

ЗООЛОГИЯ

УДК 57.034:591.54:599.32
doi: 10.17223/19988591/23/6

М.И. Чепраков

Институт экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург)

ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ И ДРУГИХ ФАКТОРОВ НА ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ СЕГОЛЕТОК (НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ – *Clethrionomys glareolus* Schreber)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-01369).

Наиболее высокую долю половозрелых молодых индивидуумов наблюдали в изучаемой популяции рыжей полевки в фазе популяционного подъема при среднем уровне плотности популяции. В пределах низких значений популяционной плотности пропорция половозрелых сеголеток уменьшается от 0,8 до 0,3. Это уменьшение связано с воздействием аномальных погодных условий и / или повышенной долей красной и красно-серой полевков в сообществе на изучаемый показатель. Плотностно-зависимые механизмы популяционной саморегуляции начинают работать уже при средней плотности (20–40 ос./га) в виде сезонного ингибирования полового созревания самок-сеголеток. В полной же мере их действие проявляется, когда плотность популяции превышает 40 ос./га, в результате чего доля репродуктивно-активных сеголеток приближается к нулю.

Ключевые слова: рыжая полевка; доля половозрелых сеголеток; фазы популяционного цикла; популяционная плотность; нарушения монотонности кривой.

Введение

Половое созревание мелких млекопитающих, которые живут в сезонно меняющейся среде, может наступать в год их рождения либо происходить в следующий сезон размножения в существенно большем возрасте. Подавление полового созревания сеголеток при высокой плотности популяции известно для грызунов [1–3]. Считается, что интенсивность полового созревания и участия в размножении прибылых особей связана с плотностью популяции монотонно убывающей зависимостью [4, 5]. Однако имеются данные, указывающие на то, что эта связь может быть не монотонной [6, 7].

Цель исследования – изучить изменения интенсивности полового созревания сеголеток в зависимости от популяционной плотности, представленной как в форме фазовых (спад, подъем, пик) изменений, так и в виде численных величин в разные годы.

Материалы и методы исследования

Влияние популяционной плотности и других факторов на половое созревание сеголеток исследовали на особях из природной популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber). С 1999 по 2011 г. раз в сезон во второй половине июля брали выборки из этой локальной популяции. Отлов животных проводили живоловками на полуизолированном участке леса площадью около 12 га с доминированием ели, на котором обитает исследуемая популяция. Ловушки проверяли 3 раза в сутки: утром, днем и вечером. Для оценки популяционного обилия использовали показатели попадаемости на 100 ловушко-суток (л.-с.) в первые два дня отлова. Репродуктивный статус полевок определяли по состоянию генеративной системы. К половозрелым относили беременных и рожавших самок, имеющих плацентарные пятна и / или эмбрионы в матке, и самцов с массой семенника более 150 мг с развитыми придатками и выраженным сперматогенезом. В работе понятия «половозрелые» и «репродуктивно-активные» использованы как синонимы. Оценки относительной численности рыжей полевки были преобразованы в оценки плотности по методике Бернштейн с соавт. [8]. Данные по годам группировали в три категории плотности: низкую (до 20 ос./га, спад, депрессия), среднюю (20–40 ос./га, подъем) и высокую (более 40 ос./га, пик). То, что за каждым годом среднего обилия следовал год высокой плотности, позволило считать их фазами подъема (роста). Факт, что годы низкого обилия следовали за пиковыми годами либо один за другим, позволил относить их к фазе спада (депрессии). Возраст животных определяли по форме и размерам второго верхнего зуба [9]. Для анализа использовали молодых рыжих полевок только в возрасте от 1,5 мес., так как в наших выборках половозрелые особи встречаются начиная с этого возраста. Общее количество исследованных сеголеток составило 443 индивидуума. Так как среди молодых полевок самые старшие особи имели возраст 3,5 мес., а среди перезимовавших животных самые молодые были не моложе 9,5 мес., заключаем, что за период наблюдений зимнего размножения не было. Другие методические аспекты сбора материала и его обработки описаны ранее [10]. При статистической обработке данных был использован пакет программ StatSoft STATISTICA 6.0 (лог-линейный анализ, статистика χ^2 , множественный регрессионный анализ с использованием биномиальной логистической модели, ковариационный анализ). Данные представлены в виде $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка. При сравнении средних значений использовали метод Шеффе.

Результаты исследования и обсуждение

Первоначально с помощью лог-линейного анализа было выяснено, что между возрастными группами 1,5 и 2 мес. нет различий в доле половозрелых особей между полами, возрастными группами и значениями у самцов

и самок в различных возрастных группах (для частной связи $\chi^2 < 1,9$; $df = 1$; $p > 0,17$). Поэтому при оценке влияния фактора «возраст» использовали такие возрастные классы, как 1,5–2 и 3 мес.

