полностью. Ожидать дальнейшего расширения границ поселения не приходилось, т. к. избыточный прирост прекращался в результате снижения рождаемости, а смертность увеличивалась за счет вымирания состарившихся особей. Аналогично складывалась ситуация с выпущенными в природу дикими кроликами. Первые годы их количество и занятая ими территория увеличивались, а затем стабилизировались на определенном уровне.

Вспышка численности в группе особей, обусловленная одним циклом изменения рождаемости, имеет пределы, связанные с количеством ее основателей. Образно говоря, каждый экологический «взрыв» характеризуется определенной «мощностью», зависящей от первоначального количества особей его запускающего. Чем их больше, тем больше производимых ими потомков и тем большее пространство будет заселено. Но почему в таком случае многократно увеличивалось население некоторых видов млекопитающих (ондатры в Евразии, дикого кролика в Австралии и др.) и заселенные ими пространства в результате интродукции небольшого числа особей? Ответить на вопрос можно предположительно, исходя из представлений о внутривидовой регуляции рождаемости.

Численность образующейся пространственной группировки нарастает, благодаря повышенному репродуктивному потенциалу самок первых поколений. С образованием пространственно-экологической структуры у самок следующих поколений рождаемость снижается. Показатели размножения возвращаются на исходный невысокий уровень, а прирост со временем нивелируется смертностью. Численность стабилизируется, а новые пространства не заселяются из-за недостатка дальних мигрантов, количество которых наибольшее при высокой плотности населения и малое при низкой. Та-

кое состояние продолжается до тех пор, пока внешние факторы (катастрофические природные явления, антропогенные воздействия и др.) не заставят особей выселяться в поисках других мест обитания, где они будут формировать новые пространственные группировки. В каждой из них вновь включается механизм увеличения рождаемости, и общая численность увеличивается в результате суммирования населения уже нескольких интенсивно размножающихся пространственных группировок. Так периодические нарушения пространственно-этологической структуры способствуют включениям механизма увеличения рождаемости, ведущим к увеличению общей численности населения и расширению заселенных территорий.

В качестве примера приведем гипотетическую ситуацию с динамикой поселений крапчатого суслика в сельскохозяйственных угодьях. В период наших исследований в Северо-Западном Причерноморье в структуре посевных площадей одного агрохозяйства многолетние травы, как правило, занимали одно поле площадью в несколько десятков гектаров. За 3–4-летний период их культивации поселения сусликов развивались путем интенсивного размножения, достигая численности в несколько сот или тысяч особей. Распашка полей с состарившимися посевами люцерны сопровождалась посевом люцерны на новом поле, которое располагалось поблизости. Из-за недостатка пищи в результате распашки территории их прежнего поселения суслики выселялись в окрестные угодья. Те из них, которые на своем пути встречали новое люцерновое поле, становились основателями дочернего поселения. Его численность через несколько лет приближалась к численности бывшего (материнского) поселения. Суслики, которые поселялись на посевах других сельскохозяйственных культур, вскоре вымирали от старости, а рожденные ими сеголетки погибали зимой, не успев подготовиться к спячке, из-за ранней уборки урожая зерновых и запашки стерни, уничтожающей укрытия и запасы кормов (Лобков, 2003).

Если предположить, что люцерной вновь засевали не одно поле, а, например, пять, и на каждом из них суслики образовали бы новые поселения, где высокая плодовитость самок обуславливала бы

повышенные приросты, то численность этих пяти дочерних поселений в 5 раз превзошла бы численность материнского. Если бы полей было 10, то и численность увеличилась бы десятикратно. Именно такие процессы постоянно происходили в середине XIX столетия в начале сельскохозяйственного освоения степной зоны и со временем привели к повсеместному распространению крапчатого и малого сусликов (см. главу 5). Из спорадически встречающихся видов они постепенно в течение нескольких десятилетий XIX столетия превращались в массовых вредителей, о чем свидетельствуют исторические документы (разные выпуски «Издания Херсонской земской управы» и др.)

Экологический «взрыв» численности млекопитающих обусловлен одновременным и массовым появлением новых пространственных группировок, в которых население увеличивается в ходе одного цикла изменений рождаемости. Чем больше таких группировок образуется, тем больше подъем общей численности и охваченное им пространство.

Зависимость изменений численности от возрастной структуры населения

Вследствие омоложения населения в результате интенсивного воспроизводства в замкнутых пространственных группировках млекопитающих временно уменьшается величина смертности. Взрослые особи предельного возраста в них малочисленны, поэтому их вымирание от физиологического старения организма на величину общей смертности влияет незначительно. Она увеличивается в то время, когда вымирают особи наиболее многочисленных поколений, родившиеся в период интенсивного размножения (рис. 13).

На фазах максимума и снижения численности общая смертность (сумма смертности от внешних факторов и смертности, связанной с физиологическим старением организмов) оказывается большей, чем на предшествующей фазе увеличения численности, имен-

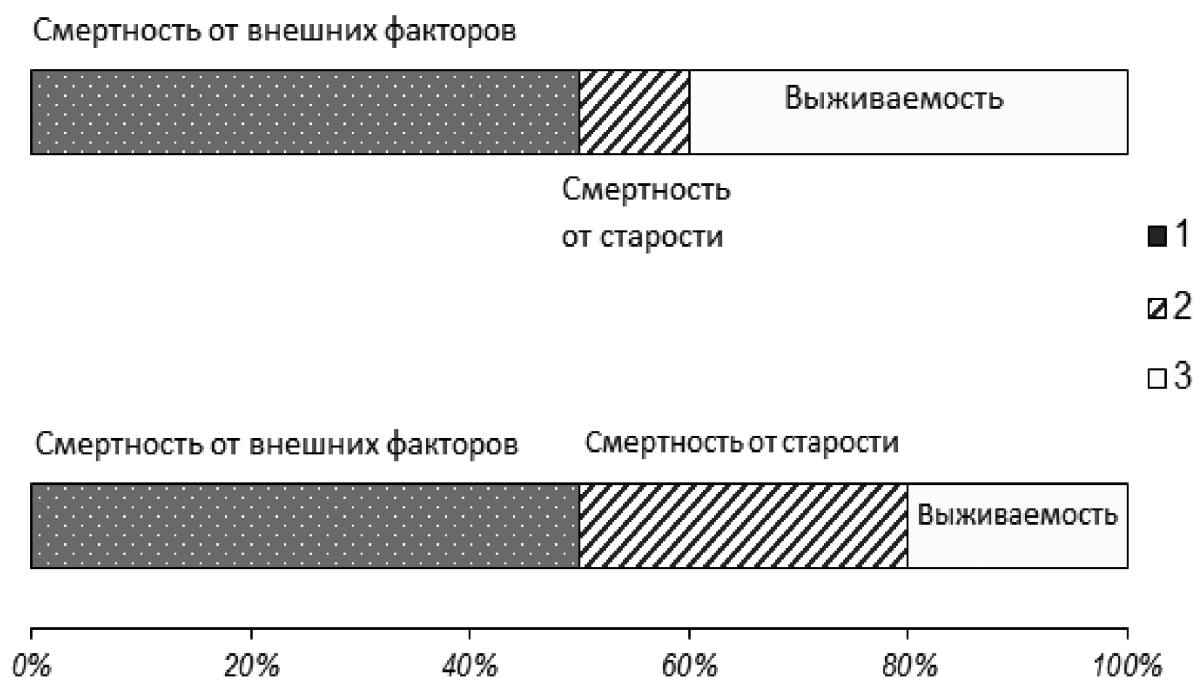


Рис. 13. Схема зависимости выживаемости особей от возрастного состава населения пространственной группировки млекопитающих между двумя сезонами размножения при условии постоянного давления внешних факторов (врагов, болезней и др.): вверху – на фазе роста численности при низкой доле старых особей; внизу – на фазах пика и снижения численности при повышенной доле старших возрастных групп; 1 – доля молодых и средневозрастных особей, погибших от внешних факторов; 2 – доля старых особей, погибших от причин, связанных с физиологическим старением организма; 3 – доля выживших особей

но из-за повышения величины гибели многочисленных состарившихся особей. Смертность, связанная с физиологическим старением организма, – одна из основных составляющих общей смертности. Она добавляется к количеству особей, погибающих от внешних воздействий. Если последующие поколения вследствие снижения рождаемости оказываются малочисленными, то они не могут компенсировать массовое вымирание особей предельного возраста из более многочисленных возрастных групп, что ускоряет сокращение населения. Например, летом 1977 г. в фазе снижения численности самцы копытного лемминга перезимовавших и весенних гене-

раций в сумме составляли 82,7%, а самки – 76,4% (Чернявский, Ткачев, 1982). Учитывая невысокую продолжительность жизни леммингов, до следующего сезона размножения имели шанс дожить только особи из последних весенних генераций, и немногие особи, родившиеся в начале лета, составлявшие лишь пятую часть популяции (17,3% самцов и 23,6% самок), при условии исключения их гибели от врагов и болезней в осенне-зимний период. Потомства от выживших леммингов в следующем после пика численности сезоне размножения оказывается недостаточным для поддержания прежнего уровня численности. Наступающая в связи с этим ее депрессия объясняется предыдущим снижением рождаемости из-за раннего прекращения размножения (в летний период), крайне простой возрастной структурой и короткой продолжительностью жизни леммингов (меньше года), что обуславливает резкое сокращение населения уже в следующий после пика год.

Многие виды полевок тоже имеют продолжительность жизни около года (Башенина, 1977). Зимой размножение рыжих полевок прекращается, особи из старших возрастных групп, родившиеся предыдущей весной, вымирают интенсивнее младших, поэтому величина зимней смертности связана с относительной численностью этих возрастных групп в популяции (Башенина и др., 1981). Рассматривая снижение численности лесной мыши с октября 1944 г. и до февраля 1945 г. в 4,5 раза, Н. В. Башенина (1977) указывает, что большинство погибших (77,9% популяции) приходилось на взрослых особей первой генерации прошлого года, зимующих вторую зиму, т. е. достигших предельного возраста жизни. В отсутствие пополнения населения в результате сезонного прекращения размножения вымирание особей старших возрастных групп приводит к значительному сокращению численности. Поэтому для краха размножившихся популяций мелких грызунов с непродолжительной жизнью не обязательны вспышки инфекционных заболеваний, стресс, хищничество врагов и другие воздействия. Достаточно снижения рождаемости, и численность автоматически сократит-

ся, когда избыточное население неизбежно вымрет от физиологической старости. В структуре общей смертности смертность, обусловленная причинами, связанными со старением организмов, является внутривнутрипопуляционной составляющей, которая не зависит от внешних факторов.

Зависимость изменений численности от выживаемости особей

Особь, рожденная в начале увеличения численности и происходящая, в основном, от неродственных родителей, могут обладать не только повышенной рождаемостью, но и повышенной жизнестойкостью, обусловленной гетерозисом. Вероятно, поэтому выживаемость песцов до начала промысла наиболее высока (достигает 60%) на фазе подъема численности и наименьшая – на фазе снижения численности и депрессии размножения (около 21%) (Шиляева, 1982). Средняя выживаемость взрослых (2+) лисиц, рожденных на пике численности, составила 0,59, а рожденных при ее депрессии – 0,50 (Корытин, 2011). В ходе динамики численности зайцев изменяются не только показатели размножения, но и выживаемость особей, которая не является постоянной величиной и различается на фазах подъема и спада численности. Выживаемость взрослых американских зайцев беляков в течение года в период подъема численности была большей (0,28), чем в период ее спада (0,13) (Meslow, Keith, 1968).

Численность разных видов млекопитающих на фазе ее роста увеличивается за счет лучшей выживаемости не только взрослых, но и молодых особей. Так, на начальном этапе акклиматизации овцебыков в Якутии наблюдали высокую жизнеспособность телят. Повышенная жизнестойкость молодняка этого вида в первые годы после интродукции отмечена и на Таймыре (Кирилин и др., 2011).

Мы сравнили показатели средней выживаемости молодых крапчатых сусликов в поселениях с увеличивающейся численнос-

тью и в давно существующих, где она в течение нескольких лет была стабильной или снижалась. Выживаемость сусликов на первом году жизни рассчитывали на основании установленных показателей размножения, выживаемости взрослых самцов и самок, соотношения взрослых и молодых особей весной (Лобков, 1999, 2006) следующим образом. Средний показатель плодовитости (Π) для 7 молодых поселений составил $7,25 \pm 0,27$ эмбрионов. При допущении, что размножаются все самки, количество родившегося весной молодняка равняется количеству сохранившихся ко времени его рождения матерей, которое составляет половину от всех проснувшихся самок – N , умноженному на среднюю плодовитость (Π), что составит $0,5N \times \Pi$ или в рассматриваемом случае $0,5N \times 7,25$.

К весне следующего года из этого количества сохранится только часть молодых особей: $0,5N \times 7,25 \times K$, где K – коэффициент их выживаемости за первый год жизни. Чтобы рассчитать этот коэффициент необходимо отнести численность молодых сусликов после пробуждения к численности новорожденных.

Если численность проснувшихся самок обозначена выше как N , то численность проснувшихся самцов, которых в среднем пробуждается в 1,3 раза больше, чем самок (Лобков, 1999) составит $1,3N$. Через три недели после окончания пробуждения от спячки, во время массового рождения молодняка, численность самцов достигает минимальной величины. Коэффициент выживаемости перезимовавших самцов к этому времени составляет 0,21 (Лобков, 1999), и их количество будет выражаться так:

$$1,3N \times 0,21 = 0,273N.$$

Если пренебречь величиной гибели самцов в период выкармливания молодняка и в последующий период их пониженной наземной активности и допустить, что численность взрослых самцов остается постоянной с конца весны, когда она минимальна, до весеннего пробуждения в следующем году (как показано нами (Лобков, 1999), смертность сусликов в период спячки от истощения в Северо-Западном Причерноморье маловероятна) то, зная соотно-

шение молодых особей и взрослых самцов среди перезимовавших сусликов (это выясняется обловом всех нор-«веснянок» на контрольных площадках по мере пробуждения сусликов), можно рассчитать коэффициент выживаемости сеголеток на первом году жизни следующим способом.

В изученных нами 7 формирующихся поселениях соотношение молодых особей предыдущего года рождения и взрослых самцов при пробуждении равнялось 5,15 (соответственно $n = 206$ и $n = 40$ особей).

$$\begin{aligned} \text{Из уравнения:} \quad & 0,5N \times \Pi \times K : 0,273N = 5,15, \\ \text{или} \quad & 0,5N \times 7,25 \times K : 0,273N = 5,15, \\ \text{или} \quad & 3,625N \times K : 0,273N = 5,15, \\ \text{или} \quad & 13,28K = 5,15 \end{aligned}$$

вычисляем K равное: $5,15 : 13,28 = 0,39$. Это означает, что в формирующихся поселениях из сотни молодых сусликов выживают только 39, а остальные 61 погибают.

Иная выживаемость в 5 давно сформированных поселениях, расположенных на целине. Средний показатель плодовитости (Π) в них составил $5,12 \pm 0,40$ эмбрионов, а соотношение молодых особей и взрослых самцов составило 1,59 (в период пробуждения было отловлено 145 самцов и самок предыдущего года рождения и 91 самец старше одного года).

$$\begin{aligned} \text{Из уравнения:} \quad & 0,5N \times \Pi \times K^1 : 0,273N = 1,59, \\ \text{или} \quad & 0,5N \times 5,12 \times K^1 : 0,273N = 1,59 \\ \text{или} \quad & 2,56N \times K^1 : 0,273N = 1,59 \\ \text{или} \quad & 9,38K^1 = 1,59 \end{aligned}$$

следует, что K^1 равняется 0,17. Таким образом, коэффициент выживаемости молодых сусликов в старых поселениях за первый год жизни K^1 равняется 0,17, т. е. из каждой сотни сеголеток выживают 17, а остальные 83 погибают. Средняя выживаемость сеголеток в молодых формирующихся поселениях более чем в 2 раза выше, чем в давно сформированных, что вместе с повышенной плодовитостью обуславливает нарастание численности.

