Труды Зоологического института РАН
Том 328, № 3, 2024, с. 392–407
10.31610/trudyzin/2024.328.3.392

УДК 599 (470.22)

Смена характера динамики численности *Sorex araneus* и *Myodes glareolus* в южной Карелии

А.Е. Якимова

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», ул. Пушкинская, 11, 185910 Петрозаводск, Россия; e-mail: angelina73@mail.ru

Представлена 3 ноября 2023; после доработки 2 февраля 2024; принята 10 апреля 2024.

РЕЗЮМЕ

В работе рассматривается динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Sorex araneus* L., 1758 и *Myodes glareolus* Scherber, 1780) южной Карелии по результатам многолетних стационарных исследований. Учеты мелких млекопитающих на территории исследований проводили стандартным методом ловушко-линий летом и осенью 1966–2014 гг. При каждой сессии отловов были охвачены все основные типы биотопов. Для южной тайги, так же как и для всей территории Восточной Фенноскандии, *Sorex araneus* и *Myodes glareolus* являются доминирующими видами среди населения мелких млекопитающих. Оба доминирующих вида обитают здесь на границе своих ареалов. В ходе анализа данных многолетней численности фоновых видов мелких млекопитающих было установлено наличие двух временных периодов, отличающихся для каждого из рассматриваемых видов характером изменений численности: 1-й период (1966–1990 гг.) и 2-й период (1991–2014 гг.). Как для обыкновенной бурозубки, так и для рыжей полевки в периоде 2 отмечалось изменение характера цикличности численности, выражавшееся сменой тяготения к 3–4-летним циклам на хаотические колебания. Также для обоих видов отмечалось снижение амплитуды колебаний численности, при этом для рыжей полевки отмечалось снижение уровня численности. Отмечена рассогласованность существовавшей ранее корреляции многолетней численности фоновых видов. Вероятной причиной подобных изменений является потепление климата, отмечающееся на севере Евразии в XXI столетии. Для периферических популяций мелких млекопитающих эндогенные факторы регуляции численности выходят на первый план. Данное влияние носит опосредованный характер, более теплые зимы и весны создают более благоприятные условия обитания животных.

Ключевые слова: динамика численности, изменение климата, мелкие млекопитающие, обыкновенная бурозубка, рыжая полевка

Changes of the population dynamics of *Sorex araneus* and *Myodes glareolus* in South Karelia

A.E. Yakimova

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya St. 11, 185910 Petrozavodsk, Russia; e-mail: angelina73@mail.ru

Submitted November 3, 2023; revised February 2, 2024; accepted April 10, 2024.

ABSTRACT

The paper examines the population dynamics of common species of small mammals in southern Karelia (*Sorex araneus* L., 1758 and *Myodes glareolus* Scherber, 1780) based on the results of long-term stationary studies. Small

mammals in the study area were captured in the summer and autumn of the period 1966–2014 using standard snap trap lines. At each trapping session, all habitat types were sampled. The dominant species in the small mammal population, like anywhere in Eastern Fennoscandia, were *Sorex araneus* and *Myodes glareolus*. Both dominant species live here at the edge of their ranges. As a result of the data analysis of the long-term abundance of these small mammal species, the presence of two time periods (1966–1990 and 1991–2014) was established, differing for each of the species under consideration in the nature of changes in abundance. For both the common shrew and the bank vole in the second period, a change in the nature of population cyclicity was noted, expressed by a change from a tendency toward 3–4-year cycles to chaotic fluctuations. Also, a decrease in the amplitude of population fluctuations was observed for both species. For the bank vole, there was also a decrease in the population level. A discrepancy was noted in the previously existing correlation of the long-term abundance of the background species. The probable reason for such changes is the warming of the climate observed in the north of Eurasia in the 21st century. For peripheral populations of small mammals, endogenous factors regulating numbers come to the fore. This influence is indirect, as warmer winters and springs create more favorable living conditions for animals.

Key words: population dynamics, climate change, small mammals, common shrew, bank vole

ВВЕДЕНИЕ

Мелкие млекопитающие с их коротким жизненным циклом являются удобными моделями для изучения различных типов флуктуаций численности, а также поиска их причин. Долгие годы исследований, посвященных популяционной динамике различных видов, позволили накопить значительный объем информации, создать ряд теорий, раскрывающих флуктуационные механизмы (Одум [Odum] 1975; Inchausti and Ginzburg 1998; Gurney and Nisbet 1998; Krebs 2013; Фрисман и др. [Frisman et al.] 2014 и др.), однако подобные исследования все еще актуальны. В настоящее время нет единого мнения ученых о причинах, регулирующих численность этой группы животных. Ведущая роль внутрипопуляционных механизмов в регуляции численности насекомоядных и грызунов в центральных и северных частях ареала убедительно показана во многих исследованиях (Kalela 1957; Кошкина [Koshkina] 1965; Ивантер [Ivanter] 1975; Чернявский и Короленко [Chernyavsky and Korolenko] 1979; Hansson and Henttonen 1985; Чернявский и Лазуткин [Chernyavsky and Lazutkin] 2004; Mamina and Zigalsky 2008 и др.), однако мелкие млекопитающие периферических популяций гораздо более зависимы от воздействия внешних факторов (Ивантер [Ivanter] 2005; Getz et al. 2007; Бобрецов [Bobretsov] 2016; Ивантер [Ivanter] 2018 и др.), чем обитающие в экологическом оптимуме ареала.

В последние десятилетия исследователи, как российские, так и зарубежные, при анализе многолетних рядов данных все чаще обращают внимание на изменение ранее отмечавшегося характера динамики численности мелких млекопитающих. При этом отмечается замена «правильного» цикличного хода их численности на хаотический (Hansson and Henttonen 1985; Hanski et al. 1993; Ims et al. 2008; Захаров и др. [Zakharov et al.] 2011 и др.), а также изменение среднего уровня численности отдельных видов и смена доминантов (Korpela et al. 2014; Bobretsov et al. 2017 и др.). Для мелких млекопитающих некоторых районов Республики Карелия также отмечались подобные изменения (Кутенков [Kutenkov] 2021). Многие авторы связывают такие изменения с потеплением климата (Захаров и др. [Zakharov et al.] 2011; Korpela et al. 2013; Newman and Macdonald 2015; Bobretsov et al. 2017), отмечая, что при этом изменяются биотопические условия обитания мелких млекопитающих, доступность пищи, выживаемость в неблагоприятные периоды. Целью данной работы был анализ многолетних данных по численности мелких млекопитающих в южной части Республики Карелия для возможного выявления подобных закономерностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа многолетних изменений численности фоновых видов мелких млекопитающих в южной Карелии использовали данные, полученные сотрудниками ИБ КарНЦ РАН в период с 1966 по 2014 гг. на территории Питкярантского района Республики Карелия (стационар «Каркку», 61°18'03" с. ш. 31°56'50" в. д.) и входящие в базу данных (Ивантер и др. [Ivanter et al.]

2013). Рассматриваемая территория относится к южно-карельскому зоогеографическому подрайону (Ивантер [Ivanter] 2001). Население мелких млекопитающих данной территории характеризуется высоким разнообразием и стабильной численностью. Ядро фауны составляют широко распространенные лесные виды (рыжая, темная и водяная полевки, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка), встречаются представители южного фаунистического комплекса (обыкновенная полевка, мышь-малютка, лесная мышовка, малая бурозубка), сибирский элемент фауны малочислен (красно-серая, красная полевки, лесной лемминг, средняя бурозубка) (Ивантер [Ivanter] 1975, 2018). Отловы мелких млекопитающих производили стандартным методом стационарных ловушко-линий, которые устанавливали в основных типах биотопов. Сбор данных проводили ежегодно в стандартизированные сроки в постоянных модельных биотопах. За показатель обилия принимали количество зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (экз. на 100 л/с). Для анализа использовали данные по численности обыкновенной бурозубки и рыжей полевки – видов, ежегодно встречающихся и повсеместно доминирующих на исследованной территории и, следовательно, имеющих максимально полные ряды данных по многолетней численности вида. За анализируемый период было отработано 212 923 ловушко-суток, общее число всех добытых зверьков составило 8677 особи, в том числе обыкновенной бурозубки – 4002, рыжей полевки – 3372 особи.

