

**К АНАЛИЗУ ФАКТОРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ
НА МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ НА СЕВЕРЕ И ЮГЕ АРЕАЛА**

А.Е. Балакирев¹, Н.М. Окулова¹, Э.В. Ивантер²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр., 33*

² *Петрозаводский государственный университет
Россия, 185018, Петрозаводск, Ленина, 33*

Поступила в редакцию 12.12.03 г.

К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала. – Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ивантер Э.В. – Приводятся результаты исследования влияния основных параметров климата, космических факторов и предшествующей численности на многолетнюю динамику численности двух популяций обыкновенной бурозубки, населяющих Курскую лесостепь и Южную Карелию. Показано значительное различие в наборах факторов, влияющих на годовые колебания численности этих популяций. Обнаружена чёткая связь между погодными условиями тёплого сезона предшествующего года и численностью зверьков в текущем году. Рассматриваются причины географических особенностей влияния данных параметров на популяции вида и причины обнаруженных трендов численности.

Ключевые слова: многолетняя динамика численности, факторы, обыкновенная бурозубка, ареал.

On the analysis of factors affecting the *Sorex araneus* number dynamics in the north and south of its habitat. – Balakirev A.E., Okulova N.M., Ivanter E.V. – The influence of the basic parameters of climate, cosmic factors and preceding number on the long-term dynamics of two *Sorex araneus* populations inhabiting the Kursk forest-steppe and South Karelia was studied. A considerable difference in the factor sets influencing the annual fluctuations of these populations is shown. A clear relation between the warm season weather in the preceding year and the present-year number of animals was found. The causes of the geographically-featured influence of the above parameters on the populations as well as the causes of the number trends revealed are discussed.

Key words: long-term number dynamics, factors, *Sorex araneus*, habitat.

ВВЕДЕНИЕ

Многолетняя динамика численности до сих пор остаётся одной из основных проблем популяционной экологии. До сих пор нет работ, в которых бы в равной мере и детально учитывались и биотические, и абиотические факторы, влияющие на динамику численности насекомоядных. Закономерности многолетней динамики численности землероек, несмотря на резко возросший в последние десятилетия интерес к данной группе, остаются изученными довольно слабо.

Виды с широким ареалом, такие как, например, обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758.), предоставляют хорошую возможность для исследования взаимодействия вида со средой обитания. В разных географических зонах вид подвергается воздействию разных наборов факторов среды разных амплитуд, что ставит географические популяции в совершенно разные условия. Отсюда сле-

дует несовпадение популяционных циклов, а часто и диаметрально противоположная реакция популяций одного вида на однонаправленные, казалось бы, изменения среды. Знание того, какие именно параметры являются ключевыми для процветания конкретной популяции, позволяет предвидеть её поведение при изменении среды.

Наиболее продолжительные ряды наблюдения за численностью (10 – 30 лет) опубликованы по западным и восточным районам средней тайги европейской части бывшего СССР, Скандинавии, Средней Сибири, южной тайги и смешанным лесам Заволжья, а также северной лесостепи европейской части России (Формозов, 1948; Межжерин, 1960; Попов, 1960, 1967; Долгов и др., 1968; Ивантер, 1975, 1976; Мясников, 1976; Стадучин, 1979; Докучаев, 1983; Шефтель, 1985; Куприянова, Наумов, 1986; Ходашова, Елисеева, 1992; Skaren, 1972; Gaisler, 1983; Kaikusalo, Hanski, 1985; Henttonen et al., 1989; Sheftel, 1989). Все исследователи отмечают, что численность землероек в целом и обыкновенной бурозубки в частности повсеместно колеблется в очень широких пределах. При этом амплитуда колебаний особенно велика вблизи северных и южных границ ареала, где она может достигать 1:22 – 1:37 (Долгов и др., 1968; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Мясников, 1976; Шефтель, 1985; Ходашова, Елисеева, 1992). Более устойчив уровень численности в центральных частях ареала в подзоне южной тайги и смешанных и широколиственных лесов, где амплитуда колебаний уменьшается до 1:4 – 1:10 (Формозов, 1948; Дунаева, 1955; Лаврова, 1960; Викторов, 1964; Попов, 1960, 1967; Попов, 2003). Большинство исследованных популяций является ациклическими или лишь с тенденцией к правильным 3 – 4-летним циклам.