Гибель молодых крапчатых сусликов на первом году жизни, составляет в разных поселениях от 61 до 83%. Сходная величина гибели молодых особей у малого суслика. Установленная методом массового кольцевания, она составила 68,5% (Калабухов, Раевский, 1935). В молодых поселениях крапчатого суслика смертность увеличивается в череде поколений. В поселениях, расположенных на посевах люцерны и достигших возраста 4–5 лет, величина гибели приближается к значениям, установленным нами для старых поселений в естественных местообитаниях. Так, в одном таком старом поселении на поле люцерны у с. Сычавка в 1982 г. погибло 79%, а в 1983 г. – 87% сеголетов.

У других видов млекопитающих проявляется та же тенденция различной выживаемости молодых особей, рожденных на разных фазах динамики численности, как и у сусликов (табл. 20).

Таблица 20

Выживаемость молодых особей некоторых видов млекопитающих при разных направлениях изменений численности

Вид млекопитающего	Выживаемость		Авторы исследований
	при увеличении численности	при снижении численности	
Крапчатый суслик	0,39	0,17	Лобков, 1999
Лисица	0,75	0,35	Корыгин, 2002
Заяц беляк	0,24	0,03	Meslow, Keith, 1968

Наибольшая она у особей, рожденных на фазе увеличения численности. В сочетании с повышением плодовитости самок она обуславливает то увеличение прироста в ходе формирования пространственных группировок млекопитающих, благодаря которому пре-

одолеваются порог негативных воздействий и численность нарастает. Пониженная выживаемость на фазе ее снижения, в сочетании с невысокой рождаемостью в этот период обуславливают быстрое сокращение населения. В связи с разной смертностью молодых песцов на фазе роста численности их доля дополнительно повышается, а на фазе ее снижения – дополнительно уменьшается (Шиляева, 1982), что ускоряет изменения численности.

В начале фазы увеличения численности первые поколения самок, обладающих наиболее высоким репродуктивным потенциалом, немногочисленны и поэтому не могут обеспечить значительное пополнение населения. У долго живущих видов они несколько сезонов размножаются совместно со своими потомками, увеличивая прирост населения, но не доживают до пиков численности. Период от начала ее подъема до максимальных значений, как правило, занимает большее время, чем продолжительность жизни первых поколений. Их роль заключается в увеличении количества производителей, обладающих более низким репродуктивным потенциалом, но которые, благодаря своей многочисленности, обеспечивают высокий прирост населения, формирующий пик численности. Поэтому период нарастания численности длится на протяжении жизни не менее одного поколения. Образно говоря, первые наиболее плодотворные поколения, размножаясь, выступают «детонатором» последующего экологического «взрыва» численности.

Связь длительности одного цикла численности с продолжительностью жизни особей

Периоды увеличения численности разных видов млекопитающих сходны по длительности, выраженной в продолжительностях жизни поколений. Фаза нарастания численности у пятнистого оленя (*Cervus nippon* L.) в Хоперском заповеднике заняла 15 лет (Карпов, 2011), что соответствует жизни 2,5 поколений при ее продолжительности в 6 лет (Рожков и др., 2009), у сайги в Северо-Запад-

ном Прикаспии подъем численности длился 8–12 лет (Сидоров, Букреева, 1999) и соответствовал в среднем жизни 2 поколений.

В зависимости от продолжительности жизни того или иного вида млекопитающих период высокой численности должен соответствовать продолжительности жизни наиболее многочисленных поколений. У долго живущих видов, со сложной возрастной структурой даже полное прекращение размножения не может привести сразу к заметному сокращению населения, благодаря присутствию в популяции многочисленных возрастных групп. Их вымирание от старости происходит постепенно, обуславливая плавное снижение численности. Пик численности сайги в двух исследованных циклах численности занимал 2–3 года (Сидоров, Букреева, 1999). Обновление поколений сайги в природе – 3–5 лет (Фадеев, 1980). У зайца беляка в Якутии высокая численность даже при снижающемся воспроизводстве удерживалась на высоком уровне 3 или 4 года (Наумов, 1960а), что соответствует средней продолжительности жизни одного поколения зайцев. У водяной полевки максимальная численность удерживается не более двух лет подряд при продолжительности жизни 1–2 года (Пантелеев, 2010). Соответственно и снижение численности занимает такой же промежуток времени, как и ее нарастание.

Если измерять продолжительность одного цикла численности в календарных годах, то циклы долго и недолго живущих видов существенно различаются, например, у лося и сибирского лемминга (см. рис. 10). У мелких млекопитающих циклы численности завершаются за 3–4 года, а у крупных делятся десятилетиями. Если сравнивать циклы численности, используя в качестве единицы масштаба измерений продолжительность жизни особей каждого вида, то их длительности оказываются относительно сходными. Период одного цикла численности у землероек составляет 3–4 года (Щипанов, Олейниченко, 1993; Шефтель, 1999), что соответствует трех-четырёхкратной средней продолжительности жизни. У лося, живущего в среднем 8 лет (Филонов, 1983), цикл численности в среднем

продолжается почти 4 десятилетия (Peterson et al., 1984) и соответствует продолжительности жизни 4–5 поколений.

Данные по соотношению продолжительности жизни и циклов численности млекопитающих, приведены в таблице 21. Они взяты

Таблица 21

Характеристики продолжительности циклов численности и продолжительности жизни особей разных видов млекопитающих

Вид	Длительность цикла численности в годах (автор)	Продолжительность жизни особей в годах (автор)	Длительность цикла численности в продолжительностях жизни особей
Мышь полевая	4–5 Наглов (2006)	< 1 Наглов (2006)	4 – 5
Лемминг копытный	3–4 Чернявский, Ткачев, (1982)	< 1 Чернявский, Ткачев, (1982)	3–4
Суслик крапчатый	10–12 наши данные	3 наши данные	3–4
Слепушонка	9–12 Евдокимов (2001)	3 Евдокимов (2001)	3–4
Сурок степной	17 Сиренко (1983); 22 Абеленцев и др. (1961)	4 Машкин (1997)	4–5
Лось	38 ± 13 Peterson (1984)	8 Филонов (1983)	3–6
Олень северный	35–40 Абатуров, Лопатин (1999)	7 Данилкин, (1999)	5–6
Олень благородный	30 Хоецкий (2012)	7 Рожков и др. (2009)	4
Косуля	20–21 Марченко (2007)	4 Рожков и др. (2009)	5
Сайга	22 Сидоров, Букреева (1999)	5 Фадеев (1980)	4

из разных источников, относятся к разным популяциям, объединяют материалы из различных пространственных группировок млекопитающих от локальных, расположенных на заповедных территориях до совокупности таковых на территориях нескольких административных областей. Поэтому данные, приведенные в таблице, не всегда корректны, но они отражают общую закономерность, а именно: продолжительность одного цикла численности обусловлена сменой нескольких поколений самок с разным репродуктивным потенциалом.

Зависимость повторяемости циклов численности млекопитающих от внешних факторов

В благоприятных условиях обитания численность млекопитающих иногда остается относительно стабильной длительное время. Это явление можно объяснить временным выключением механизмов регулирования рождаемости: не происходит значительного разрежения населения в результате повышенной элиминации, а, значит, нет и перегруппировок уцелевших особей. К стабилизации численности со временем приходят популяции лабораторных грызунов, содержащихся в оптимальных условиях. Непроявление закономерных циклов численности наблюдалось и при экспериментальном ограничении возможности эмиграции с изменением состава внутривидовых групп (Крылова и др., 1976).

Колебаниям численности должны предшествовать факторы, нарушающие пространственное размещение особей, которые тем самым запускают механизм увеличения рождаемости. И чем сильнее воздействия, тем выше последующий подъем. Таковыми могут выступать природные аномалии, связанные с солнечной активностью. Многие вспышки размножения грызунов совпадают с явлениями, вызванными ее изменениями (Максимов, 1984). В других случаях роль пускового воздействия, вызывающего массовую гибель или перемещения особей, являются катастрофические природные явления: засухи, пожары, наводнения и другие, лишаящие животных пищи или мест обитания.

Внешние воздействия на популяции, «запускающие» подъем численности, обычно повторяются либо сменяются другими, порождая непрерывность ее колебаний. Однако амплитуда этих колебаний может различаться в зависимости от интенсивности провоцирующих их факторов, а регулярность циклов нарушаться нерегулярностью самих воздействий. А. Н. Данилов (2007) считает, что пики численности почти не повторяются по характеру протекания и имеют «индивидуальные» особенности.

После высоких пиковых значений численности наблюдаются особенно глубокие ее снижения, т. н. «крах» популяций, при котором разрушается большинство репродуктивных групп. Уцелевшие особи вынуждены перегруппировываться, в результате чего вновь появляется аутбредное потомство с проявлениями репродуктивного гетерозиса. Глубокое снижение численности в ходе ее цикла автоматически включает механизм следующего увеличения рождаемости. Поэтому после одного интенсивного внешнего воздействия, запускающего первый цикл численности, происходят ее последующие колебания в затухающем режиме. Это иллюстрирует динамика численности полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в Харьковской области в 1955–2003 гг. Выявлены периоды общей протяженностью около 20 лет, состоящие из «активной» и «спокойной» фаз. Каждой из фаз свойственна своя ритмика изменений численности. В «спокойных» фазах численность изменялась плавно и незначительно, а в «активных» фазах резкие ее подъемы сменялись падениями. На 2–3 год после пика отмечался еще один подъем, обычно меньший, чем в год максимума (Наглов, 2006). Вероятно, такая динамика вызвана временным эпизодическим воздействием, спровоцировавшим включение неспецифического механизма увеличения рождаемости. После пика численность колебалась в затухающем режиме, переходя в «спокойную» фазу до следующих возмущающих воздействий.

Кроме того, внешние факторы усиливают или ослабляют действие внутривидовых механизмов регулирования рождаемости, изменяя величину смертности. Нарастание численности может

ускоряться снижением смертности от внешних воздействий, наступлением благоприятных условий или, наоборот, замедляться после увеличения смертности. Снижение численности тоже может ускоряться дополнительными экстремальными ситуациями (погодные аномалии, эпизоотии и др.), увеличивающими гибель особей. Как считают Л. В. Боркин и А. В. Проняев (2014) при увеличении антропогенного воздействия у лося происходит торможение прироста населения на фазе подъема численности и ускорение снижения численности на фазе ее спада. В результате темпы роста популяций, а также амплитуды колебаний численности нередко различаются даже на одноименных фазах разных циклов.

Чем интенсивнее воздействие, тем больше амплитуда последующих колебаний. Повышенная гибель животных, а, следовательно, и массовость перегруппировок уцелевших особей, будут способствовать более высокому ее подъему. Если воздействия на популяцию незначительны, то и колебания численности невелики, либо вовсе отсутствуют. Этим, вероятно, объясняются неожиданные длительные депрессии численности норвежского лемминга, зайца беляка и белки в последние десятилетия (Катаев, Окулова, 2011; Белкин, Стафеев, 2014). Потепление климата могло изменить условия обитания в северных широтах и устранить те экстраординарные факторы, которые ранее включали механизм увеличения рождаемости.

Роль внутрипопуляционной регуляции в динамике населения на протяжении продолжительных временных периодов

Исходя из закономерностей внутрипопуляционной регуляции численности млекопитающих, мы предлагаем следующее объяснение динамики численности отдельных видов на протяжении продолжительных исторических периодов.

За время существования каждого вида млекопитающих границы ареала и уровень численности неоднократно изменялись под

воздействием внешних факторов. Смена климатических эпох на Земле влияла на условия существования животных, что неизбежно приводило к массовым вымираниям не только особей, но и отдельных популяций и видов. Этот глобальный процесс продолжается и в нынешнее время. Антропогенные элиминации, как и природные изменения условий обитания, тоже ставили виды на грань выживания. Но проходило время, и численность большинства из них не только восстанавливалась в прежних границах, но и обуславливала экспансии видов на новые территории. Такое их историческое «бесмертие» обеспечивалось компенсаторными внутривидовыми механизмами, сформировавшимися в ходе эволюции.

Пока животные обитают в благоприятных условиях и ведут малоподвижный образ жизни, репродуктивные группы отчасти пополняют молодые особи, родившиеся в них. В результате в той или иной степени родственные спаривания постепенно происходит дифференциация генофонда в разных частях пространственных группировок на генетические линии, а у самок формируется невысокий репродуктивный потенциал в пределах видовых констант размножения. Прирост населения сбалансирован с элиминацией особей, численность стабилизируется на уровне, соответствующем обеспеченности ресурсами. Однако такое состояние обычно продолжается недолго.

Экстраординарные внешние воздействия в виде аномальных температур, ненастья, пожаров, эпизоотий и др., как правило, кратковременны. Они вызывают массовую гибель животных или трансформацию местообитаний, после которых разрушаются репродуктивные группы, изменяются внутривидовые отношения. В поисках партнеров для размножения животные вынуждены далеко перемещаться. В результате брачные пары формируются особями, происходящими из разных репродуктивных групп, представляющих и разные генетические линии. У потомков таких родителей в условиях низкой плотности населения и случайного распределения по территории должен проявиться репродуктивный гетерозис и сформироваться повышенный репродуктивный потенциал. В результате их

размножения прирост увеличивается. Восстановление видоспецифической пространственно-этологической структуры с увеличением плотности населения приводит к затуханию репродуктивного гетерозиса в следующих поколениях и снижению рождаемости, но численность продолжает еще некоторое время увеличиваться благодаря инерционности повышенного воспроизводства, обусловленного постоянством высокого репродуктивного потенциала аутбредных самок и продолжительностью их жизни. Высокая плотность населения ведет к сокращению кормовых ресурсов, способствует распространению инфекционных заболеваний. В этот период вступают в действие видоспецифические внутривидовые механизмы, которые блокируют размножение, вызывают повышенную смертность или дисперсию особей. Избыточное население вытесняется на периферию пространственных группировок или заселяет новые отдаленные местообитания.

В результате видоспецифической регуляции снижения рождаемости вследствие затухания гетерозиса в следующих поколениях и массового вымирания от старости особей из наиболее многочисленных поколений численность начинает сокращаться. На фазе ее снижения длительно сохраняется сложившаяся пространственно-этологическая структура населения. Родительские пары продолжают образовываться преимущественно из особей, принадлежащих к одной и той же репродуктивной группе, в которой уменьшается плотность населения, но родственные отношения между особями сохраняются. В таких условиях ослабление репродуктивных функций, ухудшение физического состояния особей и снижение выживаемости в дальнейшем могут вызываться инбредной депрессией. Низкий репродуктивный потенциал самок сохраняется в течение их жизни независимо от плотности населения, обуславливая инерционность невысокого размножения в течение жизни одного-двух следующих после пика численности поколений, даже при улучшении условий обитания, наступающих в связи с сокращением населения. Поэтому такие самки, рожденные на фазах пика и снижения чис-

ленности, вносят менее значительный вклад в воспроизводство, сравнительно с таковым на фазе ее подъема, но своим существованием они поддерживают прежнюю пространственно-этологическую структуру, препятствуя массовым перегруппировкам населения. Только вымирание от старости большинства особей с низким репродуктивным потенциалом создает предпосылки для разрушения сложившихся внутривидовых отношений в период глубокой депрессии численности. Внешние факторы, враги, болезни дополнительно ускоряют элиминацию населения, доводят его до глубокой депрессии, при которой разрушается пространственно-этологическая структура. Наступает время, когда единичные особи, сохранившиеся в вымирающих репродуктивных группах, вынуждены совершать дальние переселения для поиска особей противоположного пола из других таких групп. В результате снова появляется плодовитое потомство, и численность начинает восстанавливаться путем интенсификации размножения. Ее колебания, вызванные эпизодическими внешними воздействиями, продолжаются в затухающем режиме благодаря инерционности рождаемости, основанной на постоянном репродуктивном потенциале самок.

Описанные популяционные процессы в равной степени относятся как к отдельным пространственным группировкам, так и к целым популяциям, из них состоящим. Их синхронизация, приводящая к одинаковой направленности изменений численности в каждой репродуктивной группе, осуществляется масштабными воздействиями на больших территориях. Сложение численностей пространственных группировок приводит к так называемому массовому размножению или глубокой депрессии численности, при которых животных становится или очень много, или очень мало на огромных пространствах.

Если значительные масштабные внешние воздействия, способные включить механизмы изменения рождаемости, долго не наступают или пространственные группировки оказываются в длительной изоляции, то переселения отдельных особей со временем мо-

гут оказаться существенными для гомогенизации генофонда. В малочисленных группировках она завершается после смены нескольких поколений. Однородность генофонда делает невозможным включение механизма увеличения рождаемости в результате перегруппировок населения и восстановление численности после случайных событий, вызывающих гибель особей, что ведет к вымиранию таких пространственных группировок.