Полученный цифровой материал обрабатывали общепринятыми статистическими методами, используя пакеты программ MS Excel и Statgraphics Plus 5.0. Выборки числовых данных были проверены на соответствие нормальному распределению (тест Шапиро-Уилка). Сравнение выборок проводили с применением непараметрических критериев (U-критерий Вилкоксона-Манна-Уитни, χ^2-критерий согласия Пирсона). Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Влияние различных факторов на изучаемые показатели оценивали с использованием корреляционного (ранговая корреляция Спирмена), регрессионного (линейная и полиномиальная регрессии) анализов и анализа временных рядов (метод автокорреляции).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для доминирующих в районе исследований обыкновенной бурозубки и рыжей полевки характерны относительно невысокий уровень обилия, наличие резких подъемов и спадов численности (Рис. 1). Согласно проведенному анализу (тест Шапиро-Уилка) распределения данных по численности обыкновенной бурозубки ($W = 0.854$; $p = 0.00000292238$; $n = 49$) и рыжей полевки ($W = 0.633$; $p = 1.84297E\text{-}14$; $n = 49$) отличаются от нормального.

Проведенный полиномиальный регрессионный анализ (полином 5-го порядка) показал (Рис. 2), что характер движения численности обоих видов претерпел изменения в период конца 80-х – начала 90-х годов. По результатам анализа для обоих видов выявлено наличие двух временных периодов (1966–1990 гг. – период 1 и 1991–2014 гг. – период 2), отличающихся характером динамики численности, уровнем численности и согласованностью хода изменений обилия.

При рассмотрении стандартных статистических показателей, характеризующих численность рассматриваемых видов, в периоды 1 и 2 были отмечены некоторые изменения уровня численности и амплитуды ее колебаний для каждого из них (Табл. 1). Средний уровень численности обыкновенной бурозубки в периоде 2 снижается незначительно (значение медианы остается почти прежним), амплитуда колебаний также несколько снижается (Табл. 1; Рис. 3А). Для рыжей полевки отмечается более сглаженный ход изменений численности во 2-м периоде, отмечается почти двукратное снижение среднего показателя численности при незначительных отличиях медиан периодов 1 и 2 (Табл. 1; Рис. 3В), что связано с отсутствием столь выраженных подъемов численности вида, какие отмечались в периоде 1. Согласно критерию Вилкоксона-Манна-Уитни обнаруженные различия не являются статистически значимыми.

Несмотря на незначительные отличия основных статистических показателей численности, графическое изображение многолетних изменений динамики численности рассматриваемых видов мелких млекопитающих иллюстрирует, что в периоде 2 изменился характер этих колебаний (Рис. 1). С помощью регрессионного анали-

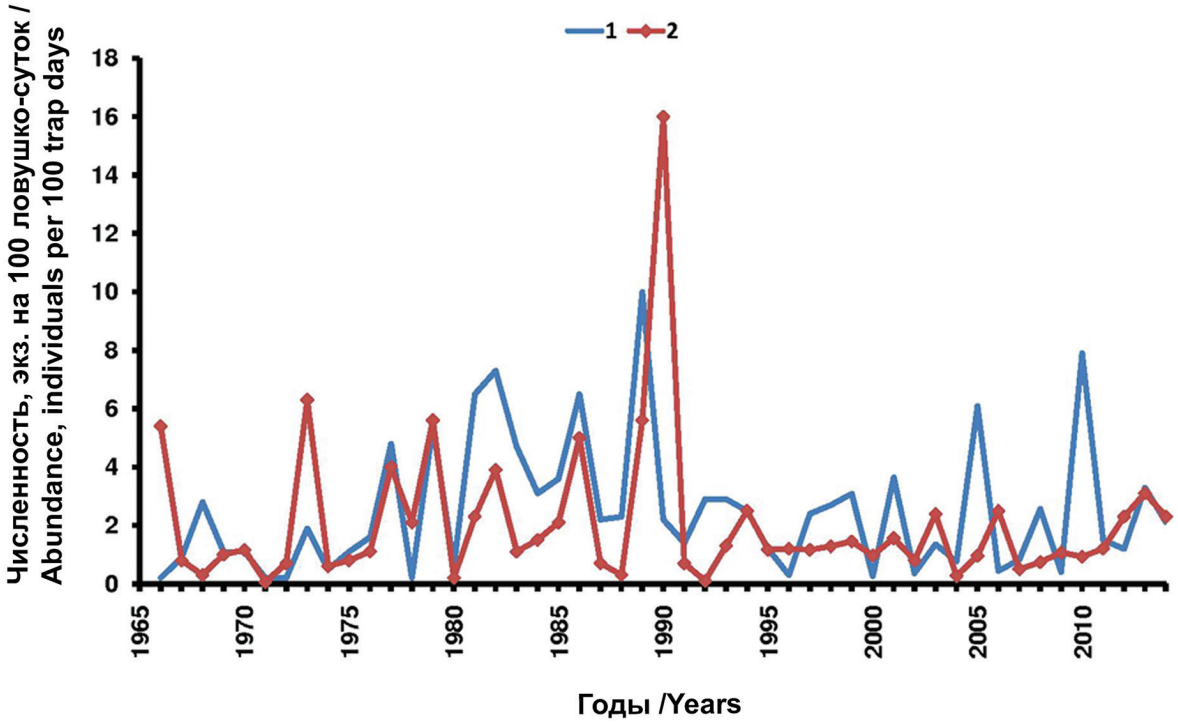

Рис. 1. Многолетняя динамика численности (экз. на 100 л/с) *Sorex araneus* (1) и *Myodes glareolus* (2) в южной Карелии.
Fig. 1. Long-term dynamics of abundance (individuals per 100 t/d) of *Sorex araneus* (1) and *Myodes glareolus* (2) in southern Karelia.

за были построены линейные модели, описывающие характер динамики численности каждого из доминантов. Так, для динамики численности обыкновенной бурозубки (Рис. 4А) в периоде 1 присутствовала статистически значимая линейная зависимость ($y = -407.062 + 0.207231x$; $R^2 = 33.39$; $F = 14.1$; $p = 0.003$), в периоде 2 такой связи не обнаружено ($y = -54.4381 + 0.0282696x$; $R^2 = 1.18$; $F = 0.26$; $p = 0.614$). Для изменений показателя численности рыжей полевки (Рис. 4В) в периоде 1 также отмечалась статистически значимая линейная регрессия ($y = -329.864 + 0.168154x$; $R^2 = 13.16$; $F = 3.48$; $p = 0.07$), в периоде 2 такой связи не обнаружено ($y = -72.4705 + 0.0368652x$; $R^2 = 11.26$; $F = 2.79$; $p = 0.10$). Наличие зависимости в периоде 1 говорит о существовании связи показателя численности вида и условий года наблюдений, ее отсутствие в период 2 свидетельствует, что новые условия, сложившиеся в этом периоде, не оказывают столь сильного влияния на колебания численности зверьков.

Проведенный автокорреляционный анализ показал, что в рассматриваемые временные периоды у обоих доминантов имеются отличия в характере периодичности колебаний численности. У обыкновенной бурозубки общий характер динамики численности (Рис. 1) в периоды 1 и 2 на первый взгляд изменяется не столь значительно. Однако по результатам автокорреляционного анализа можно заметить,

Таблица 1. Основные статистические показатели численности (экз. на 100 л/с) *Sorex araneus* и *Myodes glareolus* в периоды 1 и 2.
Table 1. Main statistical indicators of abundance (ind. per 100 t/day) of *Sorex araneus* and *Myodes glareolus* in periods 1 and 2.