Первые исследования причин годовых изменений численности бурозубок были направлены на изучение именно абиотических факторов и принадлежат А.Н. Формозову (1946, 1948). Он показал их связь с погодными условиями зимы и особенно предзимья, в частности с высотой снежного покрова и температурным режимом. К такому же выводу пришла и Е.М. Снегиревская (1947). Все последующие исследования, выполненные в различных регионах, только подтвердили эти выводы, и в литературе утвердилось мнение о том, что именно снежный период определяет численность популяции. Подъёмам численности землероек предшествуют многоснежные зимы со слабым промерзанием почвы, а сильные морозы при низком снежном покрове, особенно в начале зимы, вызывают массовую гибель зверьков (Попов и др., 1950; Лаврова, 1960; Попов, 1960, 1967; Викторов, 1964; Ивантер, 1975; Третьяков, 2003; Heikura, 1984). Было показано также, что на южной окраине лесной зоны и в лесостепной полосе Украины для землероек неблагоприятны неустойчивые зимы с чередованием оттепелей и морозов, приводящих к образованию на почве ледяной корки (Лавров, 1943; Межжерин, 1960). Из весенних факторов неблагоприятными оказались затяжные и поздние вёсны с возвратными морозами, задерживающими развитие почвенных беспозвоночных (Снегиревская, 1947; Формозов, 1948; Межжерин, 1960; Новиков и др., 1970; Шефтель, 1985; Sheftel, 1989). Сведения о влиянии погодных условий летнего сезона до сих пор наиболее отрывочны. Есть лишь отдельные указания на то, что численность зверьков падает после сильных засух, а также после холодных ливневых дождей в начале лета (Попов и др., 1950; Воронов, 1952; Лаврова, 1960; Лаврова, Зажигин, 1965; Садакова, 1980).

К АНАЛИЗУ ФАКТОРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ

В данной работе мы попытались провести детальный статистический анализ влияния различных факторов на изменения численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) и межпопуляционные сравнения с целью выяснения географических особенностей реакции вида на изменение условий обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В статье использованы 30-летние ряды по летне-осенней (сезонный максимум) численности обыкновенной бурозубки по данным стандартных учётов давилками Геро из двух частей ареала:

1) северной – стационар института биологии Карельского научного центра РАН, д. Карку, Питкярантский район Республики Карелия, Приладожье – 1966 – 1995 гг.;

2) Чернозёмного центра России – по Стрелецкому участку Центрально-Чернозёмного заповедника (около 30 км юго-восточнее г. Курска) – 1953 – 1983 гг.

Данные по последней точке (лесная популяция) были взяты по К.С. Ходашовой и В.И. Елисейевой (1992). Численность зверьков оценивалась в особях на 100 ловушко-суток.

Для статистического анализа связей использовался нелинейный регрессионный анализ, выполненный при помощи программных пакетов Stadia и Statistica. Используются следующие обозначения: R – коэффициент детерминации (квадрат коэффициента корреляции Пирсона), p – уровень значимости этого коэффициента, CV – коэффициент вариации в процентах.

Исследовалось влияние таких климатических характеристик, как средние месячные и средне-сезонные температуры воздуха и суммы осадков за те же периоды в текущий и в предшествующий годы. Эти показатели взяты по данным метеорологических станций в городах Сортавале и Курске, использованы также показатели солнечной и геомагнитной активностей по В.Ф. Логинову и др. (1991). Солнечная активность выражена в числах Вольфа, геомагнитная – в индексах Бартельса. В качестве фактора внутривидового воздействия использованы показатели численности вида в тех же условиях за предшествующий год.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ статистического типа распределения многолетних рядов численности бурозубок, проведённый методами Колмогорова – Смирнова и χ^2 , показал, что распределения практически не отличаются от нормального типа. Это позволило применить параметрические методы анализа. Многолетняя средняя и ошибка среднего для численности обыкновенной бурозубки в Карелии составила 3.937 ± 0.657 , в Стрелецком лесу – 2.800 ± 0.428 . Многолетние колебания численности показаны на рис. 1.

Как видно, ни одна из исследованных популяций не обнаруживает правильной цикличности. Периоды между подъёмами и спадами могут варьировать от 2 до 6 лет без какой-либо заметной закономерности. Цикличность по Хентонену (Henttonen et al., 1985) составляет для Карелии 0.288, для курской лесной популяции – 0.702. Таким образом, последнюю популяцию по этому показателю следует считать цикличной, а первая таковой не является.