Поэтому в интервалах времени между значительными внешними воздействиями, запускающими механизм изменения рождаемости, отдельные пространственные группировки млекопитающих могут вымирать. Экстраординарные погодные аномалии, как и другие масштабные воздействия, охватывающие территории обитания популяций или видовые ареалы, случаются нечасто и нерегулярно. Как следует из летописей, с 851 г. по 1800 г. в южной части Русской равнины отмечены 107 исключительно морозные зимы и 74 катастрофические засухи, во время которых наблюдался массовый падеж скота и гибель людей. Однако эти погодные явления происходили нерегулярно. В одни 50-летние периоды они повторялись неоднократно, в другие – ни разу. Некоторые засушливые периоды в XI–XVIII столетиях продолжались от 8 до 18 лет (Бучинский, 1963). Поэтому постепенное вымирание населения пространственных группировок некоторых видов из-за невключения механизма повышения рождаемости могло продолжаться длительное время (десятилетиями и более), что приводило не только к их исчезновению, но и к вымиранию целых популяций, изменению границ ареалов, утраты хозяйственного значения видов в результате уменьшения численности. Но снова случались экстраординарные природные явления, нарушающие пространственное распределение особей и включающие механизм увеличения рождаемости в сохранившихся очагах обитания животных. Начиналось восстановление численности отдельных популяций, которое продолжалось десятилетиями. Инерционность рождаемости образовывала избыточное население. За границами сохранившихся очагов обитания появлялись новые

пространственные группировки, фрагментация видовых ареалов сменялась сплошным заселением территории, расширялись границы распространения видов.

Периодические глубокие сокращения численности пространственных группировок необходимы для «бессмертия» популяций в условиях постоянно изменяющейся среды обитания, т. к. препятствуют формированию однородности генофонда и возможности выключения механизма увеличения рождаемости. После них повышается гетерозиготность особей, необходимая для адаптации к новым условиям и для микроэволюционных процессов. Одновременно со снижением плотности населения происходит восстановление кормовой базы. Периодические депрессии численности одних видов позволяют сохраняться большему видовому разнообразию из конкурентов, хищников и жертв в течение продолжительных периодов на одной территории, т. к. временно нарушают биоценотические взаимоотношения и способствуют увеличению численности других видов, ранее испытывающих их воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутрипопуляционная регуляция численности млекопитающих осуществляется неспецифическими и видоспецифическими механизмами, действующими самостоятельно или совместно. Они препятствуют достижению высоких плотностей населения, угрожающих разрушениями биоценозов. Важная роль неспецифической регуляции рождаемости состоит в способности компенсировать потери населения от экстраординарных воздействий и тем самым обеспечивать длительное существование видов в изменчивых условиях внешней среды.

Неспецифическая внутрипопуляционная регуляция рождаемости основана на общих закономерностях передачи наследственной информации и возникающих при этом генетических эффектах и реализуется внутрипопуляционными механизмами. Они регулируют рождаемость в репродуктивных группах. Синхронизация их действия в разных репродуктивных группах может осуществляться внешними факторами, что приводит к одинаковой направленности процессов размножения в них и вспышкам или депрессиям численности на больших территориях. Они участвуют в популяционных процессах, связанных с изменениями численности млекопитающих, в том числе: в ее восстановлении после массовых вымираний или истребления, в ее периодических естественных колебаниях, в динамике границ ареалов, в экологических и акклиматизационных «взрывах» численности. Внутрипопуляционная регуляция, обусловленная изменениями типов спаривания, контролирует не только рождаемость, но и качество населения, жизнеспособность особей, их морфологические и физиологические характеристики.

Определения терминов, часто используемых в тексте

Внутрипопуляционные механизмы – способы реализации изменений пространственной структуры, внутривидовых отношений и плотности населения в физиологические процессы, регулирующие размножение и смертность.

Пространственная группировка млекопитающих – обособленное территориальное объединение разнополых размножающихся особей пространственно изолированное от других подобных образований. Совокупность пространственных группировок, численность которых определяется соотношением рождаемости, смертности и миграционного обмена составляет популяцию – структурную единицу видового населения.

Репродуктивная группа – элементарная размножающаяся единица пространственной группировки, состоящая из нескольких половозрелых самцов, самок и их потомства, обитающих совместно или по-соседству.

Репродуктивный потенциал самок – уровень индивидуальной способности к размножению, обусловленный физиологическими процессами в их организме.

Рождаемость – общее количество потомков, произведенных группой самок за сезон размножения.

Плодовитость – количество эмбрионов или плацентарных пятен у одной беременной или родившей самки.

Интенсивность размножения – доля размножающихся самок, выраженная в процентах, от их общего количества в данном сезоне размножения в конкретной пространственной группировке.

Коэффициент упитанности – отношение массы в граммах к длине тела в сантиметрах

Список млекопитающих, упомянутых в тексте

- Аргали (архар) — *Ovis ammon* L.
Белка обыкновенная — *Sciurus vulgaris* L.
Белка каролинская — *Sciurus carolinensis* Gmelin
Белозубка белобрюхая — *Crocidura leucodon* Hermann
Белозубка малая — *Crocidura suaveolens* Pall.
Бобр — *Castor fiber* L.
Бурозубка малая — *Sorex minutus* L.
Бурозубка обыкновенная — *Sorex araneus* L.
Бурозубка равнозубая — *Sorex isodon* Turov
Бурозубка средняя — *Sorex caecutiens* L.
Бурозубка тундровая — *Sorex tundrensis* Merriam
Волк — *Canis lupus* L.
Выхухоль — *Desmana moschata* L.
Горностай — *Mustela erminea* L.
Заяц-беляк — *Lepus timidus* L.
Заяц-русак — *Lepus europaeus* Pall.
Зубр — *Bison bonasus* L.
Еж обыкновенный — *Erinaceus europaeus* L.
Енотовидная собака — *Nyctereutes procyonoides* Gray
Кабан — *Sus scrofa* L.
Косуля — *Capreolus capreolus* L.
Кот лесной *Felis silvestris* L.
Кролик дикий — *Oryctolagus cuniculus* L.
Крот — *Talpa europaea* L.
Крыса серая — *Rattus norvegicus* Berk.
Куница лесная — *Martes martes* L.
Лев — *Panthera leo* L.
Лемминг бурый — *Lemmus trimucronatus* Rich.
Лемминг копытный — *Dicrostonyx torquatus* Pall.
Желтобрюхий лемминг — *Lemmus chrysogaster* J. Allen,

Лемминг норвежский — *Lemmus lemmus* L.
Лемминг сибирский — *Lemmus sibiricus* Kerr.
Лисица — *Vulpes vulpes* L.
Лось — *Alces alces* L.
Лошадь Пржевальского — *Equus ferus przewalski* Poliakov
Мышевка степная — *Sicista subtilis* Pall.
Мышь домовая — *Mus musculus* L.
Мышь курганчиковая — *Mus spicilegus* Peten
Мышь лесная — *Apodemus sylvaticus* L.
Мышь полевая — *Apodemus agrarius* Pall.
Овцебык — *Ovibos moschatus* Zimm.
Олень благородный — *Cervus elaphus* L.
Олень пятнистый — *Cervus nippon* L.
Олень северный — *Rangifer tarandus* L.
Ондатра — *Ondatra zibethicus* L.
Песец — *Alopex lagopus* L.
Песчанка большая — *Rhombomys opimus* Licht.
Песчанка гребенщикова — *Meriones tamariscinus* Pall.
Песчанка монгольская *Meriones unguiculatus* Milne-Edwards
Песчанка полуденная — *Meriones meridianus* Pall.
Пищуха даурская — *Ochotona daurica* Pall.
Полёвка большеухая — *Alticola macrotis* Radde
Полевка Брандта *Microtus brandti* Radde
Полёвка водяная — *Arvicola terrestris* L.
Полёвка восточно-европейская — *Microtus subarvalis* Meyer
Полёвка красная — *Clethrionomys rutilus* Pall.
Полёвка красно-серая — *Clethrionomys rufocanus* Sund.
Полёвка Мидендорфа — *Microtus middendorffi* Poljakov
Полевка общественная *Microtus socialis* Pall.
Полёвка обыкновенная — *Microtus arvalis* Pall.
Полёвка пенсильванская — *Microtus pennsylvanicus* Ord.
Полёвка рыжая — *Clethrionomys glareolus* Schreb.
Полёвка узкочерепная — *Microtus gregalis* Pall.

Сайгак (сайга) — *Saiga tatarica* L.
Сивуч — *Eumetopias jubatus* Schreber)
Слепушонка обыкновенная — *Ellobius talpinus* Pall.
Слон морской северный — *Mirounga angustirostris* Gill.
Соболь — *Martes zibellina* L.
Сурок лесной — *Marmota monax* L.
Сурок степной — *Marmota bobak* Mull.
Сурок тарбаган — *Marmota sibirica* Radde
Суслик американский — *Spermophilus parryi* Rich.
Суслик Белдинга — *Spermophilus beldingi* Merr.
Суслик большой (рыжеватый) — *Spermophilus major* Pall.
Суслик длиннохвостый — *Spermophilus undulatus* Pall.
Суслик европейский — *Spermophilus citellus* L.
Суслик жёлтый — *Spermophilus fulvus* Licht.
Суслик калифорнийский — *Otospermophilus beecheyi* Rich.
Суслик крапчатый — *Spermophilus suslicus* Guld.
Суслик краснощёкий *Spermophilus erythrogegens* Brandt
Суслик малый — *Spermophilus pygmaeus* Pall.
Суслик Ричардсона — *Spermophilus richardsoni* Sabine
Суслик скалистый — *Otospermophilus variegatus* Erxleben
Суслик уинтский *Spermophilus armatus* Kenn.
Тур — *Bos primigenius* Vojanus
Тушканчик большой — *Allactaga major* Kerr.
Хомяк обыкновенный — *Cricetus cricetus* L.
Хомячек серый — *Cricetulus migratorius* Pall.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б. Д. Формирование вторичной биологической продукции малыми сусликами (*Citellus pygmaeus*) / Б. Д. Абатуров, Г. В. Кузнецов // Зоол. журн. – 1976. – Т. 55, вып. 10. – С. 1526–1537.
- Абатуров Б. Д. Природная цикличность численности северного оленя и ее связь с кормовыми ресурсами / Б. Д. Абатуров, В. Н. Лопатин // VI съезд Териологического общ-ва. Москва, 13 – 16 апреля 1999 г. – М., 1999. – С. 3.
- Абашкин С. Инбридинг и аутбридинг в природе / С. Абашкин // Охота и охотничье хозяйство. – 1974. – № 3. – С. 16–17.
- Абашкин С. А. Поведение и организация популяций животных / С. А. Абашкин // Групповое поведение животных. Доклады II Всесоюзн. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1976. – С. 3–5.
- Абеленцев В. И. Байбак на Украине / В. И. Абеленцев // Фауна и экология грызунов. – МГУ, 1971. – Вып. 10. – С. 29–35.
- Абеленцев В. И. Байбак на Украине / В. И. Абеленцев // Вестник зоологии. – 1975. – Вып. 1. – С. 3–8.
- Абеленцев В. И. Современное состояние поселения байбака и опыт его реакклиматизации на Украине / В. И. Абеленцев, В. В. Самош, Г. В. Модин // Труды Средне-Азиатского научно-исслед. противочумного института «Сурки: экология, эктопаразиты, природная очаговость чумы». – 1961. – Вып. 7. – С. 309–320.
- Абрамов В. К. К биологическому состоянию популяций соболя в малокормные годы / В. К. Абрамов // Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим. Тезисы докл. – М.: Изд-во МГУ, 1961. – С. 12–13.
- Абрамов В. К. Восстановление ареала и численности соболя в Приморском крае / В. К. Абрамов // Охотоведение. ЦНИЛохота. – М.: Лесная промышленность, 1972. – С. 141–161.
- Абрахина И. Б. Восстановление колоний байбака в Ульяновской области / И. Б. Абрахина // Охрана, рациональное использование и экология сурков. – М., 1983. – С. 5–9.

- Анненков Б. П. Некоторые данные по размножению и выживаемости молодняка у диких копытных в Джунгарском Алатау / Б. П. Анненков, В. И. Литун // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. Тезисы Всесоюзн. совещ. Москва, 20 – 22 февраля 1989. – Ч. 1. – 1989. – С. 27–29.
- Ануфриев В. В. Долговременная динамика и демографические особенности миграций песца (*Alopex lagopus* Linnaeus) в восточно-европейских тундрах / В. В. Ануфриев // Сибирский экологический журн. – 2011. – 4. – С. 599–601.
- Арнольди К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций / К. В. Арнольди // Зоол. журн. – 1957. – Т. 36, вып. 11. – С. 1609–1629.
- Артемьев Ю. Т. К вопросу о размещении вида внутри ареала на примере рыжеватого и малого сусликов (*Citellus major* Pall., *Citellus pygmaeus* Pall.) / Ю. Т. Артемьев // Природные ресурсы Волжско-Камского края. – М.: Наука, 1964. – С. 53–59.
- Артемьев Ю. Т. Теория популяционных циклов / Ю. Т. Артемьев // Микроэволюция. – Казань, 1981 – Вып. 1. – С. 41–63.
- Артемьев Ю. Т. Теория динамики численности, независимая от плотности популяции / Ю. Т. Артемьев // Тезисы докл. III съезда ВТО. Млекопитающие. – М., 1982. – Т. 1. – С. 153–154.
- Бадмаев Б. Б. Фенотипические особенности популяции белки обыкновенной хребта Малый Хамаар-Дабан / Б. Б. Бадмаев // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф. – 1988. – Ч. 2. – С. 86.
- Бакеев Н. Н. Хищные / Н. Н. Бакеев, Е. М. Черников, Л. М. Шиляева // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 77–94.
- Бакеев Н. Н. Основы прогнозирования численности соболя и проблема использования его ресурсов / Н. Н. Бакеев, А. А. Синицын // Методические основы прогнозирования численности и возможностей добычи пушных зверей: Сборник научных трудов / ВНИИОЗ. – Киров: Кировская областная типография, 1994. – С. 5–23.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов / Н. В. Башенина – М.: Наука, 1977. – 354 с.

- Башенина Н. В. Структура популяции / Н. В. Башенина, А. Д. Бернштейн, Я. Э. Зейда [и др.] // Европейская рыжая полевка. – М.: Наука, 1981. – С. 227–244.
- Бекенов А. Особенности размножения длиннохвостого суслика в Джунгарском Алатау / А. Бекенов // Известия АН КазССР, сер. биологических наук. – 1965. – № 1. – С. 35–39.
- Белкин В. В. Динамические показатели популяции зайца беляка (*Lepus timidus* L.) в период депрессии численности вида / В. В. Белкин, С. В. Стафеев // Вестник охотоведения. – 2014. – Т. 11, № 2. – С. 93–98.
- Беляев А. М. Суслики Казахстана: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / А. М. Беляев. – Алма-Ата, 1953. – 15 с.
- Беляев А. М. Суслики Казахстана / А. М. Беляев / Труды республиканской Казахской станции защиты растений. – Алма-Ата: Казгосиздат, 1955. – Т. 2. – 102 с.
- Беляев В. Результаты мечения ондатры в дельте Амударьи / В. Беляев // Труды ВНИИОЗ. – 1972. – Вып. 24. – С. 105–113.
- Бербер А. П. Горный баран (*Ovis ammon collium*) в Центральном Казахстане (биологические основы сохранения): автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 11.00.11 – охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов / А. П. Бербер. – М., 1999. – 24 с.
- Берендяев С. А. О внутривидовых отношениях серых сурков / С. А. Берендяев, Н. А. Кулькова // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, вып. 1. – С. 110–116.
- Берестенников Д. Г. Ондатра / Д. Г. Берестенников, А. И. Гизенко, В. М. Самош. – К.: Наукова думка, 1968. – 90 с.
- Бибиков Д. И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана / Д. И. Бибиков. – М.: Наука, 1967. – 199 с.
- Бибиков Д. И. Сурки / Д. И. Бибиков // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 124–139.