Виды / Species	Период 1 / Period 1				Период 2 / Period 2			
	M	Lim	Me	CV	M	Lim	Me	CV
Sorex araneus	2.84±0.52	0.2–10.0	2.2	92.9%	2.17±0.37	0.3–7.9	1.8	84.9%
Myodes glareolus	2.74±0.68	0.06–16.0	1.16	124.3%	1.35±0.15	0.1–3.1	1.19	57.4%

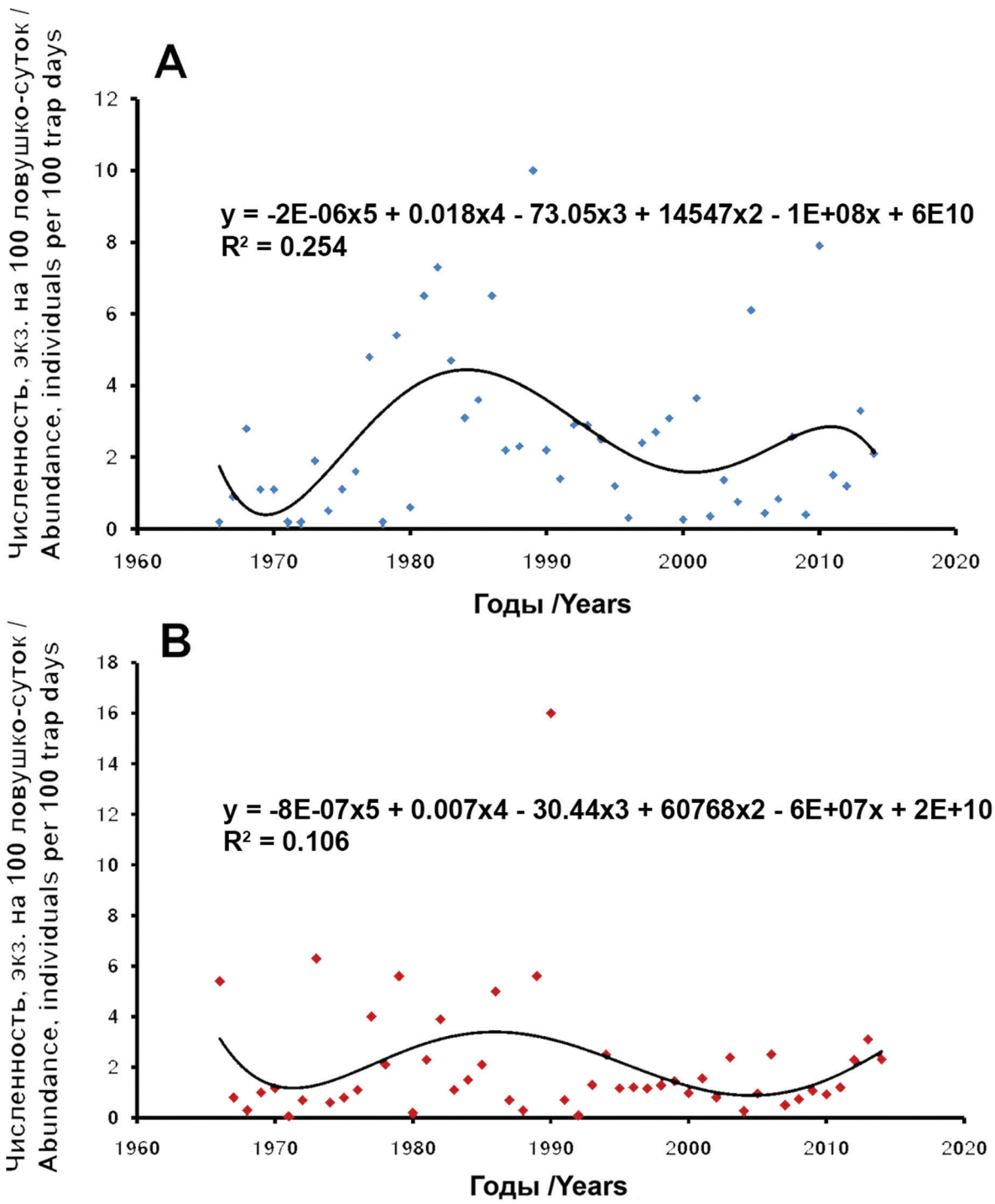

Рис. 2. Тренды изменения многолетней численности *Sorex araneus* (A) и *Myodes glareolus* (B) в южной Карелии.
Fig. 2. Trends in changes in the long-term abundance of *Sorex araneus* (A) and *Myodes glareolus* (B) in southern Karelia.

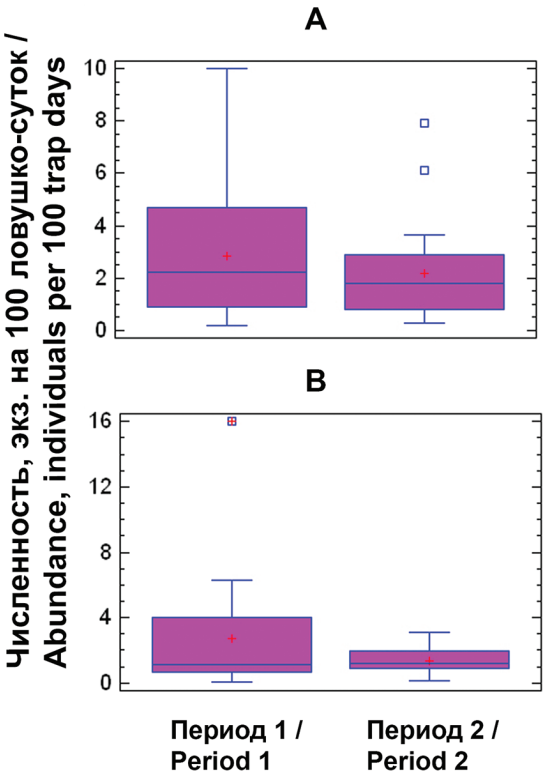

Рис. 3. Изменение уровня и амплитуды численности *Sorex araneus* (A) и *Myodes glareolus* (B) в периоды 1 и 2.

Fig. 3. Changes in the level and amplitude of the abundance of *Sorex araneus* (A) and *Myodes glareolus* (B) in periods 1 and 2.

что в периоде 1 для колебаний численности популяции обыкновенной бурозубки отмечалось тяготение к 3–4-летним циклам, в периоде 2 преобладали периодичность смежных лет (годовой цикл) и 5-летние циклы (Рис. 5A). Для колебаний численности популяции рыжей полевки в периоде 1 наблюдалось тяготение к 4-летним циклам, в периоде 2 отмечаются хаотические колебания численности вида (Рис. 5B).

Полученный в ходе корреляционного анализа многолетних изменений численности рассматриваемых видов мелких млекопитающих ранговый коэффициент Спирмена показал наличие средней силы достоверной корреляции численности обыкновенной бурозубки и рыжей полевки в период 1 ($r = 0.485$; $p = 0.0174$) и отсутствие достоверной корреляции между изменениями численности этих видов в периоде 2 ($r = -0.1391$; $p = 0.5048$). Данное явление объяснимо тем, что после 1990 г. произошло изменение характера движения численности каждого из рассматриваемых видов, а именно изменились характер периодичности, а также уровень и амплитуда колебаний численности каждого из видов.

Все вышесказанное свидетельствует о том, что, несмотря на кажущиеся незначительными изменения уровня численности и амплитуды колебаний для популяций обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, после 1990 г. происходит смена характера динамики их численности.

Для подтверждения возможного влияния потепления климата в Республике Карелия на численность изучаемых видов нами был проведен предварительный анализ возможных связей температуры воздуха и обилия зверьков. При помощи корреляционного анализа (ранговый коэффициент Спирмена) попарно сравнивались численность обыкновенной бурозубки и рыжей полевки в периоды 1 и 2, а также за весь ряд наблюдений, как со средними температурами (метеостанция г. Сортавала) текущего года (январь–август), так и со средними температурами предыдущего года (сентябрь–декабрь), а также с величинами отклонений от климатической нормы средних температур этих месяцев. Проведенный анализ показал, что только для температур марта текущего года (так же, как и для отклонений от температурной нормы в этом месяце) и численности рыжей полевки отмечалась достоверная корреляция в периоде 2 ($r = -0.4585$; $p = 0.0279$). В периоде 1 отмечалась достоверная корреляция отклонений от климатической нормы температур октября предыдущего года и численности обыкновенной бурозубки в ($r = 0.4177$; $p = 0.0407$).