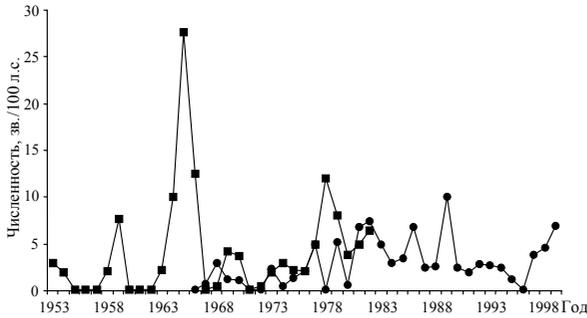


Рис. 1. Многолетняя динамика численности обыкновенной бурозубки в исследуемых точках: ■ – Стрелецкий лес, ● – Карелия

Принято считать, что количество регулирующих факторов уменьшается при приближении к зоне видового оптимума. В ней вид достигает не только, да и не столько наивысшей численности, но она наиболее стабильна или имеет наиболее правильные колебания. Так, например, в Печоро-Илычском заповеднике коэффициенты вариации численности закономерно воз-

растают вдвое при переходе от равнины к горам, где условия значительно менее благоприятны (Бобрецов и др., 2003). До сих пор сообщалось лишь о двух строго циклических популяциях обыкновенной бурозубки (Стадухин, 1979; Шефтель, 1985; Sheftel, 1989), обе они населяют зону видового оптимума (Южный Урал, Западная Сибирь) и характеризуются высокой численностью. Средние численности в обеих рассмотренных нами популяциях были не очень велики и достоверно не различаются, но в Карелии численность достоверно стабильнее ($CV = 60.96$ против 128.57 , $p < 0.05$ соответственно), что говорит о большей благоприятности местобитаний. Факторы, проявившие достоверную связь с динамикой численности, приведены в табл. 1 – 3.

Таблица 1

Влияние факторов на летне-осеннюю численность обыкновенной бурозубки в Карельском Приладожье

Параметр	Уравнение	Коеф. детерминации R	Значимость p	
Факторы предшествующего года				
Осадки	мая	$y=1.943+15.61/x$	0.380	
	июня	$y=0.8591+0.03736x$	0.392	
	августа	$y=4.268-96.88/x$	0.285	
весны	$y=5.23-0.02474x$	0.283	0.0247	
Активность	геомагнитная	$y=4.36\ln(x)-8.993$	0.416	0.001
	солнечная	$y=e^{-2.738x^{-0.4211}}$	0.492	0
Численность рыжей полёвки	$y=e^{-0.7947x^{0.561}}$	0.184	0	
Факторы года учёта				
Температура	марта	$y=3.803+0.6612x+0.06082x^2$	0.540	0.01112
	мая	$y=e^{-4.272x^{2.252}}$	0.232	0.0035
	весны	$y=1.154+0.7406x$	0.455	0
Осадки	января	$y=e^{1.059-15.32/x}$	0.342	0.0023
	весны	$y=2.591\ln(x)-9.131$	0.310	0.01

Таблица 2

Влияние факторов на летне-осеннюю численность обыкновенной бурозубки в Курской лесостепи

Параметр	Уравнение	Коэф. детерминации R	Значимость p
Факторы предшествующего года			
Температура	июня $y=e^{90.76/x-4.809}$	0.352	0.0013
	июля $y=e^{9.344-0.4736x}$	0.484	0
августа	$y=71.79-23.52\ln(x)$	0.353	0
ноября	$y=1/(1.756-0.4513x)$	0.310	0.01
декабря	$y=1/(2.79+3.853/x)$	0.544	0
весны	лета $y=-1.884+29.92/x$	0.338	0.027
	осени $y=e^{201/x-10.76}$	0.503	0
Осадки	марта $y=1/(-1.435+18.98/x)$	0.351	0.0014
	июня $y=1/(0.07447+53.95/x)$	0.370	0.0005
	июля $y=1/(11.89-2.423 \ln(x))$	0.367	0.0006
	августа $y=e^{1.218-45.41/x}$	0.279	0.0256
Численность предшествующего года	$y=2.104+0.4661x$	0.467	0
Активность	геомагнитная $y=198-37.54x+2.33x^2-0.04637x^3$	0.890	0.0001
	солнечная $y=e^{1.861-0.001337x}$	0.602	0
Факторы года учёта			
Температура	апреля $y=32.48/x-1.989$	0.459	0
	зимы $y=-28.17-7.731x-0.428x^2$	0.5172	0.0171
Осадки	марта $y=e^{0.03193x-0.7448}$	0.3582	0.001
	апреля $y=1/(5.993-0.6377\sqrt{x})$	0.2787	0.0357
	июня $y=1/(122.9/x-0.3872)$	0.416	0
	лета $y=-19.3+0.6674x-0.004375x^2$	0.48	0.0323