- Бибииков Д. И. Некоторые черты экологии и поведения сурков при низкой численности популяции и по ходу её восстановления / Д. И. Бибииков // Актуал. пробл. морфологии и экологии высших позвоночных. – М., 1988. – Ч. 2. – С. 553–581.
- Бибииков Д. И. Сурки / Д. И. Бибииков. – М.: Агропромиздат, 1989. – 255 с.
- Бибииков Д. И. Популяционные структуры и репродуктивная стратегия сурков / Д. И. Бибииков // Структура популяций сурков. – М., 1991. – С. 6–31.
- Бибииков Д. И. Пространственная структура / Д. И. Бибииков, А. Н. Филимонов // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 408–415.
- Бибииков Д. И. Экология восстанавливающейся популяции сурков / Д. И. Бибииков, С. Б. Поле // IV съезд Всесоюзного териолог. общ-ва АН СССР. – М.: 1986. – Т. 3. – С. 189–190.
- Бируля Н. Б. Экологические закономерности распределения малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в пространстве / Н. Б. Бируля // Сб. н-и ин-та зоол. Московского ун-та. – М., 1936. – Вып. 3. – С. 117–144.
- Близнюк А. И. Влияние возраста самок сайгака (*Saiga tatarica* L.) на плодовитость и пол молодняка / А. И. Близнюк // Экология. – 1999. – № 5, – С. 385–387.
- Бойкова Ф. И. Хронологическая изменчивость веса и размеров тела тёмной полевки в Субарктике / Ф. И. Бойкова // Фауна, экология и изменчивость животных. – Свердловск, 1978. – С. 23–24.
- Бондарев А. Я. Численность и особенности образа жизни по регионам. Алтай / А. Я. Бондарев, Г. Г. Собанский // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 522–529.
- Борисов Б. П. Некоторые данные о размножении речного бобра и факторах, влияющих на динамику его численности / Б. П. Борисов // Промысловые звери РСФСР (пространственные и временные изменения населения). Сб. научн. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1982. – С. 191–205.

- Боркин Л. В. Динамика населения лося на Европейской территории России / Л. В. Боркин и А. В. Проняев // Вестник охотоведения. – 2014. – Т. 11, № 2. – С. 153–157.
- Боровик Е. Сучасний стан популяцій мікромамалій Стрільцовського степу / Е. Боровик // Динаміка біорізноманіття 2012: зб. наук. праць / за ред. Загороднюка. – Луганськ: Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2012. – С. 118–120.
- Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология / А. А. Браунер. – Одесса: Госиздат Украины, 1923. – 435 с.
- Браунер А. А. Об учреждении комитета сельскохозяйственных курсов при обществе сельского хозяйства Южной России / А. А. Браунер // Известия Музейного фонда им. А. А. Браунера. – 2005. – № 2. – С. 17–19.
- Бубличенко А. Г. Отлов и содержание копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* в лабораторных и полувольных условиях / А. Г. Бубличенко // Зоокультура и биологические ресурсы. Матер. научно-практ. конф. 4–6 февраля 2004 г. – М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2005. – С. 211–213.
- Букреева О. М. Сайгак северо-западного Прикаспия: динамика численности и демографическая структура / О. М. Букреева // Популяционная экология животных. Матер. Междунар. конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. – Томск – 2006. – С. 109–111.
- Букреева О. М. Репродукционный потенциал европейской популяции сайгака при низкой численности / О. М. Букреева, О. Ф. Кравчук // Популяционная экология животных. Матер. Междунар. конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. – Томск – 2006. – С. 79.
- Буневич А. Н. Воспроизводительные показатели популяции зубров Беловежской Пуши / А. Н. Буневич // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Сборник статей. – М., 1999. – С. 72–82.

- Бурделов А. С. Песчанки / А. С. Бурделов // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 176–188.
- Бутовский П. М. Сезонные изменения в питании малого суслика и характер его распределения в Западном Казахстане / П. М. Бутовский // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. – С. 18–36.
- Варшавский С. Н. Экологические особенности популяции малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в разные периоды жизни / С. Н. Варшавский, К. Т. Крылова // Зоол. журнал. – 1939. – Т. 18, вып. 6. – С. 1026–1046.
- Васильев А. Г. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале / А. Г. Васильев, Л. П. Шарова // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Сб. научн. трудов. – Екатеринбург: Наука. Уральское отд., 1992. – С. 94–108.
- Васильев А. Г. Редкие и исчезающие млекопитающие Молдавии / А. Г. Васильев, А. Р. Михайленко // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье: Труды Междунар. совещ. 1–3 февраля 1995 г., Москва. – М., 1996. – С. 74–77.
- Веденьков Е. П. Степной сурок в Аскании-Нова / Е. П. Веденьков, Ю. А. Реут, И. К. Полищук // Памяти профессора Александра Александровича Браунера. – Одесса: АстроПринт. – 1997. – С. 160–165.
- Виноградовъ Б. С. Біологическія наблюдения надъ крапчатымъ сусликомъ (*Spermophilus guttatus* Temm) / Б. С. Виноградов. – Харьковъ, 1914. – 14 с.
- Винокуров А. А. Структура и динамика населения *Lemmus obensis* Br. и *Dicrostonyx torquatus* Pall. в Таймырской тундре / А. А. Винокуров, В. А. Орлов // Первый международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6–12 июня 1974 г. – М.: ВИНТИ, 1974. – Т. 2. – С. 118–119.

- Волох А. М. Краткий очерк истории формирования современной фауны охотничьих зверей в южных районах Украины / А. М. Волох // Проблемы изучения фауны юга Украины. – Мелитополь – Одесса: Астропринт, 1999. – С. 34–49.
- Волох А. М. Екологічне регулювання чисельності лося у південній частині України / А. М. Волох // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – Вип. 30. – С. 49-54.
- Волох А. М. Особенности формирования приазовской части ареала средиземноморского нетопыря *Pipictrellus kuhlii* / А. М. Волох / // Вестник зоологии. – Киев, 2002. – Вып. 1. – С. 101–104.
- Волох А. М. Динамика ареала косули (*Capreolus capreolus* L.) на территории Украины / А. М. Волох // Вестник охотоведения. – 2007. – Т. 4, № 1. – С. 35–43.
- Волох А. М. Динамика ареала лося (*Alces alces*) на Украине / А. М. Волох // Вестник охотоведения. – 2008. – Т. 5, № 1. – С. 17–26.
- Волох А. М. Динамика ареала кабана (*Sus scrofa*) в Украине / А. М. Волох // Вестник охотоведения. – 2010. – Т. 7. – № 1. – С. 54–67.
- Волох А. М. Охотничьи звери степной Украины. Книга первая / А. М. Волох. – Херсон ФЛП Гринь Д. С. – 2014. – 411 с.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существования. – М.: Наука, 1976. – 286 с.
- Гептнер В. Инбридинг и охотничье хозяйство / В. Гептнер, Н. Воронцов // Охота и охотничье хозяйство. – 1965. – № 10. – С. 18–19.
- Гиляров А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие / А. М. Гиляров. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
- Гладкина Т. С. Методика учёта эффективности истребительных мероприятий по борьбе с малым сусликом / Т. С. Гладкина // Третья эколог. конф. Киев, КГУ, 1954. Ч. 3, С. 29–32.
- Гладкина Т. С. Некоторые закономерности восстановления численности малого суслика на территории, обработанной зерновыми приманками с фосфидом цинка / Т. С. Гладкина // Биол. основы борьбы с грызунами. – М., 1958. – С. 168–188.

- Гладкина Т. С. Принципы многолетнего прогноза распространения грызунов и его использование в защите растений / Т. С. Гладкина // Грызуны. Материалы всесоюзн. совещ. Ленинград, 25–28 января 1984 г. – Л.: Наука, 1983. – С. 515-517.
- Глембоцкий Я. Л. Использование инбридинга в племенной работе с тонкорунными овцами / Я. Л. Глембоцкий // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1956. – Т. 61, вып. 4. – С. 23-36.
- Гольцман М. Е. Островная изоляция как эволюционный экологический фактор. Исследование на примере популяции песца о-ва Медный / М. Е. Гольцман // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общ-ва) Материалы междунар. совещания 31 января – 2 февраля 2007 г. Москва. – М.: Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 101.
- Горбенко А. С. Особенности размножения и плодовитости в популяциях крапчатого суслика на территории Среднего Приднепровья / А. С. Горбенко // Биологическая наука в университетах и пединах Украины за последние 50 лет. – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1968. – С. 187–188.
- Горбенко А. С. К познанию экологии сусликов на стыке их ареалов в условиях Среднего Приднепровья (*Citellus suslicus* Guld, *Citellus pygmaeus* Pall.): автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / А. С. Горбенко. Днепропетровск, 1970. – 22 с.
- Горбенко А. С. О продвижении ареала малого суслика на территории Среднего Приднепровья / А. С. Горбенко // Грызуны. Матер. VI Всесоюзн. совещания. – Л.: Наука, 1983. – С. 5–7.
- Горбенко А. С. Влияние антропогенных факторов на численность сусликов Среднего Приднепровья / А. С. Горбенко // V съезд Всесоюзн. териолог. общ-ва АН СССР. – М., 1990. – Т. 2. – С. 65–66.
- Горшков Ю. А. Пространственно-временная структура популяции ондатры (*Ondatra zibethicus*) / Ю. А. Горшков // Экология. – 2006. – № 1. – С. 45–49.

- Гурский И. Г. Форма прикуса и стираемость зубов / И. Г. Гурский // Вестник зоологии. – 1970. – № 4. – С. 56–60.
- Гурский И. Г. Гибридизация волка с собакой в природе / И. Г. Гурский // Бюлл. МОИП. Отд. биолог. – 1975. – Т. 80, вып. 1. – С. 131–136.
- Гурский И. Г. Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение) / И. Г. Гурский // Бюлл. МОИП, отд. биолог. – 1978. – Т. 83(3). – С. 29–37.
- Гурский И. Г. Украина и Молдавия / И. Г. Гурский // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 487–493.
- Давыдов Г. С. Фауна Таджикской ССР / Г. С. Давыдов // Млекопитающие (зайцеобразные, суслики, сурки). Душанбе: Дониш, 1974. – Т. 20, ч. 1. – 258 с.
- Данилкин А. О. цикличности в динамике численности лося / А. О. Данилкин // Охота и охотн. хоз-во. – 1997. – № 6. – С. 12–16.
- Данилкин А. А. Оленьи (CERVIDAE). / Данилкин А. А. – М.: ГЕОС, 1999. – 552 с.
- Данилкин А. А. Полорогие (BOVIDAE). Млекопитающие России и сопредельных территорий / А. А. Данилкин – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – 550 с.
- Данилкин А. А. Динамика населения диких копытных России / А. А. Данилкин – М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. – 310 с.
- Данилов А. Н. Рост молодых копытных леммингов на разных фазах популяционного цикла / А. Н. Данилов // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 25–26.
- Данилов А. Н. Новые представления об организации динамики численности млекопитающих / А. Н. Данилов // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества) Матер. Международного совещания 31 января–2 февраля 2007. г. Москва. – М.: Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 117.
- Данилов А. Н. Потребление кормов и особенности минерального обмена на разных фазах популяционного цикла у полевки Мидден-

- дорфа и узкочерепной полевки / А. Н. Данилов, М. Н. Данилова // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общ-ва) Матер. Международного совещания 31 января – 2 февраля 2007, г. Москва. – М.: Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 119.
- Девис Дэвид. Популяционная регуляция у млекопитающих / Дэвис Дэвид, Дж. Кристиан // Экология. – 1976. – № 1. – С. 15–31.
- Девишев Р. А. Лоси Саратовской области / Р. А. Девишев // Экология млекопитающих и птиц. – М.: Наука, 1967. – С. 220–230.
- Дежкин А. В. Результаты искусственного расселения степного сурка в России / А. В. Дежкин // Международное совещание по суркам стран СНГ. Тез. докладов. М., 1993. – С. 8–9.
- Дорофеев Ю. П. Колебания численности соболя, необходимость биотехнических работ по его расширенному воспроизводству / Ю. П. Дорофеев, В. В. Шибанов // Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. – С. 232–247.
- Дрогобыч Н. Е. История природопользования и судьба популяции малого суслика *Citellus pygmaeus* Pall., 1788 в заповеднике “Аскания-Нова” / Н. Е. Дрогобыч, И. К. Полищук // Вісті біосферного заповідника “Асканія-Нова”. – 2001. – Т. 3. – С. 57–66.
- Евдокимов Н. Г. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза / Н. Г. Евдокимов // Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1979. – № 122. – С. 84–95.
- Евдокимов Н. Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки / Н. Г. Евдокимов. – Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. – 144 с.
- Евдокимов Н. Г. Функциональная значимость цветковых форм в полиморфных популяциях обыкновенной слепушонки / Н. Г. Евдокимов, Н. В. Синева // Популяционная экология животных. Матер. Междунар. конференции «Проблемы популяционной

- экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Ши-лова. – Томск – 2006. – С. 226–228.
- Евсиков В. И. Динамика и гомеостаз природных популяций живот-ных / В. И. Евсиков, М. П. Мошкин // Сибирский экологический журнал. – 1994. – Вып. 4. – С. 331–346.
- Евсиков В. И. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки на юге Западной Сибири / В. И. Евсиков, Г. Г. Назарова, М. А. Потапов // Генетика. – 1997. – Т. 33. – Вып. 8. – С. 1133–1143.
- Евсиков В. И. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза / В. И. Евсиков, Л. А. Герлинская., М. П. Мошкин [и др.] // Водяная полевка. Образ вида / ред. П. А. Пантелеев. – М.: Наука, 2001. – С. 305–333.
- Епифанцева Л. Ю. Динамика фенотипической структуры популя-ции высокогорной большеухой полевки / Л. Ю. Епифанцева // V съезд Всесоюзного териолог. общ-ва АН СССР. – М., 1990. – Т. 3. – С. 180–181.
- Ефимов В. Принцип «экологического вакуума» – один из путей управления популяциями лесной куницы / В. Ефимов // Охот-ничье-промысловые ресурсы и их использование. Киров, 1982. – С. 100–104.
- Ефимов В. М. Соответствие фенотипической структуры фазе дина-мики численности популяции водяной полёвки / В. М. Ефимов, Ю. К. Галактионов, Н. Ф. Николаева // Вопросы динамики чис-ленности популяций млекопитающих. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. – С. 24–25.
- Заблоцкий М. А. Некоторые биологические особенности зубра и их изменения в условиях загонного содержания / М. А. Заблоцкий // Труды Приокско-Тerrasного государственного заповедника. – М., 1957. Вып. 1. – С. 5–65.
- Заблоцкая Л. В. Плодовитость и структура популяции лося в годы подъёма его численности / Л. В. Заблоцкая // Труды 2-го Всесо-юзн. совещ. по млекопитающим. М.: МГУ, 1975. – С. 124–128.

- Загороднюк І. В. Ховрах крапчастий – *Spermophilus suslicus* / І. В. Загороднюк // Ссавці України під охороною Бернської Конвенції. – Київ, 1999. – С. 133–137.
- Зверев М. Д. Биология сусликов Эверсмана и опыты по борьбе с ними отравленными приманками / М. Д. Зверев // Известия Сибирской краевой станции защиты растений. – Томск, Сибкрайлитиздат, 1929, – № 3 (6) – С. 113–129.
- Зонов Г. Б. Внутрипопуляционные группировки длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы / Г. Б. Зонов, Д. Б. Вержущий, В. В. Попов [и др.] // Природная очаговость чумы в Монгольской Народной Республике. – Иркутск, 1988. – С. 58–60.
- Зоренко Т. А. Избегание инбридинга и репродуктивная стратегия у некоторых видов полевок *Arvicolinae* / Т. А. Зоренко, Л. Капрале // Териологические исследования. С.-Петербург. – 2003. – Т. 3. – С. 124–136.
- Иванов О. А. Активность и особенности внутривидовых связей у малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Западном Казахстане: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / О. А. Иванов. – Л., 1958. – 19 с.
- Иванова О. А. Генетика / О. А. Иванова, Н. А. Кравченко. – М.: Изд-во «Колос», 1967. 415 с.
- Ивантер Э. В. Териология: учебник / Э. В. Ивантер. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. – 703 с.
- Ипатьева Н. В. Факторы, влияющие на выживание сусликов в период спячки и на их размножение: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Н. В. Ипатьева. – Л., 1968. – 21 с.
- Ипполитов М. Д. Новые данные о структурных изменениях в популяции соболя при различных фазах динамики численности / М. Д. Ипполитов // Сохранение биоразнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 3-й Междунар. н-практ. конф. – М.: Изд-во РГАУ–МСХА имени К. А. Тимирязева, 2009. – С. 367–368.