ОБСУЖДЕНИЕ

На рассматриваемой модельной территории, так же как и для Республики Карелия в целом, доминирующими видами среди населения мелких млекопитающих являются обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) и рыжая полевка (*Myodes glareolus* Shreb., 1780). Характер динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих района исследований отличается невысоким уровнем численности при значительном размахе амплитуды колебаний,

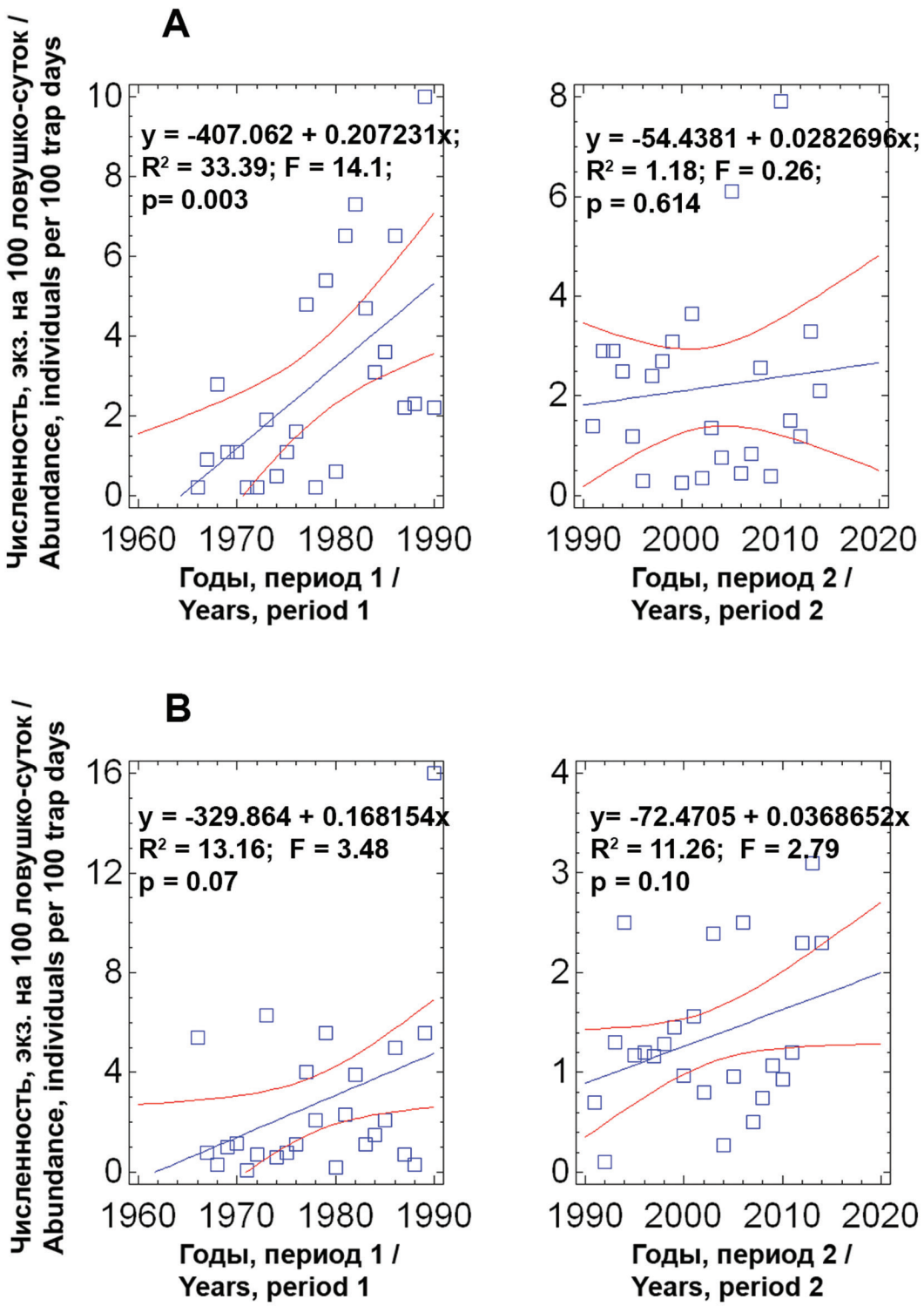

Рис. 4. Характер движения численности *Sorex araneus* (A) и *Myodes glareolus* (B) в периоды 1 и 2.
Fig. 4. The nature of the changes in species abundance of *Sorex araneus* (A) and *Myodes glareolus* (B) in periods 1 and 2.

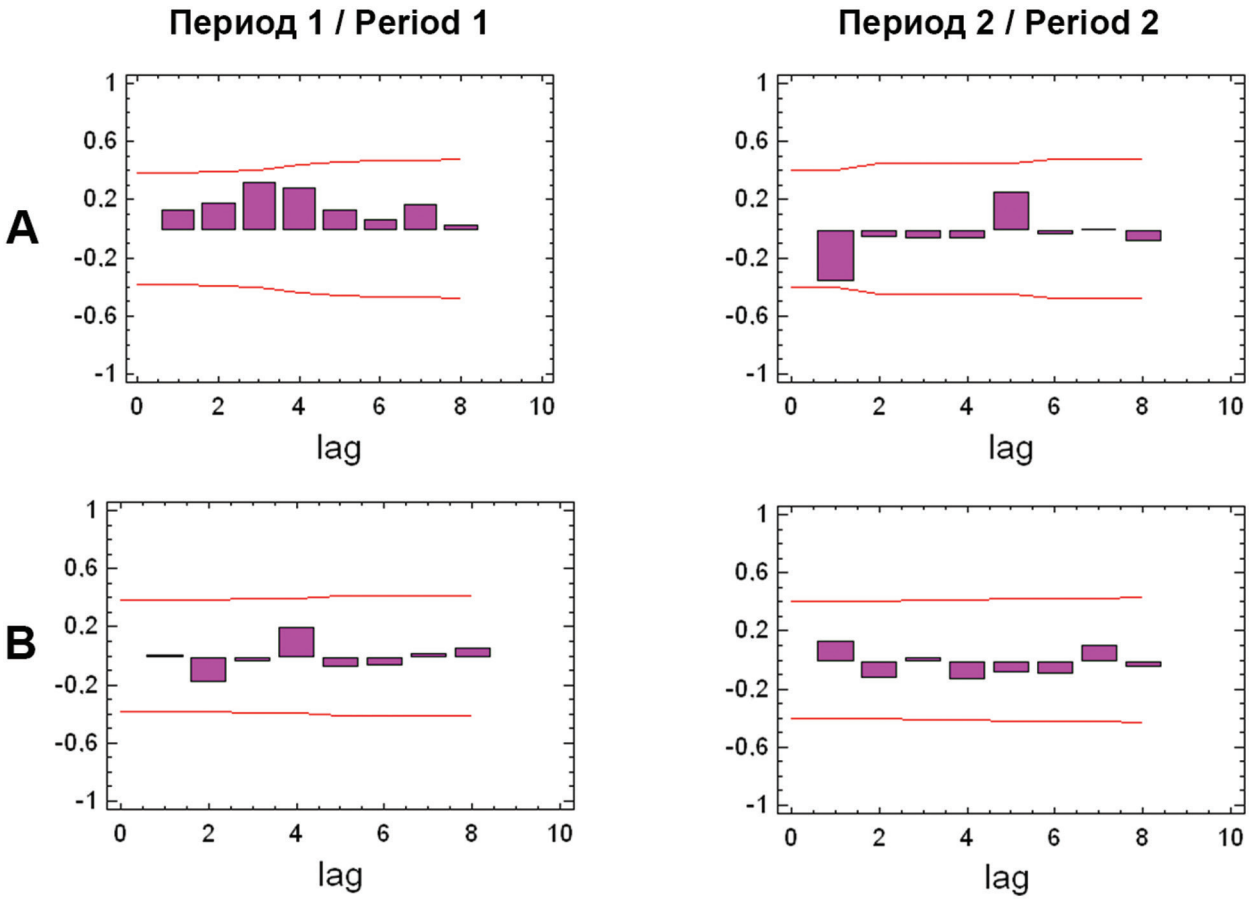

Рис. 5. Изменение цикличности хода численности *Sorex araneus* (A) и *Myodes glareolus* (B) в периоды 1 и 2.
Fig. 5. Changes in the cyclicity of the abundance of *Sorex araneus* (A) and *Myodes glareolus* (B) in periods 1 and 2.

что характерно для населения насекомоядных и грызунов республики в целом. При этом по результатам ранее проведенного спектрального анализа хода численности мелких млекопитающих на рассматриваемой территории за весь период наблюдений ни для одного из изученных видов мелких млекопитающих не выявлено простой правильной периодичности изменений численности (Ivanter et al. 2015). Лишь некоторые из отдельных видов мелких млекопитающих в целом по исследованному району проявляли тяготение к 3–4-летним (обыкновенная, средняя, равнозубая бурозубки, водяная кутора и полевка-экономка) или к 4–5-летним (рыжая и темная полевки, мышь-малютка) циклам (Ivanter et al. 2015). Однако при анализе тех же данных по численности обыкновенной бурозубки, но в отдельно взятом биотопе (сосняке черничном), было показано наличие периодичности временных рядов (4–6 лет) при отловах канавками, в то время как при отлове ловушками достоверной периодичности колебаний не обнаружено (Ивантер и др. [Ivanter et al.] 2017).