Таблица 3

Тренды параметров погоды и численностей

Параметр	Уравнение	Коэф. детерминации R	Значимость p
Карелия			
Численность	$y=2,116-0,5239x+0,05884x^2-0,00136x^3$	0.611	0.0063
Температура мая	$y=e^{1.952-0.06701x}$	0.325	0.0029
Осадки января	$y=29.25+0.611x$	0.300	0.01
Курск			
Численность в лесу	$y=e^{0.07904x-0.8609}$	0.415	0
Температура	марта $y=2.586-5.837/x$	0.417	0
	весны $y=1/(0.1783+0.1454/x)$	0.437	0
июля	$y=1/(0.05049+0.0001714x)$	0.318	0.0053
августа	$y=1/(0.0536+0.0001839x)$	0.342	0.0016
лета	$y=1/(0.05278+0.0001641x)$	0.350	0.0011

Карелия

Из табл. 1 видно, что в Карелии наиболее тесная связь показателей численности обыкновенной бурозубки с внешними факторами и факторами предыдущего года выявлена для геомагнитной и солнечной активностей, а также для суммы

осадков в предшествующем мае ($R = 0.39 - 0.49$); из факторов года учёта наиболее существенны температуры марта, а отсюда и температуры весеннего сезона ($R = 0.54 - 0.45$) (рис. 2, 3). При этом бурозубок бывает больше после года с низкой солнечной и высокой геомагнитной активностью, после года с сухим маем и весной в целом, со значительным количеством осадков в июне и августе. Зверьков также бывает больше в годы с тёплой и богатой осадками весной (март – май) и многоснежным январём.

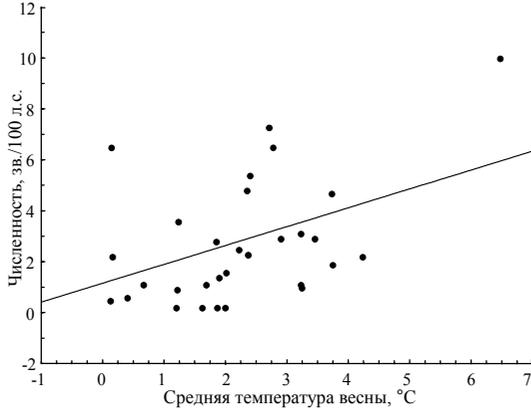


Рис. 2. Влияние температур весны на численность обыкновенной бурозубки в Карелии. Точки обозначают отдельные годы учёта

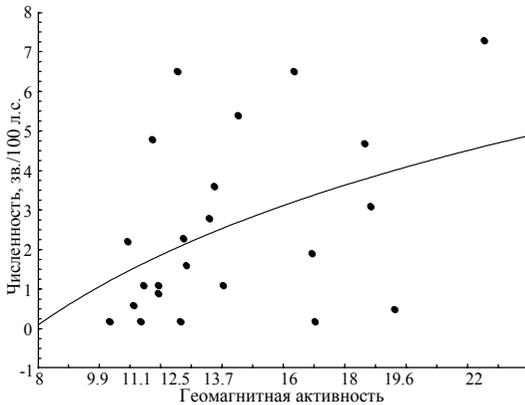


Рис 3. Влияние геомагнитной активности на численность обыкновенной бурозубки в Карелии

в целом ($R = 0.4551, p = 0$), а также осадки весны в целом ($R = 0.3098, p = 0.01$). Этими факторами определяются защитные условия для популяций весной.