- Исмагилов М. И. Экология ландшафтных грызунов Бетпак-Далы и Южного Прибалхашья / М. И. Исмагилов / Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. – 368 с.
- Истомин А. В. Встречаемость фенотипов жевательной поверхности М¹ Европейской рыжей полевки на разных фазах динамики численности / А. В. Истомин, Т. А. Алексеева // V съезд Всесоюзного териолог. общ-ва АН СССР. – М.: 1990. – Т. 2. – С. 156–157.
- Кавешникова Н. А. Микроморфологические исследования полового цикла самок краснощекого суслика в Западной Сибири: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Н. А. Кавешникова. – Томск, 1974. – 21 с.
- Казанцев И. П. Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группировках трех видов грызунов / И. П. Казанцев // Микроэволюция. – Казань, 1981. – В. 1. – С. 80–164.
- Калабухов Н. Изучение передвижений сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания / Н. Калабухов, В. Раевский // Вопр. эколог. и биоценол. Л.: ОГИЗ, 1935. – С. 170–195.
- Карпов Н. А. Состояние популяции пятнистого оленя (*Cervus nipon*) в Хоперском заповеднике / Н. А. Карпов // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 200.
- Карпухин И. П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки / И. П. Карпухин // Млекопитающие Уральских гор. – Свердловск, 1979. – С. 23–24.
- Карулин Б. Е. Крот // Итоги мечения млекопитающих / Б. Е. Карулин. – М.: Наука, 1980. – С. 58–65.
- Катаев Г. Д. Особенности популяционной структуры полёвок и леммингов в горах Кольской Лапландии / Г. Д. Катаев // Экология и охрана горных видов млекопитающих. – М., 1987. – С. 82–84.
- Катаев Г. Д. Климатические изменения и современное состояние норвежского лемминга (*Lemus lemus*) / Г. Д. Катаев, Н. М. Окулова // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер.

- Междунар. совещания. 1–4 февраля 2011 г. г. Москва – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011. – С. 207.
- Кириков С. В. Человек и природа степной зоны. Конец X – середина XIX вв. / С. В. Кириков. – М.: Наука, 1983. – 128 с.
- Кирилин Е. В. Демографическая характеристика популяции овцебыка, интродуцированного в аллаиховской тундре (северо-восточная Якутия) / Е. В. Кирилин, Т. П. Сипко, И. М. Охлопков [и др.] // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 212.
- Кисилева Е. Г. Материалы по размещению запасов лося, его плодовитости и соотношению полов / Е. Г. Кисилева, С. Г. Приклонский, В. П. Теплов // Труды Окского государственного заповедника. В. VI. Вопросы учета и рационального использования запасов охотничьих животных. – Воронеж: Центрально-Черноземное книжное изд-во, 1965. – С. 305–329.
- Кичатов Э. Л. О перемещениях серых сурков / Э. Л. Кичатов // Матер. VII научн. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. – Алма-Ата, 1971. – С. 299.
- Ковалева В. Ю. Наследуемые изменения фенотипа в динамике численности водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Северной Барабе / В. Ю. Ковалева, В. М. Ефимов, Ю. К. Галактионов, Г. Г. Назарова // Сибирский экологический журн. – 2011. – Вып. 4 – С. 587–592.
- Когтева Е. З. К экологии зайца-беляка на Северо-Западе РСФСР / Е. З. Когтева, В. Ф. Морозов // Труды ВНИИОЗ. – М., 1972. – Вып. 24. – С. 148–161.
- Кожевников В. С. Особенности структуры популяций обыкновенной полевки в агроценозах: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / В. С. Кожевников. – Ленинград, 1989. – 20 с.
- Козло П. Г. Динамика плодовитости лося (*Alces alces* L.) в Белоруссии / П. Г. Козло // Зоол. ж. – 1980. – Т. LIX, вып. 6. – С. 925–933.

- Козлов А. Н. Особенности изменения численности серой крысы в животноводческих помещениях Северного Казахстана // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. – Л.: Наука, 1980. – С. 208–210.
- Кораблев П. Н. Оценка микроэволюционных тенденций в популяции лося (*Alces alces*) Окского биосферного заповедника / Н. П. Кораблев, Т. В. Попова, С. Г. Приклонский // Зоол. ж., 1996. – Т. 75, вып. 8. – С. 1259–1272.
- Коринец Н. Е. Разведение буйволов кафрских в зоопарке «Аскания-Нова» / Н. Е. Коринец // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещ. 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 247.
- Корнеев А. П. Заєць-русак на Україні. Екологія та шляхи раціонального використання / А. П. Корнеев. – К.: Вид-во Київського університету, 1960. – 105 с.
- Корнеев А. П. Колебания численности дикого кабана на Украине и рациональные нормы плотности его поголовья в охотничьих хозяйствах / А. П. Корнеев // Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. – М., 1970. – С. 812–814.
- Коробов Р. Новые проекции антропогенного изменения Молдовы в XXI столетии / Р. Коробов, А. Николенко // Климат Молдовы в XXI веке: проекции изменений, воздействий, откликов. – Кишинев, S. n, 2004. – С. 54–97.
- Корсаков Г. К. Ондатра / Г. К. Корсаков // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 259–271.
- Корытин Н. С. Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц / Н. С. Корытин // Экология. – 1983. – № 2. – С. 79–81.
- Корытин Н. С. Анализ выживаемости обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) на фазах роста и снижения численности / Н. С. Корытин // Экология. – 2002. – № 3. – С. 201–208.
- Корытин Н. С. Демографические особенности когорт обыкновенной лисицы, рожденных при высокой и низкой численности популяции / Н. С. Корытин // Териофауна России и сопредельных

- территорий. Материалы междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 250.
- Корытин Н. С. Анализ хронологической изменчивости черепа красной лисицы / Н. С. Корытин, Н. Н. Соломин // Информ. матер. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1978. – С. 59–60.
- Кошелев А. И. Катастрофические спады численности малого суслика и некоторых видов птиц в Северном Приазовье (1988–2002) / А. И. Кошелев // Чтения памяти А. А. Браунера. – Одесса: «Астропринт», 2003. – С. 179–182.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов (на примерах красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга) / Т. В. Кошкина // Бюллетень МОИП, отд. биологии. 1967. – Т. LXXII, (6). – С. 5 – 19.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: автореф. дис. на соискание учёной степени докт. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Т. В. Кошкина. – Москва, 1974. – 30 с. Ч. 1. – 195 с. ; Ч. 2. – 381 с.
- Кошкина Т. Б., Динамика ареалов животных в условиях антропогенной трансформации ландшафта / Т. В. Кошкина // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. – Ч. 1. – С. 10–18.
- Кошкина Т. В. О размножении норвежского лемминга на Кольском полуострове / Т. В. Кошкина, А. С. Халанский // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41, вып. 4. – С. 604–615.
- Краснощеков Г. П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции / Г. П. Краснощеков // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 34–52.
- Кривицкий И. А. К вопросу возрождения ареала сурка-байбака в Украине / И. А. Кривицкий // Возрождение степного сурка. Тезисы докладов Межд. семинара по суркам стран СНГ (с. Гайдары, Харьковская область, Украина, 26–30 мая 1997 г.). – М.: Изд. АВФ, 1997. – С. 23–24.

- Кривошеев В. Г. Полиморфизм популяций и динамика численности субарктических полевков / В. Г. Кривошеев, А. А. Цветкова // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териолог. общества АН СССР. – М.: 1982. – Т. 1. – С. 248.
- Крылова Т. В. Об относительном постоянстве искусственно сформированных популяционных группировок у некоторых видов полевков / Т. В. Крылова, Д. Г. Хураськин, Д. Г. Крылов // Экология, 1976. – № 1. – С. 76–81.
- Кубанцев Б. С. Влияние эффективности отработок на стациональное распределение и возрастной состав популяций малого суслика в Западном Казахстане / Б. С. Кубанцев // Третья экологическая конференция. – Киев: Изд-во Киевского ун-та, 1954. – Ч. 2. – С. 85–88.
- Кубанцев Б. С. Значение сусликовин, как мест концентрации малого суслика / Б. С. Кубанцев // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. – Л., 1955. – Вып. 3. – С. 72–73.
- Кубанцев Б. С. Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы / Б. С. Кубанцев, В. Н. Дьяков. – Волгоград, 1980. – С. 14–26.
- Кузин А. Е. Современное состояние и некоторые демографические показатели репродуктивной группировки сивуча (*Eumetopias jubatus*) о. Тюленьего / А. Е. Кузин // Известия ТИНРО: сб. науч. тр. – Владивосток. – 2011. – Т. 165. – С. 3–14.
- Кузнецова И. А. Биологические особенности животных, добытых на различных фазах динамики численности популяции (лабораторные исследования) / И. А. Кузнецова // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. – С. 34–35.
- Кузьминых Ю. А. Экология и хозяйственное значение ондатры на Урале / Ю. А. Кузьминых, В. В. Ширяев // Экология млекопитающих Уральских гор. – Екатеринбург: Наука, Урал. отделение, 1992. – С. 120–134.
- Куликов А. Н. Морфофизиологические особенности маньчжурской белки на разных фазах динамики численности / А. Н. Кули-

- ков // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах. – Владивосток, 1985. – С. 20–21.
- Кулькова Н. А. Материалы по размножению серых сурков в Тянь-Шане / Н. А. Кулькова, В. К. Попов // Материалы 5-й научн. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. – Алма-Ата, 1967. – С. 299.
- Куприянова И. Ф. Изменчивость краниометрических параметров землероек рода *Sorex* по материалам Европейского Севера / И. Ф. Куприянова, М. И. Красинская // I Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих. 4–7 февраля 1992 г., Новосибирск. – М, 1992. – С. 92–93.
- Курышев С. В. Динамика демографических в ходе популяционного цикла лесных полёвок (род *Clethrionomys*) Приохотья / С. В. Курышев, Л. П. Курышева // Экология. – 1988. – № 6. – С. 24–28.
- Кучерук В. В. Ежи / В. В. Кучерук, Е. В. Карасева // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 47–57.
- Кыдырбаев Х. К. К экологии длиннохвостого и краснощёкого сусликов в Калбинском Алтае / Х. К. Кыдырбаев // Известия АН КазССР. Серия биол. – 1971. – № 5. – С. 50–57.
- Лаанету Н. П. Продуктивность популяции ондатры в Эстонии / Н. П. Лаанету // V съезд Всесоюзного териолог. общ-ва АН СССР. – М.: 1990. – Т. 1. – С. 171–172.
- Лабутин Ю.В. Особенности пространственного распределения и поведения зайца-беляка (*Lepus europaeus*) в Якутии как адаптации вида к условиям Севера / Ю. В. Лабутин // Экология. – 1988. – № 2. – С. 40–44.
- Лавровский А. А. Причины колебания плодовитости малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) / А. А. Лавровский, Я. Ф. Шатас // Фауна и экология грызунов. – М.: Изд-во МОИП, 1948. – Вып. 3. – С. 191–201.
- Лалыкин Н. Некоторые подходы к оценке воздействий изменения и изменчивости климата на водные ресурсы / Н. Лалыкин, И. Сы-

- родоев // Климат Молдовы в XXI веке: проекции изменений, воздействий, откликов. – Кишинев, S. n, 2004. – С. 176–213.
- Ларин Б. А. Об инбридинге в популяциях диких животных / Б. А. Ларин // Сб. НТИ ВНИИЖП. – М., – 1967. – Вып. 17. – С. 3–9.
- Ларина Н. И. Комплексное изучение грызунов в надорганизменных биологических системах на островах в верхней зоне Волгоградского водохранилища / Н. И. Ларина, Г. В. Шляхтин, В. Б. Родниковский [и др.] // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. – Л.: Наука, 1983. – С. 409–410.
- Леонтьева М. П. Крапчатый суслик в восточной части Межпьянья / М. П. Леонтьева, С. В. Бакка // VI съезд териологического общества: Тез. докл. – М., 1999. – С. 138.
- Лидикер В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда / В. Лидикер // Сиб. эколог. журн. – 1999. – 1. – С. 5–13.
- Линг Х. И. Динамика продуктивности лося в Эстонии / Х. И. Линг // Экология. – 1973. – № 4. – С. 81–88.
- Лисицын А. А. Вторичная спячка у малых сусликов / А. А. Лисицын, А. М. Карпушев // Третья экол. конф. – Киев: Изд-во КГУ, 1954. – Ч. 3. – С. 95–97.
- Лисицын А. А. Динамика численности сусликов на обработанных площадях в природном очаге чумы северо-западного Прикаспия / А. А. Лисицын, И. З. Климченко, П. А. Петров [и др.] // Сб. научных работ Элистинской противочумной станции. – Элиста, 1959. – Вып. 1. – С. 155–164.
- Литвин В. Ю. Серые и горные полевки / В. Ю. Литвин // Итоги изучения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 220–247.
- Литус И. Е. Акклиматизация диких животных / И. Е. Литус. – К.: «Урожай», 1986. – 186 с.
- Лобков В. А. Особенности внутривидовых отношений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) / В. А. Лобков // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57, № 7. – С. 1054–1061.

- Лобков В. А. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) / В. А. Лобков // Зоол. журн. – 1978а. – Т. 57, № 12. – С. 1897–1899.
- Лобков В. А. О размножении крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Guld.) в антропогенном ландшафте северо-западного Причерноморья / В. А. Лобков // Экология. – 1983. – № 2. – С. 44–49.
- Лобков В. А. Особенности сезонных явлений жизни крапчатого суслика в северо-западном Причерноморье и их экологические последствия / В. А. Лобков // Научные труды зоологического музея ОГУ. – Одесса, Астропринт, 1995. – Т. 2. – С. 33–49.
- Лобков В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций / В. А. Лобков. – Одесса: Астропринт, 1999. – 272 с.
- Лобков В. А. Популяционные механизмы адаптации крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Mammalia, Rodentia) к обитанию в агроценозах / В. А. Лобков // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2003. – Вип. 11. – Т. 1. – С. 178–183.
- Лобков В. А. Смертность в популяциях крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* RODENTIA, SCIURIDAE) Северо-Западного Причерноморья / В. А. Лобков // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, № 10. – С. 1247–1256.
- Лобков В. А. О сходстве и природе явлений, наблюдаемых при формировании пространственных группировок крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld.) и ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) / В. А. Лобков // Вісник Одеського національного університету. Серія Біологія. – 2009. – Т. 14, вип. 14. – С. 78–87.
- Лошкарев Г. Русак в предгорьях Кавказа / Г. Лошкарев // Охота и охотничье хозяйство. – 1977. – № 4. – С. 12–13.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе / Д. Лэк. – М.: ИЛ, 1957. – 404 с.
- Лякин Б. Овцебыки: ровесники мамонта / Б. Лякин, С. Царев // Охота и охотничье хозяйство. – 2001. – № 6. – С. 8–11.

- Магомедов М.-Р. Д. Регуляция численности малого суслика в полупустыне Северного Прикаспия: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / М.-Р. Д. Магомедов. – М., 1982. – 20 с.
- Майерс К. Влияние плотности и пространства на социальность и состояние диких кроликов / К. Майерс // Экология. – 1970. – № 3. – С. 96–106.
- Майнхард Х. Моя жизнь среди кабанов / Х. Майнхард. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 128 с.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А. А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 249 с.
- Малютин К. Танька / К. Малютин // Охота и охотн. хоз-во. – 1967. – № 12. – С. 30–32.
- Мантейфель П. А. О близкородственном спаривании зверей в природных условиях / П. А. Мантейфель // Звероводство и каракулеводство. – 1950. – № 5. – С. 59–61.
- Марченко Н. Ф. Тенденции изменения териофауны Хоперского заповедника / Н. Ф. Марченко // VI съезд териологического об-ва: Тез. докл. – М., 1999. – С. 153.
- Марченко Н. Ф. Олени Хоперского заповедника / Н. Ф. Марченко // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещ. 31 января – 2 февраля 2007 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 285.
- Махно А. Суслик крапчатый (*Spermophilus guttatus*) / А. Махно // Известия Музейного фонда им. А. А. Браунера. – 2005. – Т. 2. – № 2. – С. 8–11.
- Машкин В. И. Европейский байбак: экология, сохранение и использование / В. И. Машкин. – Киров: Кировская обл. типогр., 1997. – 160 с.
- Машкин В. И. Структурные элементы популяций сурков / В. И. Машкин // Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия. Труды участников III Международной конференции по суркам. – М.: Изд-во АБФ, 2002. – С. 269–279.