Для описания изменений характера колебаний численности нами был использован регрессионный анализ (полиномиальная и линейная регрессии), который может применяться в математической статистике при моделировании трендовых составляющих временных рядов. Поскольку численность рассматриваемых видов, как и всех мелких млекопитающих, зависит от множества факторов, встречающихся в каждый отдельный год наблюдений, нами был применен полиномиальный регрессионный анализ, позволяющий построить модель с использованием полинома 1, 2 ... n порядка, что

соответствует 1, 2 ... n факторам, влияющим на переменные. Нами использовался полином 5-го порядка, как наиболее полно (из возможных вариантов) отражающий ход изменений анализируемых видов. Помимо линейной регрессии в программе Statgraphics проверялись альтернативные модели, однако именно линейная регрессия лучше других описывала полученные нами данные (коэффициент детерминации R^2 – максимальный). Проведенный регрессионный анализ подтвердил, что характер изменений численности обоих видов в периоде 1966–1990 гг. отличается от такового в периоде 1991–2014 гг. С этим связано и обнаружение рассогласованности в ходе численности этих видов в периоде 2, тогда как ранее, согласно ранговой корреляции Спирмена, изменения численности этих видов происходили, вероятно, под влиянием общих факторов.

Изменения характера динамики численности также были отмечены в средней Карелии для популяций обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, наблюдения за которыми проводились на территории заповедника «Кивач», расположенного в среднекарельском зоогеографическом подрайоне. Здесь, при сравнении двух периодов наблюдений за мелкими млекопитающими (1975–1998 и 1999–2020 гг.), А.П. Кутенков [Kutenkov] (2021) отмечал, что в последние 20 лет наблюдалось значительное увеличение средних показателей численности обыкновенной бурозубки и рыжей полевки и сглаживание пиков численности обоих видов за счет отсутствия глубоких депрессий. Несовпадение временных периодов, отмечаемых А.П. Кутенковым и полученных в нашем исследовании, несмотря на географически близкое расположение исследованных территорий, можно объяснить тем, что, помимо различий в протяженности анализируемых временных рядов данных, имеется существенное различие в условиях обитания мелких млекопитающих сравниваемых территорий. Так, в заповеднике «Кивач» преобладают малонарушенные ельники зеленомошные, занимающие большую часть территории, на которой проводились отловы мелких млекопитающих, в то время как в Приладожье почти в равной мере были охвачены отловами разные типы биотопов. Проведенный нами ранее анализ видового состава и численности мелких млекопитающих Республики Карелия (Якимова и др. [Yakimova et. al.] 2016) показал, что уровень и динамика численности мелких млекопитающих в Приладожье и заповеднике «Кивач» значительно различаются. При анализе хода численности мелких млекопитающих различных районов Карелии Э.В. Ивантер отмечает некоторую согласованность многолетней численности обыкновенной бурозубки в Каркку и «Киваче», однако для рыжей полевки им отмечается отсутствие полной синхронности колебаний численности в этих точках (Ивантер [Ivanter] 2018).

Для территорий Европейского Севера, а также северных районов Урала и Сибири авторами отмечается, что в XX веке ранее наблюдаемый характер изменений численности как отдельных видов, так и всего населения мелких млекопитающих в целом значительно отличается от регистрируемого в последние десятилетия. Подобные изменения отмечены для красно-серой полевки на Кольском полуострове (Катаев [Kataev] 2021) и для красной и рыжей полевок, обитающих в Республике Коми (Bobretsov et al. 2017), на севере Архангельской области и в Удмуртии (Окулова и др. [Okulova et al.] 1998, 2004), а также для лесных и серых полевок Якутии (Safronov 2016). Авторами этих работ отмечается изменение уровня численности видов, а также изменения периодичности многолетних рядов численности. В конце 80-х – начале 90-х гг. сходные изменения динамики численности мелких млекопитающих произошли во многих районах Палеарктики (Ims et al. 2008). Так, сбои циклических колебаний лесных и серых полевок, а также леммингов отмечались в Финляндии (Hansson and Henttonen 1985; Hanski et al. 1993; Korpela et al. 2014), Швеции (Hornfeldt et al. 2005), Норвегии (Ims and Fuglei 2005) и Шотландии (Bierman et al. 2006).

Описанные нами изменения в характере динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих южной Карелии, на наш взгляд, могут быть связаны с изменениями климата, отмечаемыми в республике так же, как и во многих других регионах нашей страны и европейских стран. При сравнении климатических норм средней годовой температуры воздуха в Республике Карелия за два стандартных климатических периода (1931–1960 и 1961–1990 гг.)

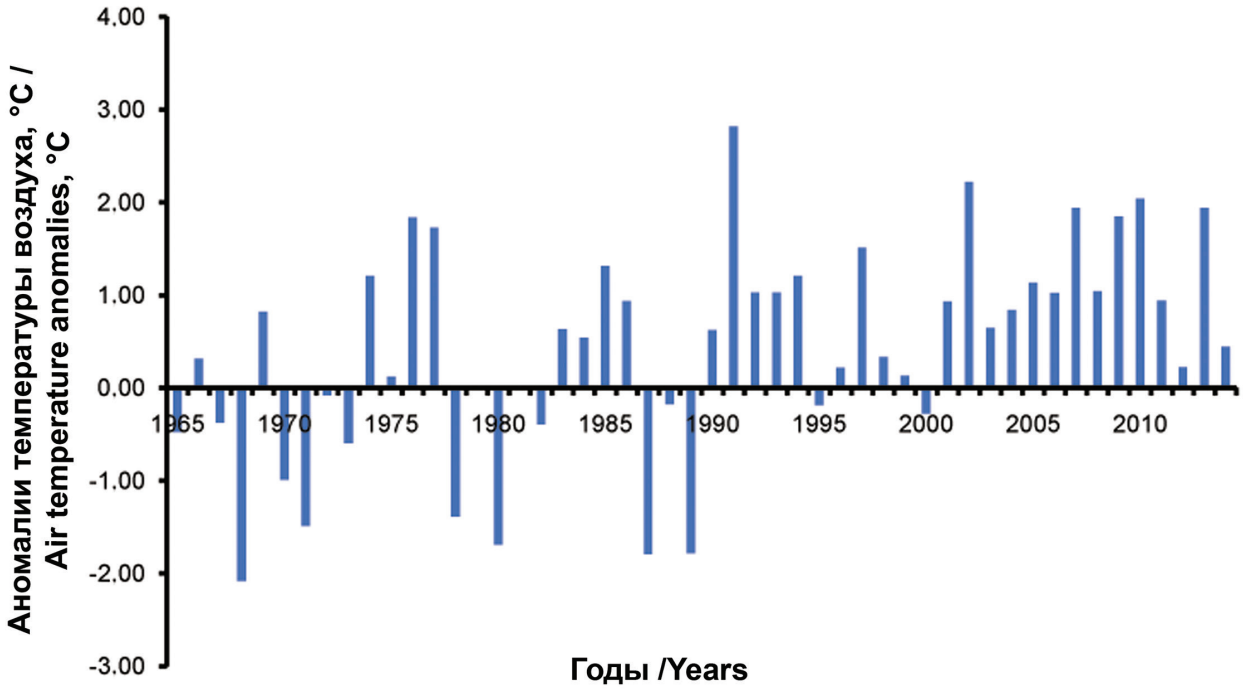

Рис. 6. Отклонения средней годовой температуры воздуха от климатической нормы. МС Петрозаводск (по Назарова [Nazarova] 2014).

Fig. 6. Deviations of the average annual air temperature from the climate norm. Weather station Petrozavodsk (according to Nazarova 2014).