Условия предыдущего года воздействуют, по-видимому, главным образом через состояние кормовой базы бурозубок – почвенных беспозвоночных – и через зимнее выживание. Положительное влияние тёплой и влажной весны в год учёта естественно для выживания и размножения зверьков в северной части ареала. Аналогичный анализ динамики численности обыкновенной бурозубки в Пинежском заповеднике (Окулова и др., 2003) показал, что в глубинной материковой

возможность влияния погодных условий предыдущего сезона на численность землероек исследователи долгое время обходили вниманием. Кроме наших данных (Балакирев, 2002, Окулова и др., 2003) на положительное влияние суммы осадков прошедшего года и температур прошедшего июня на популяцию землероек указывает только А.П. Каштальян (2003) для северной Беларуси. Тёплое и влажное лето, по всей видимости, определяет численность почвенных беспозвоночных на следующий год, что обеспечивает кормовую базу. Однако излишняя жара, по-видимому, через их кормовые объекты явно неблагоприятно действует на бурозубок лесостепи. В Карелии положительное влияние оказывают также условия текущего сезона: температуры марта ($R = 0.54, p = 0.0112$), мая ($R = 0.2324, p = 0.0035$) и весны в целом

(март – май) и многоснежным январём.

К АНАЛИЗУ ФАКТОРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ

части северной России система факторов, регулирующих динамику численности вида, заметно отличается от таковой в Карелии. Так, в Пинежском заповеднике численность обыкновенной бурозубки в среднем равна 1.175 и имеет $CV = 85.2\%$, т.е. она вариабельнее, чем в Карелии, но стабильнее, чем в Курской области. В Пинежском заповеднике для вида благоприятны в предшествующий год влажные март и апрель, сухой июнь и средние условия увлажнения в августе, а также высокая солнечная активность. В год учёта благоприятны средние температурные условия января и прохладные – августа. Защитным действием в условиях частых суровых зим объясняется и положительное влияние осадков января ($R = 0.3417$, $p = 0.0023$) в Карелии, хотя принято считать, что условия зимы для землероек не столь важны, как условия предзимья (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975; Heikura, 1984).

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

Для Пинежского заповедника выявлено отрицательное действие численности сопутствующего вида – рыжей полёвки (*C. glareolus* Shreber, 1780) – в предшествующий год на численность обыкновенной бурозубки в год учёта. В Карелии взаимодействие данных видов качественно иное, изменения численности происходят в значительной мере параллельно ($R = 0.13$, $p = 0.0004$), антагонизма не наблюдается (см. табл. 1), что, скорее всего, связано с разным состоянием популяций рыжей полёвки (в Карелии она – фоновый, а в Пинеге – подчинённый вид). Некоторые зарубежные авторы указывают на важное влияние деятельности хищников (Christian, 1950; Churchfield, 1980; Henttonen, 1985; Henttonen et al., 1989). Мы ни в коей мере не склонны преуменьшать возможное влияние этого фактора, но в данной работе он не учтен.

В то же время в Карелии выявлен достоверный тренд (направленное изменение численности в течение периода наблюдений) численности зверьков, не обнаруженный в Пинежском заповеднике. В Карелии тренд имеет сложную форму; в последние годы наблюдений численность начала снижаться.

Для обнаружения возможных причин тренда численности обыкновенной бурозубки в Карелии мы сопоставили кривую численности с трендами погодных условий (см. табл. 3). Положительный тренд был выявлен для ряда факторов, положительно влияющих на численность бурозубок, таких как суммы осадков января и температур весны. Поскольку численность бурозубок увеличивается с увеличением значений этих факторов, то этим, по-видимому, и объясняется популяционный тренд.

Курская лесостепь

В курской лесостепи выявлено значительно большее число регулирующих факторов, чем в Карелии 21 против 12 (см. табл. 3). Наибольшая теснота связи в лесном ландшафте выявлена для уровней геомагнитной и солнечной активностей в

предшествующем году (отрицательное воздействие в обоих случаях, $R = 0.89 - 0.60$); менее тесная связь обнаружена для температур декабря и предыдущего лета ($R = 0.54 - 0.41$ – положительное влияние для декабря и отрицательное – для температур лета); из условий года учёта важны осадки лета и температура июля (высокие температуры июля влияют отрицательно, благоприятны средние условия увлажнения летом, $R = 0.48 - 0.52$). Высокая численность в предшествующий сезон влияет положительно (рис. 4).