- Машкин В. И. Перегруппировки в семьях сурков / В. И. Машкин // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общ-ва) Матер. Международного совещания 31 января–2 февраля 2007. г. Москва. – М.: Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 290.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А. А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 250 с.
- Мейер М. Н. Критерии возраста малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и их использование в экологических исследованиях: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / М. Н. Мейер. – Л., 1956. – 19 с.
- Межжерин В. А. Роль пространственной структуры популяции рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* (Rodentia Arvicolidae) в процессах саморегуляции / В. А. Межжерин, С. К. Семенюк // Вестник зоологии. – 2001. – Т. 35 (4). – С. 93–96.
- Мельников Ю. И. Эколого-морфологическая структура и ее использование для прогноза изменений численности обыкновенной белки / Ю. И. Мельников // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общ-ва) Матер. Международного совещания 31 января–2 февраля 2007, г. Москва. – М.: Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 293.
- Мерзлікін І. Дрібні ссавці степових ділянок заповідника «Михайлівська цілина» і вплив на них різних режимів заповідності / І. Мерзлікін // Динаміка біорізноманіття 2012: зб. наук. праць / за ред. І. Загороднюка. – Луганськ: Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2012. – С. 133–136.
- Мигулин О. О. Звірі УРСР / О. О. Мигулин. – К.: Вид-во АН УРСР, 1938. – 426 с.
- Миноранский В. А. Одичавшие лошади острова Водный (оз. Маныч-Гудило, Ростовская область, Россия) / В. А. Миноранский, А. М. Узденов // Вісті Біосферного заповідника „Асканія-Нова”. – 2011. – Т. 12. – С. 135–145.

- Михайлюта А. А. Размножение серых сурков в условиях искусственно сниженной численности / А. А. Михайлюта // Охрана, рациональное использование и экология сурков. Матер. Всесоюзн. совещ. Москва, 3 – 5 февр., 1983. – М., 1983. – С. 68–71.
- Михеева К. В. Динамика численности белки как признак популяционной самостоятельности / К. В. Михеева // Экология. – 1977. – № 4. – С. 78–85.
- Михеева К. В. Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала / К. В. Михеева // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. – Свердловск, 1985. – С. 37–48.
- Монахов В. Г. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / В. Г. Монахов. – Свердловск, 1984. – 22 с.
- Монахов В. Г. Динамика численности и размеры сеголетков соболей на Урале / В. Г. Монахов, С. Е. Раменский // Вопросы динамики популяций млекопитающих. – Свердловск: УрО АН СССР, 1988. – С. 46–47.
- Моніторинг біорозмаїття України [Електронний ресурс]: согласно данным 2ТП охота. – Режим доступа к сайту: [http:// www biomon.org](http://www.biomon.org)
- Москвитина Н. С. Ретроспективная оценка и современное состояние населения лося (*Alces alces* L.) в Западной Сибири: экологические и молекулярно-генетические аспекты / Н. С. Москвитина, О. В. Немойкина, О. Ю. Тютенников, М. В. Холодова // Сибирский экологический журн. – 2011. – № 4. – С. 593–598.
- Мошкин М. П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов): автореф. дис. на соискание учёной степени докт. биол. наук: спец. 03.00.16 «Экология» / М. П. Мошкин. – Свердловск, 1989. – 32 с.

- Музыка В. Ю. Влияние гидрологических условий на внутривидовую конкуренцию, структуру поселений и воспроизводство у водяной полевки *Arvicola terrestris* / В. Ю. Музыка, Г. Г. Назарова, М. А. Потапов [и др.] // Сибирский экологический журн. – 2010. – № 5. – С. 827–833.
- Наглов В. Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Mammalia, Muridae) в Харьковской области / В. Наглов // Фауна в антропогенном середовищі / За ред. І. Загороднюка. – Луганськ, 2006. – С. 91–99.
- Назарова Г. Г. Реализация репродуктивного потенциала водяных полевок на разных фазах динамики численности: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Г. Г. Назарова. – Новосибирск, 1990. – 22 с.
- Назарова Г. Г. Материнское влияние на приспособленность потомков и численность популяции: автореф. дис. на соискание учёной степени докт. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Г. Г. Назарова. – Новосибирск, 2007. – 49 с.
- Назарова Г. Г. Жизнеспособность и плодовитость в условиях вивария водяных полевок *Arvicola terrestris*, отловленных в разные фазы динамики численности / Г. Г. Назарова, В. И. Евсиков // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Междунар. совещ. 6–7 февраля 2003. – М., 2003. – С. 231–232.
- Найденко С. В. Сохранение амурского тигра на Дальнем Востоке России: насколько опасна чума плотоядных? / С. В. Найденко, Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С. [и др.] // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 322.
- Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных / Н. П. Наумов // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46, вып. 10. – С. 920–927.
- Наумов Н. П. Волк *Canis lupus* Linneus, 1758: Биология // Млекопитающие Советского Союза. – М.: Высшая школа, 1967а. – Т. 2. – С. 146–193.

- Наумов С. П. Сроки размножения и плодовитость в некоторых популяциях *Lepus timidus* L. / С. П. Наумов // Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 55–68.
- Наумов С. П. Общие закономерности численности вида и ее динамики / С. П. Наумов // Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. – М.: Изд-во АН СССР, 1960а. – С. 245–263.
- Недосекин В. Ю. О состоянии крапчатого суслика в Липецкой области / В. Ю. Недосекин, М. В. Ушаков // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. российской научной конференции. Москва, 16–17 ноября 2005 г. – М.: Тов. научных изданий КМК. 2005. – С. 65–66.
- Некипелов Н. В. Тарбаган. Юго-восточное Забайкалье / Н. В. Некипелов // Сурки. Распространение и экология. – М.: Наука, 1978. – С. 164–176.
- Некрасов Е. С. Динамика численности большого суслика на Среднем Урале и определяющие её факторы / Е. С. Некрасов // Млекопитающие Уральских гор (информационные материалы). – Свердловск. 1979. – С. 50–52.
- Нестеров А. П. Численность и структура поселений малого суслика в центральных частях посевов яровой пшеницы в Западном Казахстане / А. П. Нестеров // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ., Саратов, 1980. – М., 1980. – 433 с.
- Никитина Н. А. Мыши / Н. А. Никитина // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 157–175.
- Новиков Е. А. Развитие красной полевки на разных фазах цикла численности / Е. А. Новиков, В. И. Фалеев // Грызуны: Тез. Докл. Всесоюзн. Совещ. – Свердловск, 1988. – Т. 2. – С. 96–97.
- Нюгрэн Т. Причины высокой продуктивности лося в Финляндии / Т. Нюгрэн, М. Песонен, Р. Тюккюлайнен [и др.] // Вестник охотоведения. 2007. – Т. 4, № 2. – С. 148–160.

- Овсянников Н. Г. Поведение и социальная организация песца / Н. Г. Овсянников. – М.: Издательство ЦНИЛ Главохоты РФ, 1993. – 243 с.
- Олейник Ю. Н. Изменения состояния щитовидной железы крапчатого суслика в разных поселениях северо-западного Причерноморья / Ю. Н. Олейник, В. А. Лобков // Крапчатый суслик в северо-западном Причерноморье. – Киев, 1990. – С. 3–6. (Препринт/ АН УССР, Ин-т зоологии; 90.17).
- Онуфрениа М. В. Многолетняя динамика численности обыкновенной белки на юге Мещеры / М. В. Онуфрениа // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общ-ва) Материалы Международного совещания 31 января–2 февраля 2007, г. Москва. – М.: Тов. научных изданий КМК, 2007. – С. 355.
- Павлинин В. Н. Отношения между близкими видами млекопитающих в районах соприкосновения их ареалов (на примере отношения куницы и соболя на Урале: автореф. дис. на соискание учёной степени докт. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / В. И. Павлинин. – Свердловск, 1964. – 42 с.
- Павлов Б. К. Пространственная структура популяций и использование её особенностей при эксплуатации / Б. К. Павлов, М. И. Смышляев // Первый международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6–12 июня 1974 г. – М.: ВИНТИ, 1974. – Т. 2. – С. 98.
- Павлов М. П. Волк / М. П. Павлов. – М.: Лесная пром-ть, 1982. – 208 с.
- Пакиж В. И. Распространение европейского суслика в Молдавской ССР и некоторые данные по его экологии / В. И. Пакиж // Зоол. журн. – 1958. – Т. 37, вып. 1. – С. 105–119.
- Панов Г. Динаміка ареалів та чисельності напівводних хутрових звірів в Україні у другій половині ХХ століття / Г. Панов // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – Вип. 30. – С. 119–132.
- Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций / Е. Н. Панов – М.: Наука, 1983. – 423 с.

- Пантелеев П. А. Размножение / П. А. Пантелеев // Водяная полевка. Образ вида / ред. П. А. Пантелеев. – М.: Наука, 2001. – С. 305–333.
- Пантелеев П. А. Родентология / П. А. Пантелеев. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. – 221 с.
- Перовский М. Д. Лось / М. Д. Перовский // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 95–97.
- Плошница А. И. Влияние островной изоляции и эффекта «бутылочного горлышка» на генетическое разнообразие песцов (*Alopex lagopus*) / А. И. Плошница, D. W. Macdonald, L. J. Kennedy [и др.] // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 372.
- Плюснин Ю. М. Сезонные различия в социальной организации демов у водяной полевки / Ю. М. Плюснин, В. И. Евсиков // Экология. – 1985. – 3. – С. 47–55.
- Поле С. Б., Динамика структуры и механизмы поддержания оптимальной плотности популяции серого сурка / С. Б. Поле, Д. И. Бибииков // Структура популяций сурков. – М., 1991. – С. 148–171.
- Полищук И. К. Роль млекопитающих фитофагов в трансформации растительного вещества в природном ядре биосферного заповедника «Аскания-Нова» / И. К. Полищук // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. Днепроперовск: ДНУ, 2001. С. 192–193.
- Полищук И. К. Временный кризис или предзнаменование очередного краха популяции степного сурка в Аскании-Нова? / И. К. Полищук // Животный мир: охрана и рациональное использование. Материалы научно-практ. конф. (г. Харьков, с. Гайдары, 20–22 октября 2005 г.). – Харьков, 2006. – С. 99–100.
- Полищук І. К. Стан популяцій «червонокнижних» видів ссавців у природному ядрі Біосферного заповідника «Асканія-Нова» /

- І. К. Поліщук // Теріофауна заповідних територій та збереження ссавців (матеріали ХІХ Териологічної школи-семінару): зб. наук. праць / Упорядники: І. Загороднюк та З. Селюніна. – Гола Пристань: Українське териологічне товариство, 2012. – С. 59.
- Поляков А. В. Структура и характер опромышления колымской популяции *Alopex lagopus* L. (Carnivora) в различных условиях обитания / А. В. Поляков // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6–12 июня 1974 г. – М.: ВИНТИ, 1974. – Т. 2. – С. 133.
- Поляков И. Я. Проблема численности вида в свете учения о жизненности / И. Я. Поляков // Третья экологическая конференция. Тезисы докл. – Киев.: Изд-во КГУ, 1954. – Ч. IV. – С. 272-278.
- Поляков И. Я. К теории прогноза численности мелких грызунов / И. Я. Поляков // Журн. общей биологии. – 1954. – Т. 15, вып. 2. – С. 91–108.
- Поляков И. Я. Биологические основы борьбы с грызунами – вредителями полевых культур и пастбищ / И. Я. Поляков // Биологические основы борьбы с грызунами. – М.: Изд-во Мин. сельск. хоз-ва СССР, 1958. – С. 3–17.
- Попов В. В. Черношапочный сурок в Байкало-Ленском заповеднике / В. В. Попов // VI съезд териолог. об-ва: Тез. докл. – М., 1999. – С. 201.
- Попов В. В. Связь внутривидовой структуры и эпизоотического процесса в природных очагах чумы на юге Сибири и в Монголии / В. В. Попов // Популяционная экология животных. Материалы Междунар. конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. – Томск – 2006. – С. 150.
- Попов В. В. Характеристика внутривидовых группировок длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) в период депрессии численности / В. В. Попов, Д. Б. Вержуцкий // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1988. – Т. 93. № 6. – С. 47–50.

- Приклонский С. Г. О плодовитости лося в центральных областях Европейской части РСФСР / С. Г. Приклонский, В. В. Червоный // Экология. – 1970. – № 2. – С. 100–101.
- Раль Ю. М. Заметки по биологии малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в эндемичном и благополучном по чуме районах Западного Казахстана / Ю. М. Раль, А. А. Флегонтова, М. В. Шейкина // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. – 1933. – Т. 12, № 2. – С. 139–148.
- Раменский (Рыбцов) С. Е. Экологические закономерности хронографической изменчивости Canidae: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.16 «Экология» / С. Е. Раменский (Рыбцов). – Свердловск, 1982. – 22 с.
- Раменский С. Е. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии / С. Е. Раменский, В. С. Смирнов, И. Г. Гурский [и др.] // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 261–266.
- Раменский С. Е. Скорости однонаправленных изменений размеров ондатры и бобра при их акклиматизации на Севере / С. Е. Раменский, Ю. А. Кузьминых, Ю. М. Малафеев [и др.] // Грызуны: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. – Свердловск, 1988. – Ч. 1. – С. 43–44.
- Раменский С. Е. Изменение размеров взрослых ондатр во время акклиматизации на Приобском Севере / С. Е. Раменский, Ю. А. Кузьминых, Ю. М. Малафеев [и др.] // Рационализация хозяйственного использования биологических ресурсов Западной Сибири. – Тюмень, 1988а. – С. 75–77.
- Реймерс Н. Ф. Экологические сукцессии и промысловые животные / Н. Ф. Реймерс // Охотоведение. – М.: Лесная пром., 1972. – С. 67–108.
- Роговин К. А. Ресурсы среды, социальная демография и стресс в популяции большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) во время пика и спада численности / К. А. Роговин, М. П. Мошкин, Дж. А. Рэндал [и др.] // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 4. – С. 497–507.

- Роговин К. А. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) / К. А. Роговин, М. П. Мошкин // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 4. – С. 244–267.
- Рожков Ю. И. Лось: популяционная биология и микроэволюция / Ю. И. Рожков, А. В. Проняев, А. В. Давыдов [и др.]. – М., КМК, 2009. – 520 с.
- Руди В. Н. Ресурсы степного сурка в Оренбургской области / В. Н. Руди, И. И. Сметанин // Возрождение степного сурка. Тезисы докладов Междунар. семинара по суркам стран СНГ (с. Гайдары, Харьковская область, Украина, 26–30 мая 1997 г.). – М.: Изд. АВФ, 1997. – С. 29–30.
- Руднева Л. В. Структура поселений даурской пищухи в юго-западном Забайкалье / Л. В. Руднева, А. И. Старков, Н. Г. Борисова / / Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 408.
- Ружич А. А. Некоторые особенности экологии *Cricetus cricetus* L. (Rodentia) в условиях интенсивного земледелия в южной части Паннонской низменности / А. А. Ружич // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. – М.: ВИНТИ, 1974. – Т. 2. – С. 173–174.
- Русаков О. С. Особенности размножения кабана в северо-западных областях СССР / О. С. Русаков // Копытные фауны СССР. – М., 1980. – С. 199–200.
- Русаков О. С. Кабан (экология, ресурсы, хозяйственное значение на Северо-Западе СССР) / О. С. Русаков, Е. К. Тимофеева. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 207 с.
- Рыбцов С. Е. Особенности черепа песцов на пике и минимуме численности / С. Е. Рыбцов, Ю. Л. Вигоров // Фауна, морфология и изменчивость животных/ Информац. материалы зоол. музея ИЭРЖ УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1976. – С. 22–23.