и средних значений за 1991–2011 гг. для различных метеорологических станций республики было отмечено (Назарова [Nazarova] 2014), что изменения климатических норм в течение двух климатических периодов не происходило совсем или оно было незначительным (0.1–0.2°C), в то время как в конце XX – начале XXI веков средние многолетние значения годовой температуры воздуха превышают климатические нормы на 0.9–1.2°C (Рис. 6). Для заповедника «Кивач», расположенного в среднекарельском зоогеографическом подрайоне, также доказано потепление локального климата за период с 1966 по 2005 гг. (Скороходова и Щербаков [Skorokhodova and Shcherbakov] 2011). Для соседствующей с Республикой Карелия Мурманской области, в частности для локального климата Лапландского заповедника, за 25 лет наблюдений также отмечалось возрастание среднегодовой температуры на 0.8°C, при этом происходило постепенное увеличение среднемесячных температур марта, июля, октября (Катаев [Kataev] 2021).

В работах многих авторов неоднократно отмечалось как прямое, так и опосредованное воздействие климатических факторов на динамику численности мелких млекопитающих. Прямое влияние связывается с воздействием на репродуктивную активность грызунов и землероек в периоды весна–лето и осень–зима, а опосредованное связано с изменением качества и количества кормовых и защитных ресурсов (Фрисман и др. [Frisman et al.] 2014).

Осенью и весной в организме грызунов и землероек происходят определенные физиологические перестройки, являющиеся адаптациями к суровым условиям зимовки и возникающие под воздействием внешних факторов. Снижение в предзимний период массы тела и относительных размеров большинства внутренних органов ведет к снижению энергетических затрат зверьков и способствует успешной зимовке (Dehnel 1949; Ивантер и др. [Ivanter et al.] 1985). Помимо непосредственного воздействия на организм, климатические явления формируют условия

обитания зверьков. В течение вегетационного периода они влияют на накопление фитомассы растений, успешность их плодоношения (Delgado et al. 2020; Roslin et al. 2021; Becker-Scarpitta et al. 2023 и др.), важны они также и для успешного воспроизводства почвенных беспозвоночных. Следовательно, от климатических условий лета и осени зависит уровень кормовой базы мелких млекопитающих в зимний период. Для Лапландского заповедника (в наблюдениях продолжительностью 25 лет) отмечалось постепенное достоверное увеличение урожаев кормов красной полевки (черники, водяники и пластинчатых грибов), связанное с увеличением среднемесячных температур марта, июля, октября (Катаев [Kataev] 2021). Однако велико и непосредственное влияние метеообстановки на выживаемость зверьков зимой. Снижение доступности пищи в результате образования наста или переуплотнения снежного покрова из-за резких температурных перепадов, позднее образование или недостаточный уровень снежного покрова, избыточные осадки поздней осенью – все это и многое другое может привести к голоданию зверьков и их гибели (Ивантер [Ivanter] 2018, 2019a, b). Значительно влияют на мелких млекопитающих резкие смены температуры в зимний период, а также аномальные зимы. Более суровые условия зимы, а также бóльшая, чем обычно, ее продолжительность увеличивают смертность зверьков в течение зимы (Dokuchaev 1989); падение температур в середине зимы ниже критических отметок может стать причиной зимней смертности порядка 80% (Fuller et al. 1969).

В условиях Карелии, с ее продолжительной, но не суровой зимой, поздней весной с частыми возвратами холодов, прохладным и коротким летом (Назарова [Nazarova] 2011), климатические факторы в большей мере оказывают опосредованное влияние через трансформацию условий обитания животных. При анализе изменений климатических норм температуры воздуха в Республике Карелия по месяцам авторами (Назарова [Nazarova] 2014) отмечается, что в последние десятилетия значительно повышается температура воздуха зимних месяцев (в январе от +0.3 в северных районах до +0.6°С/10 лет в южных районах Карелии; в феврале +0.4°С/10 лет по всей территории республики). Наибольшее же значимое потепление по всей территории Карелии наблюдалось для марта (+0.5 ... +0.6°С/10 лет). Вероятно, более теплые январь и февраль XXI века позволяли грызунам и землеройкам южной Карелии перезимовывать с меньшими потерями, а более теплый март мог способствовать увеличению кормовой базы зверьков (более раннему началу вегетации растений и выходу из спячки зимующих насекомых) и, следовательно, более раннему набору животными массы тела, необходимой для начала размножения. Для заповедника «Кивач» с улучшением в последние десятилетия климатических условий обитания, по мнению А.П. Кутенкова, связано появление в уловах размножающихся сеголетков обыкновенной бурозубки (Кутенков [Kutenkov] 2021), что для нашего региона нехарактерно.

Полученные нами результаты предварительного анализа возможного влияния температуры воздуха в разные периоды года в районе исследования на численность изучаемых видов показали, что средней силы достоверные связи отмечены только для единичных пар сравниваемых показателей (численность обыкновенной бурозубки и температуры октября предыдущего года в периоде 1 и численность рыжей полевки и температуры марта текущего года в периоде 2), что свидетельствует о более сложном влиянии температуры воздуха на мелких млекопитающих, чем прямое воздействие.

Для Республики Карелия исследователями отмечалось, что для численности обыкновенной бурозубки из факторов года учета наиболее существенны температуры марта–апреля (Балакирев и др. [Balakirev et al.] 2004; Ивантер [Ivanter] 2019a), а для рыжей полевки среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны температура и сумма осадков в конце весны – начале лета, а также урожай семян хвойных деревьев, при этом не менее критическим оказывается и период весеннего снеготаяния, особенно возвраты холодов после разрушения снежного покрова (Ивантер [Ivanter] 2019b).

Для других регионов Севера России исследователи также отмечают связь изменений климата с экологией и численностью животных. Так, из-за отмечаемого глобального потепления климата в Якутии снизилась зимняя

элиминация мелких грызунов, появились нарушения в ритме численности лесных полевок, увеличилось обилие серых полевок (Safronov 2016). На территории Северного Предуралья в последние годы в результате связанной с потеплением трансформации среды обитания произошла смена доминантов: ранее доминировавшая красная полевка значительно снизила свою численность, тогда как численность рыжей полевки, напротив, возросла (Bobretsov et al. 2017). Постепенное снижение численности красной полевки и повышение обилия рыжей отмечалось авторами и для севера Архангельской области и в Удмуртии (Окулова и др. [Okulova et al.] 1998, 2004). Отсутствие периодичности численности в последние десятилетия отмечается и европейскими исследователями для популяций серых и лесных полевок, а также леммингов (Hansson and Henttonen 1985; Hanski et al. 1993; Ims et al. 2008; Korpela et al. 2014 и др.). Авторы предполагают, что это связано с глобальными изменениями климата (Berteaux et al. 2006) и более теплыми зимами (Korpela et al. 2013; Newman and Macdonald 2015), а также с изменениями растительности и других компонентов трофических связей, вызванных изменениями природных условий (Ims and Fuglei 2005). Вышеуказанные причины значительно меняют цикличность популяций мелких млекопитающих северных территорий, что ведет к уменьшению здесь созависимости численности полевок и их специализированных хищников (Korpela et al. 2014), отмечаемой в более южных областях (Lindström 1982; Angelstam et al. 1985).

Все большее признание получает многофакторная концепция регуляции численности (Lidicker 1991; Чернявский и Лазуткин [Chernyavsky and Lazutkin] 2004; Zhigalski 2016 и др.). Для различных фаз популяционного цикла мелких млекопитающих ведущую роль могут играть как эндогенные факторы, особенно значимые для регуляции размножения на «пике» численности популяции, так и экзогенные факторы, которые сильнее всего воздействуют в фазу «депрессии», когда внешние условия влияют на способность популяции восстанавливать свою численность (Zhigalski 2014). Аналогичное явление отмечается и в разные периоды года. Многие авторы отмечают, что для популяций рыжей полевки в осенне-зимний период и в начале сезона размножения на первый план выходит влияние экзогенных факторов, а в течение репродуктивного периода – эндогенных (Ивантер [Ivanter] 1975; Жигальский и Бернштейн [Zigalsky and Bernshtein] 1989; Ивантер [Ivanter] 2005; Zhigalski 2014; Ивантер [Ivanter] 2018, 2019b и др.). Для периферических популяций мелких млекопитающих условия обитания в зимний период особенно значимы (Ивантер [Ivanter] 2005; Жигальский [Zhigalskii] 2011; Жигальский [Zigalsky] 2012). Тем сильнее для таких популяций может проявляться влияние более теплых зим XXI столетия на выживаемость, а значит, на «стартовую» весеннюю численность популяции. Для популяций красной и красно-серой полевок Северного Приохотья достоверно доказана зависимость уровня численности популяции в июне от зимней выживаемости зверьков (Лазуткин [Lazutkin] 2023). А.В. Бобрецов с соавторами (Bobretsov et al. 2017) отмечает, что для рыжей полевки Северного Приуралья значимыми оказались температурный режим в марте текущего и в октябре предыдущего года. Для красной полевки этого региона отмечалась зависимость численности вида от температуры воздуха в феврале и апреле.