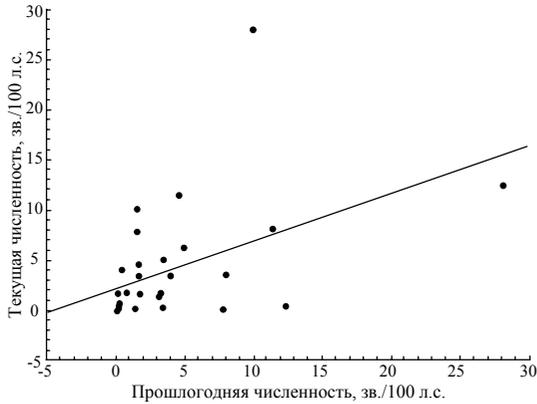


Рис 4. Влияние численности предыдущего года на численность обыкновенной бурозубки курской популяции

видимому, это объясняется бóльшим дефицитом ресурсов в Курской области и отсюда – более сильной конкуренцией.

Курская популяция обнаруживает небольшой положительный тренд численности (см. табл. 3). Численность этой популяции постепенно нарастает. Однако в

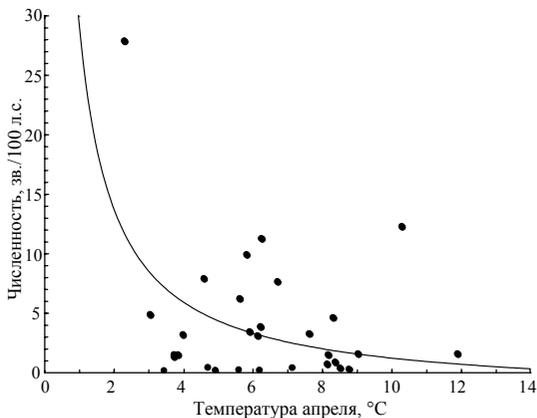


Рис. 5. Влияние температур апреля на численность обыкновенной бурозубки курской популяции

Отличие от Карелии для курской популяции из всех отрицательно влияющих параметров небольшой положительный тренд обнаруживает лишь температура марта, однако сильные отрицательные тренды выявились у основных отрицательно влияющих на бурозубок факторов – температур июля, августа и лета в целом (см. табл. 3). Можно предполагать, что постепенное снижение средних температур лета в течение периода наблюдений в Курской области благоприятно для бурозубок и способствует постепенному увеличению их численности.

Особенностью курских популяций является линейная зависимость их численности от численности предыдущего года (см. рис. 4), чего не обнаруживает карельская популяция.

Повидимому, это объясняется бóльшим дефицитом ресурсов в Курской области и отсюда – более сильной конкуренцией. Курская популяция обнаруживает небольшой положительный тренд численности (см. табл. 3). Численность этой популяции постепенно нарастает. Однако в отличие от Карелии для курской популяции из всех отрицательно влияющих параметров небольшой положительный тренд обнаруживает лишь температура марта, однако сильные отрицательные тренды выявились у основных отрицательно влияющих на бурозубок факторов – температур июля, августа и лета в целом (см. табл. 3). Можно предполагать, что постепенное снижение средних температур лета в течение периода наблюдений в Курской области благоприятно для бурозубок и способствует постепенному увеличению их численности.

Сравнение популяций

Сравнивая популяции Карелии и Пинежского заповедника, отметим, что в последнем число значимо влияющих месячных погодных характеристик больше (10), чем в Карелии (6). В обоих случаях это – на 2/3 факторы увлажнения и на 1/3 – температуры. В курской популяции регулирующих погодных характеристик больше – 13. Из них факторов увлажнения соответственно 7, а температуры – 6, то есть температуры на юге влияют значительно; чаще благоприятны минимальные значения температурных параметров, что естественно для южной части ареала. Примечательно указанное выше отсутствие авторегуляции численности при лаге в 1 год на севере ареала (оба пункта) и наличие таковой в южной популяции. В Карелии отмечен дефицит тепла и осадков весной, осадков – осенью, в Пинежском заповеднике – дефицит тепла весной и осенью. В южной популяции чаще наблюдается избыток тепла при дефиците осадков весной и избыток тепла – летом. Полученные данные позволяют заключить, что карельская популяция с достаточно высокой и стабильной численностью имеет минимальное число месячных погодных характеристик, значимо влияющих на численность, а также более слабое авторегуляторное воздействие (при лаге 1 год). На севере, в континентальной части Архангельской области (Пинежский заповедник) многолетняя средняя численность обыкновенной бурозубки минимальна, но число регулирующих погодных воздействий меньше, чем в южных популяциях, авторегуляция при лаге в 1 год также не выявлена. В южной популяции при максимальном уровне численности значимое регулирующее воздействие оказывает большее число факторов.