- Рябов Л. С. Последствия нарушения структуры популяции волка / Л. С. Рябов // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 431–446.
- Рябов Л. С. Особенности размножения волков (*Canis lupus L.*) в Центральном Черноземье / Л. С. Рябов // Экология. – 1988. – № 6. – С. 42–48.
- Сапельников С. Ф. Методика отлова и результаты мечения лисят в Воронежском заповеднике / С. Ф. Сапельников // VI съезд териологического об-ва: Тез. докл. – М., 1999. – С. 225.
- Саулич М. И. Механизм снижения численности сусликов / М. И. Саулич // Четвертый съезд ВТО. – М., 1986. – Т. 2. – С. 315.
- Свириденко П. А. Размножение и гибель мышевидных грызунов / П. А. Свириденко // Защита растений. – 1934. – Вып. 3. – С. 5–59.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С. А. Северцов. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – 316 с.
- Селюнина З.В. Результаты мониторинга териологических комплексов Черноморского Биосферного заповедника в 2000–2005 годах / З. В. Селюнина // Природничий альманах. Біологічні науки. – Херсон, – 2006. – Вип. 8. – С. 202–218.
- Середнева Т. А. Увеличение численности сурка на Украине и его причины / Т. А. Середнева // Охрана, рациональное использование и экология сурков. – М. – 1983. – С. 110–113.
- Середнева Т. А. Особенности экологии и роль байбака в формировании биологической продукции / Т. А. Середнева // Охрана, рациональное использование и экология сурков. – М. – 1983а. – С. 107–109.
- Сергеев В. Е. Явление Денеля и его альтернативные обоснования / В. Е. Сергеев // I Всесоюзное совещание по биологии насекомыхоядных млекопитающих. 4–7 февраля 1992 г., Новосибирск. – М., 1992. – С. 156–157.
- Сергеев В. Е. Взаимосвязь популяционной динамики и хронографической изменчивости конкурирующих видов в зоне симпатрии / В. Е. Сергеев, С. С. Онищенко, Д. В. Пермитин // V съезд

- Всесоюзн. териолог. общ-ва АН СССР. – М., 1990. – Т. 2. – С. 65–66.
- Сидоров С. В. Состояние морфологических признаков щитовидной железы в разных фазах популяционного цикла сайгака / С. В. Сидоров // VI съезд Териологического общ-ва. Москва, 13–16 апреля 1999 г. – М., 1999. – С. 232.
- Сидоров С. В. Популяционные циклы сайгака Северо-Западного Прикаспия / С. В. Сидоров, О. М. Букреева // VI съезд Териологического общества. Тезисы докладов. Москва, 13–16 апреля 1999 г. – М. – 1999. – С. 232.
- Сипко Т. Н. Состояние зубра и его популяций в европейской части России / Т. Н. Сипко, Г. С. Раутиан, Е. Г. Кисилева // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Сборник статей. – М., 1999. – С. 403–418.
- Сипко Т. П. Анализ процесса интродукции овцебыка на севере Евразии / Т. П. Сипко, А. Р. Груздев, С. С. Егоров [и др.] // Зоол. ж. – 2007. – Т. 86, № 5. – С. 620–627.
- Сиренко В. А. О реакклиматизации байбака в заповеднике Хомутовская степь / В. А. Сиренко // Охрана, рациональное использование и экология сурков. “М.” 1983. – С. 113–114.
- Скалинов В. А. Оптимизация методов учёта малых сусликов / В. А. Скалинов, С. В. Васильев // V Съезд Всесоюзн. териол. об-ва АН СССР. – М., 1990. – Т. 2. – С. 199–200.
- Слудский А. А. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики) / Слудский А. А., Варшавский С. Н., Исмагилов [и др.]. – Алма-Ата: Наука, 1969. – Т. 1, ч. 1. – 455 с.
- Смирнов В. С. Периодические снижения плодовитости песца на Ямале и их причины / В. С. Смирнов // Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. – М.: Наука, 1964. – С. 94–97.
- Смирнов В. С. Возрастная структура и соотношение полов / В. С. Смирнов, Н. С. Корытин // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 389–407.

- Смирнова М. П. Мышевидные грызуны снова на подъёме / М. П. Смирнова // Защита и карантин растений. – 2005. – № 2. – С. 4–6.
- Соколов Н. С. Вопросы экологии обского и копытного леммингов / Н. С. Соколов, Б. И. Сидоров, Н. И. Ча [и др.] // Доклады на 8 научн. сессии Якутского филиала АН СССР. – Якутск, 1957. – С. 157–177.
- Солдатова А. Я. Влияние плотности населения и погодных условий на характер передвижений малого суслика / А. Я. Солдатова // Биол. науки. – 1966. – № 1. – С. 37–42.
- Соломонов Н. Г. Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии / Н. Г. Соломонов. – Якутск: Якутское книжн. изд-во, 1973. – 248 с.
- Сорокин Е. П. Динамика возрастной структуры популяции белок Восточной Сибири в связи с изменением ее численности / Е. П. Сорокин // Вопросы зоологии. – Томск, 1966. – С. 34–36.
- Сосин В. Ф. О динамике численности ондатры изолированных поселений в пределах одного района / В. Ф. Сосин // Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 год – Свердловск: Институт экологии растений и животных УФАИ СССР, 1967. – С. 34–38.
- Сосин В. Ф. К морфологии водяной полёвки Приобского Севера / В. Ф. Сосин // Материалы по фауне Субарктике Западной Сибири. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. – С. 71–77.
- Ссавці України під охороною Бернської Конвенції / Під ред. І. В. Загороднюка. – К., 1999. – 222 с.
- Суворов А. П. Популяционные основы контроля численности волка / А. П. Суворов, М. Н. Смирнов, В. Д. Петренко // Популяционная экология животных. Материалы Межд. конф. «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. – Томск: Томский государственный университет, 2006. – С. 408–410.
- Сухов А. Одесская губерния (статистико-экономический очерк) / А. Сухов // Вся Одесса и Одесская губерния. Одесса, Изд. Изв. Одесск. ГубКома К.П.Б.У., губисполкома и губпросвета. 1925. – С. 351–365.

- Сухоруслов М. С. Экологические особенности и хозяйственное значение кабана Центральной Черноземной области: автореф. дис. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / М. С. Сухоруслов. – Воронеж, 1972. – 17 с.
- Схоль Е. Д. Особенности биологии малого суслика в условиях интенсивного земледелия левобережной Украины: автореф. дисс. на соискание учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология» / Е. Д. Схоль. – Л., 1956. – 18 с.
- Тимофеева Е. К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение) / Е. К. Тимофеева. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 167 с.
- Тимофеева Е. К. Косуля / Е. К. Тимофеева // Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 8. – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. – 224 с.
- Тимофеев-Рессовский Н. В. Очерк учения о популяциях / Н. В. Тимофеев-Рессовский, А. В. Яблоков, Н. Б. Готов. – М.: Наука, 1973. – 277 с.
- Ткачев А. В. Эндокринная характеристика популяционного цикла леммингов острова Врангеля / А. В. Ткачев // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 119–135.
- Титов С. В. Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика, *Spermophilus suslicus*, в восточной части ареала / С. В. Титов // Зоол. ж. – 2001. – Т. 80, № 2. – С. 230–235.
- Титов С. В. Пространственная структура поселений большого и крапчатого сусликов в Поволжье / С. В. Титов // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, № 6. – С. 731–742.
- Титов С. В. Расселение молодых в поселениях большого и крапчатого сусликов / С. В. Титов // Экология. – 2003. – № 4. – С. 289–295.
- Титов С. В. Современное состояние популяций сусликов в Поволжье / С. В. Титов, А. А. Шмыров, Ан. А. Кузьмин [и др.] // Управление численностью грызунов-вредителей (pest management) и проблемы сохранения биологического разнообразия. Материалы российской научно-практической конференции с международным участием (17-18 ноября 2009 г. Москва). – М.: ИПЭЭ РАН, 2009. – С. 64–66.

- Тлегенов Т. Т. О динамике численности полуденных и гребенциковых песчанок в Волго-Уральских песках при систематическом истреблении этих грызунов / Т. Т. Тлегенов, А. Н. Павлов, В. М. Волков [и др.] // Тезисы 10-й Научн. конф. противочумн. учреждений Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. – Алма-Ата, 1979. – С. 62–64.
- Токарский В. А. Пространственная структура популяций степного сурка на Украине / В. А. Токарский, О. В. Брандлер, А. В. Завгородько // Структура популяций сурков. Сборник научных трудов. – М., 1991. – С. 45–70.
- Токарский В. А. Ключевые экологические факторы возрождения европейского подвида степного сурка в середине XX века и депрессия его численности на рубеже XX–XXI веков / В. А. Токарский, В. И. Ронкин, О. Г. Савченко // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія біологія, 2006. – Вип. 3, № 729. – С. 193–201.
- Токарский В. А. Сравнительный анализ репродуктивного потенциала степного и черношапочного сурков / В. А. Токарский, О. Г. Савченко, В. И. Ронкин // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 484.
- Токарский В. А. Европейский степной сурок: история и современность / В. А. Токарский, В. И. Ронкин, О. Г. Савченко. – Харьков: ХНУ им. В. Н. Каразина, 2011. – 200 с.
- Томилова Т. П. Состав популяции как фактор динамики численности зайца беляка в подзоне южной тайги европейской части РСФСР // Охотоведение. ЦНИЛохота. – М.: Лесная промышленность, 1972. – С. 128–140.
- Треус М. Ю. Наслідки інбридингу у диких та свійських тварин зоопарку „Асканія-Нова” / М. Ю. Треус, В. О. Смаголь // Вісті Біосферного заповідника „Асканія-Нова” – 2001. – Т. 3. – С. 93–95.

- Тупикова Н. В. Размножение водяной крысы в Волго-Ахтубинской пойме / Н. В. Тупикова, Ю. Г. Шевцов // Зоол. журн. – 1956. – Т. XXXV, вып. 1. – С. 130–140.
- Фадеев В. А. Результаты мечения сайгаков на территории Казахстана / В. А. Фадеев // Копытные фауны СССР. – М.: Наука, 1980. – С. 210–212.
- Федосеева Г. А. Выявление корреляционных связей между количественными признаками у степных сурков (*Marmota bobak*) в нескольких поколениях / Г. А. Федосеева // Материалы VIII совещ. по суркам стран СНГ “Сурки в степных биоценозах Евразии”. – Чебоксары-Москва: КЛИО. – 2002. – С. 66–67.
- Филонов К. П. Динамика численности копытных животных и заповедность / К. П. Филонов // Охотоведение. – М. : Лесная промышленность, 1977. – 232 с.
- Филонов К. П. Лось / К. П. Филонов. – М : Лесная промышленность, 1983. – 246 с.
- Филимонов А. Н. К вопросу о внутривидовой регуляции численности волка / А. Н. Филимонов // Сб. науч. Тр. ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР. – М., 1980. – С. 37–43.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих / В. Е. Флинт. – М.: Наука, 1977. – 181с.
- Фолитарек С. С. Теоретические основы биотехнии и обзор работ Карасукской биотехнической станции / С. С. Фолитарек // Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 8-81.
- Хоецький П. Б. Лісомисливське господарство західного регіону України: історія розвитку, сучасний стан, потенціал мисливського фонду: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. сільськогосподар. наук: спец. 06.03.03 «лісознавство і лісівництво / П. Б. Хоецький. – Львів, 2012. – 40 с.
- Холодная Н. Ю. Влияние изъятия части особей в колонии на воспроизводство степного сурка (предварительные результаты) /

- Н. Ю. Холодная, В. А. Токарский // Возрождение степного сурка. Тезисы докладов Межд. Семинара по суркам стран СНГ (с. Гайдары, Харьковская область, Украина, 26–30 мая 1997 г.). – М.: Изд. АВФ, 1997. – С. 50–53.
- Цветкова А. А. Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в Саратовском Правобережье / А. А. Цветкова // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 4. – С. 423–437.
- Ченцова Н. Ю. Об адаптивном значении инбридинга для мелких грызунов / Н. Ю. Ченцова // Зоол. журн. – 1969. – Т. LVIII, вып. 5. – С. 734–745.
- Черняев Н. Описание сусликов, обитающих в Южной России и способов их истребления / Н. Черняев. – Петербург, 1857. – 56 с.
- Чернявский Ф. Б. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты / Ф. Б. Чернявский, А. В. Ткачев. – М.: Наука, 1982. – 164 с.
- Чернявский Ф. Б. Циклы леммингов и полевок на Севере / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин. – Магадан: ИБПС ДВО РАНБ, 2004. – 150 с.
- Чесноков Н. И. О закономерностях акклиматизации ондатры / Н. И. Чесноков // Экология. – 1976. – № 6. – С. 63–70.
- Чесноков Н. И. Дикие животные меняют адреса / Н. И. Чесноков. – М.: Мысль, 1989. – 221 с.
- Чубыкина Н. Л. Изменение скорости роста водяных полёвок на разных фазах популяционного цикла / Н. Л. Чубыкина // V съезд Всесоюзного териолог. общ-ва АН СССР. – М.: 1990. – Т. 2. – С. 207–208.
- Шабанова Г. Чувствительность природных растительных сообществ Молдовы к изменению климата / Г. Шабанова, Т. Изверская // Климат Молдовы в XXI веке: проекции изменений, воздействий, откликов. – Кишинев, S. n, 2004. – С. 98–150.
- Шапошников Л. В. Акклиматизация и формообразование у млекопитающих / Л. В. Шапошников // Зоол. ж. – 1958. – Т. 38, вып. 9. – С. 1281–1290.

- Шаталова С. П. Дикий кролик и особенности его размножения на юге Украины / С. П. Шаталова // Фауна и экология животных. – М., 1972. – С. 93–101.
- Шарова Л. П. Хронографическая изменчивость краниологических признаков обыкновенной бурозубки / Л. П. Шарова // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териологического общ-ва АН СССР. – М., 1983. – Т. 2. – С. 99.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения / С. С. Шварц // Зоол. журн. – 1963. – Т. XLII, вып. 3. – С. 417–433.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида / С. С. Шварц // Зоол. журн. – 1967. – Т. XLVI, вып. 10. – С. 1456–1469.
- Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии / С. С. Шварц // Экология. – 1972. – № 6. – С. 13–19.
- Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы / С. С. Шварц // Методологические аспекты исследования биосферы. – М., 1975. – С. 100–112.
- Шевлюк Н. Н. Биология размножения наземных грызунов из семейства беличьих / Н. Н. Шевлюк, В. Н. Руди, А. А. Стадников – Екатеринбург: УрО РАН, 1999. – 146 с.
- Шейкина М. В. О передвижении малого суслика в разные периоды его жизнедеятельности и в различные годы / М. В. Шейкина // Грызуны и борьба с ними. – Саратов: Саратовское книжное изд-во, 1955. – Вып. 4. – С. 1456–1469.
- Шекарова О. Н. Проблемы охраны сусликов Евразии / О. Н. Шекарова // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Материалы российской научной конференции. Москва, 16–17 ноября 2005 г. – М.: Тов-во научных изданий КМК. 2005. – С. 120–122.
- Шершеневич В. Охота в Херсонской губернии / В. Шершеневич // Природа и охота. – 1882. – август. – С. 23–31.

- Шефтель Б. И. Структура популяций и особенности размножения землероек-бурозубок (*Sorex*) на разных стадиях цикла динамики численности / Б. И. Шефтель // VI съезд териологического общ-ва. – М, 1999. – 280 с.
- Шефтель Б. И. Новый взгляд на проблему динамики численности мелких млекопитающих / Б. И. Шефтель // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общ-ва). Материалы междунар. совещания 31 января – 2 февраля 2007, г. Москва. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2007. – С. 557.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И. А. Шилов. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 261 с.
- Шилов И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций / И. А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. – М.: Наука, 1991. – С. 65–85.
- Шилов И. А. Экология / И. А. Шилов. – М.: «Высшая школа», 1998. – 512 с.
- Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих / С. А. Шилова. – М.: Наука, 1993. – 200 с.
- Шилова С. А. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределении клещей *Ixodes persulcatus* P.Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита / С. А. Шилова, В. Б. Троицкий, Г. Б. Мальков [и др.]. – М. // Зоол. ж. – 1958. – Т. XXXVII, вып. 6. – С. 931–938.
- Шилова С. А. Некоторые черты пространственно-этологической структуры популяции длиннохвостого суслика и попытка её направленного изменения / С. А. Шилова, А. И. Шилов, Л. Е. Левина [и др.] // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, вып. 7. – С. 1042–1046.
- Шилова С. А. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полевки в различных частях ареала / С. А. Шилова, М. В. Касаткин // Экология. – 2000. – № 4. – С. 287–294.