Для выяснения взаимодействия факторов был проведен лог-линейный анализ с факторами «фаза численности» (3 градации), «пол» (2), «возраст» (2) и «репродуктивный статус» (2). Было установлено, что доля размножающихся среди молодых особей существенно меняется в зависимости от фазы цикла (для частной связи $\chi^2 = 164,8$; $df = 2$; $p < 1 \cdot 10^{-7}$) и в различных половозрастных группах (для частной связи $\chi^2 = 5,1$; $df = 1$; $p < 0,03$). Доля половозрелых сеголеток увеличивается при переходе от низкой (0,340; $n = 94$, при годовых значениях 0,83; $n = 12$; 0,18, $n = 28$; 0,32; $n = 31$ и 0,30; $n = 23$) к средней (0,647; $n = 99$; при годовых значениях 0,76; $n = 58$; 0,69; $n = 16$ и 0,36; $n = 25$; $\chi^2 > 18,0$; $df = 1$; $p < 0,001$). При высокой плотности эта доля наименьшая (0,028; $n = 250$; $\chi^2 > 58,7$; $df = 1$; $p < 0,001$). Максимальную долю репродуктивно-активных сеголеток в годы подъема плотности наблюдали у рыжей полевки и других видов [6, 7, 11].

У самок половозрелых особей больше в старшей (3 мес.) возрастной группе (0,388), чем в младшей (1,5–2 мес.; 0,178; $\chi^2 = 10,0$; $df = 1$; $p < 0,002$), а у самцов достоверных различий между этими возрастами нет (0,174 и 0,236; $\chi^2 = 1,2$; $df = 1$; $p = 0,28$). Значимые различия между возрастными группами 3 и 1,5–2 мес. у сеголеток наблюдаются на подъеме (0,852 и 0,569; $\chi^2 = 6,9$; $df = 1$; $p < 0,01$) и пике (0,071 и 0,006; $\chi^2 = 8,3$; $df = 1$; $p < 0,005$) и незначимые – при низкой численности популяции (0,375 и 0,329; $\chi^2 = 0,2$; $df = 1$; $p = 0,68$). Уменьшение процента самок, достигающих полового созревания, в позднее рожденных когортах, рассматривают как одну из форм сезонного ингибирования этого процесса [1]. У самцов такая форма ингибирования на нашем материале не обнаружена. Существенно, что подобная форма подавления сексуального созревания не выражена при низкой численности, но проявляется при среднем и высоком уровне обилия.

В изучаемом сообществе мелких млекопитающих рыжая полевка занимает доминирующее положение. В оценках обилия она составляет в среднем $0,68 \pm 0,02$. В роли субдоминанта ($0,15 \pm 0,01$) выступает красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.). К подчиненным (0,02–0,05) компонентам относятся малая лесная мышь (*Silvaemus uralensis* Pall.), красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall), представители родов серых полевок (*Microtus* sp. Schrank) и землероек (*Sorex* sp. L.). Редкими ($< 0,01$) являются полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg) и домовая мышь (*Mus musculus* L.). Доли красной полевки, малой лесной мыши и землероек в сообществе значимо ($p < 0,01$) увеличиваются (в среднем до 0,22; 0,14 и 0,11 соответственно) в годы низкой численности рыжей полевки. Доля красно-серой полевки, напротив, значительно ($p < 0,03$) выше (0,04) в периоды пиков, чем в другие фазы цикла ($< 0,01$). Степень участия серых полевок в сообществе при разных фазах плотности

изменяется незначимо ($p > 0,13$). Полевая мышь и лесной лемминг были пойманы в годы низкой численности, а домовая мышь – в пиковый год. Степень доминирования рыжей полевки наименьшая при низкой плотности ($0,46$; $\chi^2 > 6,70$; $df = 1$; $p < 0,001$), наибольшая – в фазе подъема ($0,84$) и промежуточная – при высокой плотности ($0,74$; $\chi^2 = 2,5$; $df = 1$; $p < 0,02$). Если считать, что доминантный вид на своем трофическом уровне обладает наибольшей продуктивностью и продуктивность вида возрастает по мере увеличения его доли в сообществе, то можно заключить, что наибольшая эффективность увеличения численности свойственна изучаемой популяции рыжей полевки в периоды средней плотности. Существенный вклад в это вносят половозрелые сеголетки, когда степень их участия в размножении высока.

Зависимость годовых значений пропорции половозрелых самцов и самок рыжей полевки от ее популяционной плотности позволяет рассмотреть детальные особенности ее изменений (рис. 1). Можно видеть, что в пределах фазы депрессии (низкая плотность – до 20 ос./га) происходит уменьшение доли половозрелых сеголеток. Первая из точек, на основе которых построена данная зависимость, имеет координаты: $x - 4,6 \pm 0,70$; $y - 0,83 \pm 0,108$. Следующие три точки имеют координаты: $x - 12,3 \pm 1,94$; $y - 0,18 \pm 0,072$; $x - 14,3 \pm 2,94$; $y - 0,32 \pm 0,084$ и $x - 18,78 \pm 4,87$; $y - 0,30 \pm 0,096$. Эти три точки имеют сходные оценки популяционной плотности ($\chi^2 = 1,9$; $df = 2$; $p > 0,30$), а также сходные оценки доли половозрелых молодых ($\chi^2 = 1,8$; $df = 2$; $p > 0,40$). Поэтому данные за три года были объединены в одну выборку. Для объединенной выборки среднее значение величины плотности составляет $13,8 \pm 1,56$ ос./га, а значение доли половозрелых молодых равно $0,27 \pm 0,049$. Таким образом, в пределах фазы депрессии получили две точки и провели их сравнение по изучаемым параметрам. Оценки популяционной плотности достоверно отличаются ($\chi^2 = 30,2$; $df = 1$; $p < 0,001$) при переходе от интервала от 0–7 ос./га к интервалу 8–19 ос./га. Доли половозрелых особей также достоверно различаются ($\chi^2 > 14,3$; $df = 1$; $p < 0,001$) при переходе от интервала от 0–7 ос./га к интервалу 8–19 ос./га.