Наличие в основном положительных трендов в трёх изученных нами популяциях можно в большой мере объяснить трендами воздействующих на численность погодных характеристик.

Показано значительное влияние погодных условий предыдущего года, прежде всего тёплого его периода, на численность землероек. Они в отличие от большинства ранее известных ключевых климатических параметров могут обеспечивать не только резкое падение численности зверьков, но в значительной мере способствовать скорейшему восстановлению численности.

Солнечная активность для двух точек ареала благоприятна низкая (Карелия, Курский лес), в Пинеге – высокая. Уровень геомагнитной активности несуществен для пинежской популяции, но значимо и сильно влияет в двух других. Особенно сильно и отрицательно она проявляется в курской лесной, слабее, но достаточно сильно и положительно, – в Карелии. Объяснения этому факту мы пока не нашли, необходимы дальнейшие исследования.

Таким образом, популяции на севере ареала, особенно карельская, находятся, судя по их стабильности и меньшему числу регулирующих факторов, отсутствию авторегуляции при лаге в 1 год, в несколько более благоприятных условиях, чем южные популяции. Низкий уровень численности в более суровых условиях Пинежского заповедника может быть объяснён растущим дефицитом кормовых ресурсов – почвенных беспозвоночных по мере продвижения к северу (Чернов, 1975). На юге ареала погодные-климатические факторы (избыток тепла, дефицит влаги) сильнее регулируют численность, и даже численность в 2 – 4 зверька/100 л.с. приводит к развитию конкуренции и авторегуляторным воздействиям.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» за 2003 г., подраздел «Основные закономерности многолетней динамики численности мелких млекопитающих как научная основа прогнозирования и управления популяциями» и гранта №03-04-06673 МАС.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балакирев А.Е. К анализу многолетней динамики численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в разных частях ареала // Актуальные проблемы экологии и природопользования. 2002. Вып. 3. С. 5 – 8.

Бобрцов А.В., Лукьянова Л.Е., Порошин Е.А. Роль погодных условий в динамике численности землероек-бурозубок Северного Урала // Териофауна России и сопредельных территорий (VII Съезд Териол. о-ва): Материалы междунар. совещ. М., 2003. С. 50.

Викторов Л.В. Результаты количественного учёта землероек в Калининской области // Учён. зап. Калинин. пед. ин-та. 1964. Т. 31. С. 74 – 99.

Воронов А.Г. О землеройках Наурзума // Изв. Естественнонаучного ин-та при Перм. ун-те. 1952. Т. 13, вып. 4/5. С. 433 – 445.

Докучаев Н.Е. Механизмы популяционной динамики бурозубок Северо-Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. Вып. 2. С. 20, 21.

Долгов В.А., Чабовский В.И., Шилова С.А., Эфрон К.М. Некоторые вопросы экологии бурозубок (*Mammalia, Sorex*) и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюл. МОИП. Отд.-ние Биол. 1968. Т. 23, вып. 6. С. 17 – 28.

Дунаева Т.Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки // Бюл. МОИП, сер. биол. 1955. Т. 60. С. 27 – 43.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таёжного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд.-ние, 1975. 244 с.

Ивантер Э.В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таёжного Северо-Запада СССР // Экология птиц и млекопитающих таёжного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 1976. С. 95 – 112.

Ивантер Э.В. Половая структура популяций мелких млекопитающих и её роль в процессах регуляции численности // II съезд Всерос. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука. 1978. С. 132, 133.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Терноушко Е.И. Биология размножения и структура популяции землероек (*Soricidae*) в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Изд-во Петрозав. гос. ун-та, 1974. С. 95 – 143.

Капительян А.П. О влиянии погодно-климатических факторов на осеннюю динамику численности обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* в северной Беларуси // Териофауна России и сопредельных территорий (VII Съезд Териол. о-ва): Материалы междунар. совещ. М., 2003. С. 155.

Куприянова И.Ф. Биология и межвидовые отношения мелких лесных млекопитающих средней тайги европейского Севера СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 16 с.

Куприянова И.Ф., Наумов С.П. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд.-ние Биол. 1986. Т. 95, вып. 5. С. 17 – 28.

Лавров Н.П. К биологии обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) // Зоол. журн. 1943. Т. 22, вып. 6. С. 361 – 365.