- Шиляева Л. М. Структура популяции песца (*Alopex lagopus*) и роль различных генераций в динамике его численности / Л. М. Шиляева // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, вып. 12. – С. 1843–1852.
- Шиляева Л. М. Смертность и выживаемость песца Европейского Севера на разных фазах популяционного цикла / Л. М. Шиляева // Промысловая териология. – М.: Наука, 1982. – С. 116–126.
- Ширяев В. В. Плотность населения и плодовитость ондатры / В. В. Ширяев // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 70–71.
- Шмит Э. О жизни волка / Э. Шмит // Охота и охотничье хозяйство. – 1973. – № 3. – С. 20-21.
- Шулятьев А. А. Особенности экологии дикого кролика как объекта разведения и охоты на огороженных территориях / А. А. Шулятьев // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы межд. совещ. 31 января – 2 февраля 2007 г., г. Москва. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 560.
- Щипанов Н. А. Международная конференция по биологии и управлению популяциями грызунов (Пекин, 5 – 9 октября 1998 г.) // Н. А. Щипанов // Успехи современной биологии, – 1999. – Т. 119. – № 4. – С. 411–413.
- Щипанов Н. А. Функция внутривидовых пространственных структур и синантропизм мелких млекопитающих / Н. А. Щипанов, В. Ю. Олейниченко // Синантропизация грызунов и ограничение их численности. – М.: Наука, 1992. – С. 88–100.
- Щипанов Н. А. Белобрюхая белозубка: Поведение, пространственно-этологическая и функциональная структура популяции / Н. А. Щипанов, В. Ю. Олейниченко. – М.: Наука, 1993. – 135 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений / Ч. Элтон. – М.: ИЛ, 1960. – 230 с.
- Юдин Б.С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири / Б. С. Юдин // Труды Биологического ин-та Сиб. отделения АН СССР. – 1962. – Вып. 8. – С. 33–134.

- Юргенсон П. Б. Возрастная структура популяций и динамика плодовитости охотничьих животных / П. Б. Юргенсон // Зоол. журн. – 1966. – Т. 45, вып. 2. – С. 161–171.
- Яблоков А. В. Популяционная биология: учебн. пособие для биол. спец. вузов / А. В. Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
- Язан Ю.П. Охотничьи звери Печерской тайги (Биология популяций, механизмы регуляции численности) / Ю. П. Язан. – Киров: Кировское отд. Волго-Вятского книжного изд., 1972. – 382 с.
- Яковлев М. Г. Изменения численности больших песчанок после их истребления / М. Г. Яковлев // Грызуны и их эктопаразиты. – Саратов, 1967. – С. 334–344.
- Яковлев М. Г. О размножении песчанок после снижения их численности в результате истребительных работ / М. Г. Яковлев М. Г. Радченко // Грызуны и их эктопаразиты. – Саратов, 1968. – С. 352–357.
- Яськин В. А. Высота мозговой капсулы черепа как индикатор популяционного цикла у грызунов / В. А. Яськин // Популяционная экология животных. Матер. междунар. конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. – Томск – 2006. – С. 73.
- Albon S. D. Density-dependent changes in the spacing behavior of female kin in red deer / S. D. Albon, H. J. Staines, F. E. Guinness [et al.] // J. Anim. Ecol. – 1992. – 61, N 1. – P. 131–137.
- Bertram B. C. Social factors in influencing reproduction in wild lions / B. C. Bertram // J. Zoologist. – 1975. – Vol. 77. – P. 463–482.
- Bunnell F. L. Structure and function of tundra ecosystems / F. L. Bunnell, S. F. MacLean, J. Brown [et al.] // Ecol. Bull. – 1975. – Vol. 20. – P. 73–124.
- Boonstra R. A test of the chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pensylvanicus* / R. Boonstra, T. B. Peter // Evolution (USA). 1987. – Vol. 41, № 5. – P. 929–947.
- Cabon-Raczynska K. Variability of the body weight of european hares / K. Cabon-Raczynska // Acta theriologica. – 1974. – 19, № 1–13. – P. 69–80.

- Cary J. R. B. Reproductive change in the 10-year cycle of snowshoe hares / J. R. Cary, L. B. Keith // Canadian J. Zool. – 1979. – Vol. 57, № 2. – P. 375–390.
- Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vyrnwy Montgomery chire in 1936–1939 / D. Chitty // Trans. Roy. Soc. London. – 1952. – Ser. B. – Vol. 236. – P. 505–552.
- Chitty D. Population processis in the vole and their relevance to general theory / D. Chitty // Canadian J. Zool. – 1960. – Vol. 38, № 1. – P. 99–113.
- Chitty D. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations / D. Chitty // Proc. Ecol. Austral. – 1967. – V.2. – № 1. – P. 51–78.
- Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cicles in mammals / J. J. Christian // J. Mammal. – 1950. – № 31(3). – P. 247–259.
- Davis D. E. Mechanism for decline in a woodchuck population / D. E. Davis // J. Wildlife Manag. – 1981. – Vol. 45, № 3. – P. 658–668.
- Errington P. L. The decline of a muskrat population / P. L. Errington, R. J. Siglin, R. C. Clark // J. Wildlife Manag. – 1963. – № 1. – P. 1–8.
- Heikkila J. Influence of predation risk on early development and maturation in three species of *Clethrionomys voles* / J. Heikkila., K. Kaarsalo, O. Mustonen, P. Pekkarinen // Ann. zool. fenn., 1993. – Vol. 30 – № 2. – C. 153–161.
- Krebs C. I. Lemmying cycles at Baker Lake, Canada, during 1959–1962 / C. I. Krebs // Science. – 1963. – Vol. 140. – P. 3567.
- Krebs C. J. The lemming cycle at Baner Lake, North–west Territories, during 1959–1962. / C. J. Krebs // Arctic Inst. N. Amer. Techn. Pap. – 1964. – Vol. 15. – 104 p.
- Krebs C. J. Population cycles in small mammals / C. J. Krebs, J. H. Myers // Adv. Ecol. Res. – London-New York, 1974. – Vol. 8. – P. 267–399.
- Lacy, G. Alaks, A. Walsh // Evolution (USA). – 1996. – Vol. 50, № 6. – P. 2187–2200.

- Le Boeuf B. J. Social status and mating activity in elephant seals / B. J. Le Boeuf, R. S. Peterson, 1969 // Science. – 1969. – Vol. 163. – P. 91–93.
- Levin R. Inbreeding costs swamp benefit / R. Levin // Science, – 1989. – Vol. 243. N 4890. – P. 482.
- Mallory F. F. Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influences // Can. J. Zool. – 1981. – Vol. 59, № 2. – P. 174–182.
- Mazurkiewicz M. Dispersion of young bank voles from their place of birth / M. Mazurkiewicz, E. Rajska // Acta theriol. – 1975. – Vol. 20, № 1–14. – P. 71–81.
- Meslow E. C. Demographic parameters of a snowshoe hare population / E. C. Meslow, L. D. Keith // J. Wildlife Manag. – 1968. – Vol. 32, № 4. – P. 812–834.
- Mullen D. A. Reproduction in brown lemmings (*Lemmus trimucronatus*) and its relevance to their cycle of abundance / D. A. Mullen // Univ. Calif. Publ. Zool. – 1968. – Vol. 85. – P. 1–24.
- Mihok S. Breeding performance in captivity of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) from decline- and increase-phase population / S. Mihok, R. Boonstra // Canad. J. Zool. – 1992. – Vol. 70. – № 9. – P. 61–156.
- O'Farrell T. P. Home range and ecology of snow shoe hares in Interior Alaska / T. P. O'Farrell // J. Mammal. – 1965. – № 3. – P. 406–418.
- Pepin D. Development de strategies d'utilisation de levrauts (*Lepus europeus*) issus d'elevage / D. Pepin, B. Cargnelutti // Sibier faune sauvage. – 1987. – Vol. 4. – P. 149–164. Цит. По РЖБ 1988 1И466.
- Peterson R. O. Wolves, moose and allometry of population cycles / R. O. Peterson, R. E. Page, K. M. Dodge / R. O. Peterson // Science. – 1984. – Vol. 224, № 4655. – P. 1350–1352.
- Petrusewicz K. An increase in mice population induced by disturbance of the ecological structure of population / K. Petrusewicz // Bull. Acad. pol. science Ser. sci biol. – 1960. – Vol. 8., № 7. – P. 301–304.
- Rose R. K., Gaints M. S. The reproductive cycle of *Microtus ochro-*

- gaster* in eastern Kansas / R. K. Rose, M. S. Gaints // Ecol. Monogr. – 1978. – Vol. 48, № 1. – P. 21–42.
- Sauer J. R., Slade N. A. Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable than age? / J. R. Sauer, N. A. Slade // Ecology. – 1987. – Vol. 68, № 3. – P. 642–650.
- Scheffer V. B. Body size with relation to population density in mammals / V. B. Scheffer // J. Mammal. – 1935. – Vol. 36, № 4. – P. 102–104.
- Southern H. N. The stability and instability of small mammal populations / H. N. Southern // Ecol. Small Mammals. London. – 1979. – P. 103–134.
- Spong Goran Genetsc consequences of dispersial and social behavior in lions, *Pantera leo* / Goran Spong // Acta university upsal. Compr. Summ. Uppsala Diss. Fac. Science and Technology. – 2001. – № 659. С. 1–2, 4–30. Цит. По РЖБИОЛ., 2006. – № 3. – 04И.7.79.
- Stronen Astrid V. North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*) / Astrid V. Stronen, Bogumila Jedrzejewska, Cino Pertoldi [et al.] // PLOS One. – 2013. – Vol. 8. – Issue 10. – P. 1–9.
- Stubbe S. Lebensraumnutzung uns Populationsumsatzs des Schwarzwildes in der DDR – Ergebnisse der Wild markierung / S. Stubbe // Unsere Jagd. – 1987. – Vol. 37. – N 8. – P. 220–230.
- Surdasky St. Untersuchungen auf Zvei Populations des Perlziesels (*Citellus suslica* Gueld.) in Lubliner Gebiet / St.Surdasky // Acta theriologica. 1958. Vol. 2, № 10. P. 203–229.
- Zammuto R. M. A comparison of timme-specific life table for Belding's ground squirrels *Spermophilus beldingi* / R. M. Zammuto, P. W. Sherman // Can. J. Zool. – 1986. – Vol. 64, № 3. – P. 602 – 605.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВНУТРИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	8
ГЛАВА 2. РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ОСОБЕЙ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ	22
Различия показателей размножения самок.....	23
Морфологическая разнокачественность особей.....	28
Физиологическая разнокачественность особей.....	33
ГЛАВА 3. ПРИЧИНЫ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ОСОБЕЙ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ	42
Оценка связи между изменениями воспроизводства, качественного состава населения и разными факторами.....	42
Образ жизни и перемещения некоторых млекопитающих.....	67
Особенности формирования родительских пар и типы спариваний	73
Влияние разных типов спаривания и условий раннего постнатального онтогенеза на репродуктивный потенциал самок	87
ГЛАВА 4. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ РОЖДАЕМОСТИ	98
Особенности проявления внутрипопуляционных механизмов регулирования рождаемости.....	99
Экологические последствия выключения внутрипопуляционного механизма увеличения рождаемости	104
Участие разных внутрипопуляционных механизмов в регулировании численности.....	110
ГЛАВА 5. РОЛЬ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ РОЖДАЕМОСТИ В ИЗМЕНЕНИЯХ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	115
Внутрипопуляционное регулирование рождаемости в динамике населения крапчатого и малого сусликов в XIX и XX столетиях...	116
Роль изменений рождаемости в феномене «возрождения» степного сурка в XX столетии.....	123

Изменения рождаемости как причина акклиматизационного «взрыва» численности ондатры.....	128
Увеличение воспроизводства как фактор расширения границ ареалов млекопитающих.....	131
Периодические изменения рождаемости как одна из причин колебаний численности мелких млекопитающих.....	137
Использование механизмов внутривидовой регуляции рождаемости у млекопитающих в практике природопользования.	142
ГЛАВА 6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....	160
Неизбежность снижения численности после ее увеличения, вызванного временным повышением рождаемости.....	160
Ограниченность увеличения численности пространственной группировки млекопитающих за один цикл изменения рождаемости.....	164
Зависимость изменений численности от возрастной структуры населения.....	167
Зависимость изменений численности от выживаемости особей....	170
Связь длительности одного цикла численности с продолжительностью жизни особей	174
Зависимость повторяемости циклов численности млекопитающих от внешних факторов.....	177
Роль внутривидовой регуляции в динамике населения на протяжении продолжительных временных периодов.....	179
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	185
Определение терминов, часто используемых в тексте.....	186
Список млекопитающих, упоминаемых в тексте.....	187
Список использованной литературы.....	190

CONTENTS

INTRODUCTION	5
CHAPTER 1. MODERN CONCEPTIONS OF INTRA-POPULATION REGULATION IN MAMMALS	8
CHAPTER 2. HETEROGENEITY OF INDIVIDUALS AT DIFFERENT PHASES OF POPULATION DYNAMICS	22
Differences in the parameters of breeding females.....	23
Morphological heterogeneity of individuals.....	28
Physiological heterogeneity of individuals.....	33
CHAPTER 3. THE REASONS DIVERSIFORM INDIVIDUALS AT DIFFERENT PHASES OF POPULATION DYNAMICS	42
To evaluate the relationship between changes in the breeding, qualitative composition of the population and different factors.....	42
The lifestyle and movement of individuals.....	67
Features of formation of the parent pairs and the types of pairings	73
Influence of different mating types and conditions of early postnatal ontogenesis on the reproductive potential of females.....	87
CHAPTER 4. INTRAPOPULATION MECHANISMS OF BIRTH CONTROL	98
Especially the existence of intrapopulation mechanisms of birth control.....	99
Environmental implications of intrapopulation mechanism increasing the birth rate	104
The involvement of different intrapopulation mechanisms in the regulation of the number.....	110
CHAPTER 5. THE ROLE OF INTRAPOPULATION REGULATION OF FERTILITY IN CHANGES OF NUMBER IN MAMMALS	115
Intrapopulation births control in population dynamics of small and spotted ground squirrels in the XIX and XX centuries.....	116

The role of changes in fertility in the phenomenon of "revival" of the steppe marmot in the XX century.....	123
Change in the birth rate as cause acclimatization "explosion" in the number of muskrat.....	128
Increased reproduction as a factor in the expansion of boundaries of the areas mammals.....	131
Periodic changes in the birth rate as one of the causes of population fluctuations of small mammals.....	137
The use of mechanisms of birth control in mammals in the practice of environmental management.....	142
CHAPTER 6. REGULARITY OF CHANGES OF NUMBER IN MAMMALS.....	160
The inevitability of decline in number after its increase caused by a temporary increase in the birth rate.....	160
The limited increase in the number of spatial groups of mammals for one cycle of the birth rate change.....	164
The dependence of the change of the number from age structure of the population.....	167
The dependence of the change of the number of survival animals.....	170
The connection duration of one cycle of population with life length of individuals	174
The influence of external factors on the periodicity of cycles in the number of mammals	177
The role of population regulation in population dynamics over long time periods.....	179
CONCLUSION.....	185
Definition of terms frequently used in text.....	186
List of mammals mentioned in the text.....	187
The list of references.....	190

Наукове видання

Лобков Володимир Олексійович

**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ
ЧИСЕЛЬНОСТІ ССАВЦІВ**

МОНОГРАФІЯ

(російською мовою)

В авторській редакції

Підп. до друку 12.01.2016. Формат 60x84/16.

Умов.-друк. арк. 14,07. Тираж 300 пр.

Зам. № 1283.

Видавець і виготовлювач

Одеський національний університет

імені І. І. Мечникова

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.

Україна, 65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12

Тел.: (048) 723 28 39. E-mail: druk@onu.edu.ua