Для землероек различными авторами также отмечалась ведущая роль климатических факторов в регулировании их численности (Ивантер [Ivanter] 1975; Heikura 1984; Dokuchaev 1989; Балакирев и др. [Balakirev et al.] 2004; Zub et al. 2012; Бобрецов [Bobretsov] 2016; Ивантер [Ivanter] 2019a; Zakharov et al. 2023 и др.). Факторы эти зачастую действуют нерегулярно и сильнее всего проявляются в районах с неустойчивым климатом. При этом отмечается как прямое, так и опосредованное влияние на популяционную динамику этой группы животных комплекса (от 6 до 10) климатических факторов. Наиболее значимыми являются высота снежного покрова и глубина промерзания почвы зимой, весенние температурные условия и количество атмосферных осадков в зимне-весенний период. Особенно сильно влияют на динамику численности этой группы животных аномально холодные весны (Heydemann 1960; Ивантер [Ivanter] 1975; Sheftel 1989; Zub et al. 2012; Бобрецов [Bobretsov] 2016; Ивантер [Ivanter] 2019a и др.), вызывая иногда значительные депрессии численности отдельных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе анализа данных многолетней численности фоновых видов мелких млекопитающих южной Карелии – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, было установлено наличие двух временных периодов, отличающихся для каждого из рассматриваемых видов характером изменений численности. Как для обыкновенной бурозубки, так и для рыжей полевки отмечалось изменение характера цикличности численности, выражавшееся сменой тяготения к 3–4-летним циклам на хаотические колебания. Также для обоих видов отмечалось снижение амплитуды колебаний численности. Отмечена рассогласованность существовавшей ранее корреляции многолетней численности фоновых видов. Для периферических популяций мелких млекопитающих эндогенные факторы регуляции численности выходят на первый план. Вероятной причиной подобных изменений является потепление климата, отмечающееся в республике в XXI столетии. Данное влияние носит опосредованный характер, поскольку климатические факторы имеют более сложный характер воздействия на популяции мелких млекопитающих, чем просто влияние высоких и низких температур в определенные сезоны года, при этом важным является весь комплекс как климатических, так и внутрипопуляционных составляющих каждого отдельного года наблюдений. Для выяснения причин отмечаемого нами изменения характера численности фоновых видов мелких млекопитающих южной Карелии в дальнейшем требуется использование специальных методов анализа данных и более детального и специального анализа климатических факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания FMEN-2022-0003 «Закономерности формирования фауны наземных позвоночных животных Европейского Севера России в условиях глобальных климатических изменений и интенсивной антропогенной трансформации биоты».

Авторы выражают благодарность сотрудникам ИБ КарНЦ РАН, а также студентам и аспирантам ПетрГУ, в разные годы принимавшим участие в сборе материала. Также мы благодарим коллег за консультации в ходе статистической обработки данных. Выражаем благодарность рецензентам за анализ рукописи и высказанные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Angelstam P., Lindström E. and Widén P. 1985. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia – occurrence and distribution. *Ecography*, **8**(4): 285–298. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1985.tb01181.x

Balakirev A.E., Okulova N.M. and Ivanter E.V. 2004. On the analysis of factor influences on the long-term dynamics of the number of common shrews in the north and south of the range. *Povolzhskiy Journal of Ecology,* **2**: 111–122. [In Russian].

Becker-Scarpitta A., Antão L.H., Schmidt N.M., Blanchet F.G., Kaarlejärvi E., Raundrup K. and Roslin T. 2023. Diverging trends and drivers of Arctic flower production in Greenland over space and time. *Polar Biology*, **46**: 837–848. https://doi.org/10.1007/s00300-023-03164-2

Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J., Lima M., McAdam A.G., Pettorelli N., Reale D., Saitoh T., Tkadlec E., Weladji R.B. and Stenseth N.C. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research*, **32**: 151–158. https://doi.org/10.3354/cr032151

Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D. and Lambin X. 2006. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.). *The American Naturalist*, **167**(4): 583–590. https://doi.org/10.1086/501076

Bobretsov A.V. 2016. Population ecology of small mammals in the plain and mountain landscapes of the North-East of the European Russia. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, 381 p. [In Russian].

Bobretsov A.V., Lukyanova L.E., Bykhovets N.M. and Petrov A.N. 2017. Impact of climate change on population dynamics of forest voles (*Myodes*) of Northern Pre-Urals: role of landscape effects. *Contemporary Problems of Ecology,* **3**: 245–256. https://doi.org/10.1134/S1995425517030039

Chernyavsky F.B. and Korolenko G.E. 1979. Dynamics of the number and variability of some population indicators of the Northern red-backed vole in Siberia's far North-East. *Russian Journal of Ecology*, **1**: 80–88. [In Russian].

Chernyavsky F.B. and Lazutkin A.N. 2004. The cycles of lemmings and voles in the north. IBPN FEB RAS, Magadan, 150 p. [In Russian].

Dehnel A. 1949. Studies on the genus *Sorex* L. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Section C,* **4**(2): 17–102.

Delgado M.D.M., Roslin T., Tikhonov G. et al. 2020. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117**(49): 31249–31258. https://doi.org/10.1073/pnas.2002713117

Dokuchaev N.E. 1989. Population ecology of *Sorex* shrews in North-East Siberia. *Annales Zoologici Fennici,* **26**(4): 371–379.

Frisman E.Ya., Neverova G.P., Kulakov M.P. and Zhigalskii O.A. 2014. Changing the dynamic modes in populations with short life cycle: mathematical modeling and simulation. *Mathematical Biology and Bioinformatics,* **9**(2): 414–429. [In Russian]. https://doi.org/10.17537/2014.9.414.

Fuller W.A., Stebbins L.L. and Dyke G.R. 1969. Overwintering of small mammals near Great Slave Lake, Northern Canada. *Arctic*, **22**(1): 34–55. https://doi.org/10.14430/arctic3191

Getz L.L., Oti M.K., Hofmann J.E. and McGuire B. 2007. Vole population dynamics: factors affecting peak densities and amplitudes of annual population fluctuations of *Microtus pennsylvanicus. Acta Theriologica,* **52**(2): 159–170. https://doi.org/10.1007/BF03194211

Gurney W. and Nisbet R. 1998. Ecological dynamics. Oxford University Press, New York, 355 p.

Hanski I., Turchin P., Korpimäki E. and Henttonen H. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, **364**(6434): 232–235. https://doi.org/10.1038/364232a0

Hansson L. and Henttonen H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia*, **67**: 394–402. https://doi.org/10.1007/BF00384946

Heikura K. 1984. The population dynamics and the influence of winter on the common shrew (*Sorex araneus* L.). *Special Publications of Carnegie Museum of Natural History*, **10**: 343–361.

Heydemann B. 1960. Zur Ökologie von *Sorex araneus* L. und *Sorex minutus* L. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **25**(1–2): 164–173.

Hornfeldt B., Hipkiss T. and Eklund U. 2005. Fading out of vole and predator cycles? *Proceedings of the Royal Society B,* **272**(1576): 2045–2049. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3141

Ims R.A. and Fuglei E. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *BioScience*, **55**(4): 311–322. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICITE]2.0.CO;2

Ims R.A., Henden J.-A. and Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution,* **23**(2): 79. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.010

Inchausti P. and Ginzburg L.R. 1998. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, **67**: 180–194. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00189.x

Ivanter E.V. 1975. Population ecology of small mammals in the North-Western taiga of the USSR. Nauka, Leningrad, 246 p. [In Russian].

Ivanter E.V. 2001. Faunistic analysis and problems of zoo geographical zoning. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*, **2**: 76–81. [In Russian].

Ivanter E.V. 2005. Population factors controlling abundance dynamics in *Clethrionomys glareolus* at the Northern limit of its range. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*, **7**: 48–63. [In Russian].

Ivanter E.V. 2018. Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the habitat. KMK Scientific Press, Moscow, 770 p. [In Russian].