Лаврова М.Я. О лептоспирозе у мелких насекомоядных в Шаховском районе Московской области // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 7. С. 1069 – 1079.

К АНАЛИЗУ ФАКТОРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ

Лаврова М.Я., Зажигин В.С. О систематике и биологии землероек Краснодарского края с оценкой их роли в лептоспирозных очагах // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 1. С. 101 – 109.

Логинов В.Ф., Шерстаков Б.Г., Оль А.И. Индексы солнечной и геомагнитной активности. Обнинск, 1991. 152 с.

Межжерин В.А. Численность обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) и её изменения за 17 лет // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 7. С. 1080 – 1087.

Мясников Ю.А. Распространение и колебания численности грызунов, зайцеобразных и насекомоядных Тульской области // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 13. С. 164 – 236.

Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К. Звери Ленинградской области (Фауна, экология и практическое значение). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 1970. 360 с.

Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L. // Териологические исследования / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2003. Вып. 4. С. 38 – 46.

Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Казан. фил. АН СССР, 1960. 468 с.

Попов В.А. О стандартизации методики учёта грызунов и мелких насекомоядных // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1967. Вып. 8. С. 197 – 201.

Попов В.А., Воронов Н.П., Кулаева Т.М. Очерки по экологии землероек (Soricidae) Раифского леса (Татарская АССР) // Изв. Казан фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук. 1950. № 2. С. 173 – 208.

Попов И.Ю. Многолетняя динамика численности и распределение землероек на постоянных площадках // Териофауна России и сопредельных территорий (VII Съезд Териол. о-ва): Материалы междунар. совещ. М., 2003. С. 274, 275.

Садакова А.Д. Мелкие млекопитающие поймы р. Сысерти // Фауна Урала и европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1980. С. 19, 20.

Садьков О.Ф., Бененсон И.Е. Популяционная динамика мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 192 с.

Снегиревская Е.М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике // Тр. Башкир. заповедника. 1947. Вып. 1. С. 49 – 67.

Стадучин О.М. О цикличности численности грызунов и бурозубок в Свердловской области // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 65 – 67.

Третьяков К.А. Влияние погоды на численность мелких млекопитающих на севере Новгородской области // Териофауна России и сопредельных территорий (VII Съезд Териол. о-ва): Материалы междунар. совещ. М., 2003. С. 356, 357.

Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Наука, 1946. 152 с.

Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930 – 1940 гг. (К вопросу о факторах, определяющих движение численности *Micromammalia* в северных лесах) // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1948. Вып. 3. С. 3 – 110.

Ходашова К.С., Елисеева В.И. Землеройки в экосистемах центральной лесостепи русской равнины. М.: Наука, 1992. 112 с.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Шефтель Б.И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Christian J.J. The adrenal-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. 1950. Vol. 31. P. 241 – 259.

- Churchfield S.* Population dynamics and seasonal fluctuations in number of common shrew in Britain // *Acta Theriol.* 1980. Vol. 25, №37. P. 415 – 424.
- Gaisler J.* The community of rodents and insectivores on the ridge of the Orlike Hory Mountains in the year aspect // *Folia Zool.* 1983. Vol. 32. P. 241 – 253.
- Heikura K.* The population dynamics and influence of winter on the common shrew (*Sorex araneus* L.) // *Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* 1984. Vol. 10. P. 343 – 361.
- Henttonen H.* Predation causing extending low densities in microtin cycles: further evidence from shrew dynamics // *Oikos.* 1985. Vol. 44. P. 156, 157.
- Henttonen H., Haikusalmi V., Kaikusalo A., Korpimäki E., Norrdahl K., Skarén U.* Long-term population dynamics of the common shrew *Sorex araneus* in Finland // *Ann. Zool. Fennici.* 1989. Vol. 26. P. 349 – 355.
- Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L.* Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // *Ann. Zool. Fennici.* 1985. Vol. 22. P. 221 – 227.
- Kaikusalo A., Hanski I.* Population dynamics of the common and masked shrews (*Sorex araneus* and *Sorex caecutuens*) in Finnish Lapland // *Acta Zool. Fennica.* 1985. Vol. 173. P. 283 – 285.
- Skaren U.* Fluctuation in small mammal populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // *Ann. Zool. Fennici.* 1972. Vol. 9. P. 147 – 151.
- Sheftel B.I.* Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // *Ann. Zool. Fennici.* 1989. Vol. 9. P. 357 – 369.