Ivanter E.V. 2019a. To the study of the population dynamics of the common shrew (*Sorex araneus*): an attempt at an analytical review of the problem. *Biology Bulletin,* **98**(8): 949–959. [In Russian]. https://doi.org/10.1134/S0044513419080051

Ivanter E.V. 2019b. Notes on the studies of variations in the numbers of the bank vole *(Myodes glareolus* Schr.) in the northern periphery of the species range. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*, 11: 74–88. [In Russian]. https://doi.org/10.17076/eco1097

Ivanter E.V., Ivanter T.V. and Tumanov I.L. 1985. Adaptive features of small mammals: Ecological, morphological and physiological aspects. Nauka, Leningrad, 318 p. [In Russian].

Ivanter E.V., Ivanter T.V., Kuhareva A.V. and Yakimova A.E. 2013. Abundance and distribution of small mammals in Karelia in 1953–2010. *Bulletin FIPS*, **4**(86): 607–608. https://www1.fips.ru/Archive/EVM/2013/2013.12.20/DOC/RUNW/000/002/013/621/171/DOCUMENT.PDF

Ivanter E.V., Korosov A.V. and Yakimova A.E. 2015. Ecological and statistical analysis of long-term changes in the abundance of small mammals at the northern limit of the range (northeastern Ladoga region). *Russian Journal of Ecology*, **46**(1): 89–95. https://doi.org/10.1134/S1067413615010063

Ivanter E.V., Makarov A.M. and Kryukova S.A. 2017. A statistical analysis of long-term changes in the numbers of common shrew (*Sorex araneus*) at the northern periphery of its distribution area. *Zoological Journal*, **96**(9): 1098–1105. [In Russian]. https://doi.org/10.7868/S0044513417070078

Kalela O. 1957. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus*

(Sund.). *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A. IV: Biologica,* **34**: 1–60.

Kataev G.D. 2021. Fauna and ecology of mammals (*Rodentia, Insectivora*) of Lapland. Publishing House of VVM Publishing LLC, Saint Petersburg, 437 p. [In Russian].

Korpela K., Delgado M., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiäinen H., Sundell J., Yoccoz N.G. and Huitu O. 2013. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles. *Global Change Biology,* **19**: 697–710. https://doi.org/10.1111/gcb.12099

Korpela K., Helle P., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiäinen H., Sundell J., Valkama J. and Huitu O. 2014. Predator-vole interactions in northern Europe: the role of small mustelids revised. *Proceedings of the Royal Society B,* **281**: 2014–2119. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2119

Koshkina T.V. 1965. Population density and its role in regulation of the red vole population. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Series,* **71**(3): 14–26. [In Russian].

Krebs C.J. 2013. Population fluctuations in rodents. The University of Chicago Press, Chicago, 306 p. https://doi.org/10.7208/chicago/9780226010496.001.0001

Kutenkov A.P. 2021. Analysis of long-term dynamics of two abundant species of small mammals in the "Kivach" Nature reserve. Materials of All-Russian Meeting: Nature reserves and national parks as open-air research laboratories (12–14 October 2021, Petrozavodsk). Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk: 129–132. [In Russian].

Lazutkin A.N. 2023. Population dynamics and demography of the northern red-backed (*Clethrionomys rutilus*) and grey red-backed (*Craseomys rufocanus*) voles in the sparse larch forest of the Northern Priokhotye. *The Bulletin of the North-East Scientific Center of FEB RAS,* 1: 79–89. [In Russian]. https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-1-79-89

Lidicker W.Z. 1991. In defense of a multifactor perspective in population ecology. *Journal of Mammalogy*, **72**(3): 631–635. https://doi.org/10.2307/1382152

Lindström E. 1982. Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply. Ph.D. Thesis. University of Stockholm, Stockholm, 24 p.

Mamina V. and Zhigalsky O. 2008. Density-dependent regulatory mechanisms of the generative potency in the males of a bank vole *Myodes glareolus*. *Acta Theriologica,* **53**(2): 175–184. https://doi.org/10.1007/BF03194250

Nazarova L.E. 2011. About assessment of comfortable climate of Karelia. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,* **4**: 129–133. [In Russian].

Nazarova L.E. 2014. Climate of the Republic of Karelia (Russia): air temperature, variability and change. *Geopolitics and Ecogeodynamics of Regions*, **10**(1): 746–749. [In Russian].

Newman C. and Macdonald D.W. 2015. Terrestrial biodiversity climate change impacts report card Technical paper 2. The implications of climate change for terrestrial UK mammals. UK Natural Environment Research Council, WildCRU, Zoology, University of Oxford, 46 p.

Odum E.P. 1975. Fundamentals of ecology. Mir, Moscow, 740 p. [In Russian].

Okuliva N.M., Bernshtein A.D. and Kopylova L.F. 1998. Trends, cycles and factor influences in the dynamics of the number of forest voles in Udmurtia. Materials of the V International Meeting: Cycles of nature and society (12–18 October 1998, Stavropol). Stavropol State University, Stavropol: 208–210. [In Russian].

Okulova N.M., Kuprijanova I.F. and Sivkov A.B. 2004. Dynamics of the number of small mammals in the Pinezhsky Nature Reserve. Message 2. Forest voles. *Theriological Studies*, **5**: 33–47. [In Russian].

Roslin T., Antão L., Hällfors M. et al. 2021. Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent. *Nature Climate Change,* **11**: 241–248. https://doi.org/10.1038/s41558-020-00967-7

Safronov V.M. 2016. Climate change and mammals of Yakutia. *Biology Bulletin*, **43**(9): 1256–1270. https://doi.org/10.1134/S1062359016110121

Sheftel B.I. 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia. *Annales Zoologici Fennici*, **26**(4): 357–369.

Skorokhodova S.B. and Shcherbakov A.N. 2011. Trends of phenological phenomena beginning in the Kivach Reserve during the years 1966–2005. *Proceeding of the Kivach State Nature Reserve*, **5**: 207–221. [In Russian].

Yakimova A.E., Ivanter E.V., Kutenkov A.P. and Sikkila N.S. 2016. Species composition and abundance of small mammals in Karelia based on the results of long-term observations at research stations. Materials of the All-Russian scientific conference with international participation dedicated to the 70th anniversary of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences: The role of science in solving the problems of the region and the country: fundamental and applied research (24–27 May 2016, Petrozavodsk). Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 249–251. [In Russian].

Zakharov V.M., Sheftel B.I. and Dmitriev S.G. 2011. Climate change and population dynamics: possible consequences (with particular reference to the study of small mammals in Central Siberia). *Biology Bulletin Reviews*, **131**(5): 435–439. [In Russian].

Zakharov V.M., Trofimov I.E., Yakushov V.D. and Sheftel B.I. 2023. Developmental stability, population dynamics, and climate change, with particular reference to the common shrew (*Sorex areneus* L. 1758) in Central Siberia. *Biology Bulletin*, **50**(1): 19–24. https://doi.org/10.1134/S1062359023601209

Zhigalskii O.A. 2011. Structure of the bank vole (*Myodes glareolus*) population cycles in the core and periphery of its species area. *Biology Bulletin*, **38**(6): 629–641. https://doi.org/10.1134/S1062359011060161

Zhigalsky O.A. 2012. Dynamics of the number and structure of the bank vole (*Myodes glareolus*, Rodentia) population under different terms of beginning of seasonal reproduction. *Biology Bulletin*, **91**(5): 619–628. [In Russian].

Zhigalski O.A. 2014. Ecological mechanisms maintaining the demographic and spatial structure of small mammal populations. *Russian Journal of Ecology*, **45**(5): 441–444. https://doi.org/10.1134/S1067413614020118

Zhigal'skii O.A. 2016. A synergetic approach to analysis of probabilistic and deterministic components of seasonal and long-term dynamics of European bank voles in the areal center. *Biology Bulletin*, **43**(6): 578–585. https://doi.org/10.1134/S1062359016050125

Zhigal'skii O.A. and Bernshtein A.D. 1989. Analysis of factors determining size and structure of the bank vole population. *Reports of the USSR Academy of Sciences*, **305**(6): 1509–1511. [In Russian].

Zub K., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. and Bartoń K.A. 2012. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest. *Acta Theriologica*, **57**: 205–216. https://doi.org/10.1007/s13364-012-0072-2