В интервале 20–30 ос./га лежат две годовые точки с координатами: $x - 26,0 \pm 2,94$; $y - 0,76 \pm 0,056$ и $x - 29,2 \pm 5,81$; $y - 0,69 \pm 0,116$. Координаты этих двух точек не различаются ($\chi^2 < 0,33$; $df = 1$; $p > 0,50$), поэтому данные за эти два года могут быть объединены в одну выборку с координатами: $x - 26,7 \pm 2,83$; $y - 0,74 \pm 0,051$. При переходе от интервала 8–19 ос./га к интервалу 20–30 ос./га фазы роста (средней плотности) увеличиваются как величина популяционной плотности ($\chi^2 = 19,9$; $df = 1$; $p < 0,001$), так и величина доли половозрелых сеголеток ($\chi^2 > 35,1$; $df = 1$; $p < 0,001$). В конце фазы роста последняя начинает уменьшаться ($\chi^2 = 12,0$; $df = 1$; $p < 0,001$). В фазе пика при плотности больше 40 ос./га доля половозрелых прибылых приближается к нулю. Таким образом, первое нарушение монотонности кривой (изменение знака связи с минуса на плюс), отражающей зависимость пропорции молодых половозрелых полевок в популяции от ее плотности,

происходит при низкой плотности популяции в интервале 8–19 ос./га. Второе изменение знака связи (с плюса на минус) наблюдаем в интервале 20–30 ос./га в фазе роста при средней плотности.

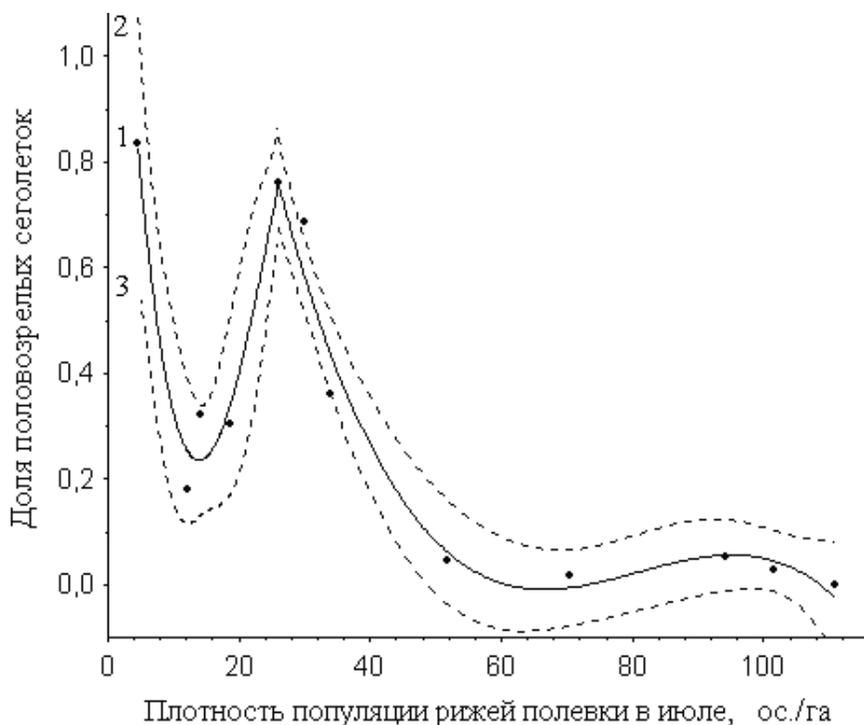


Рис. 1. Изменения доли половозрелых самцов и самок сеголетков рыжей полевки в зависимости от ее популяционной плотности в июле. 1 – линия полиномиальной регрессии третьего порядка; 2 – величина верхнего 95%-ного доверительного интервала; 3 – величина нижнего 95%-ного доверительного интервала. Точки – годовые средние значения

Известно, что высокая популяционная плотность отрицательно воздействует на пропорцию половозрелых сеголетков [12–18]. Однако этот показатель не только меняется под влиянием плотности, но и зависит от состояния кормовой базы [19, 20]. В свою очередь, на состояние кормовой базы влияют погодные условия. Так, условия сильной засухи могут полностью ингибировать половое созревание сеголетков рыжей полевки в условиях невысокой численности [21]. Считается, что плотность влияет на половое созревание молодых полевков через территориальное поведение взрослых самок и иерархическую структуру самцов [22]. Социальные взаимодействия между особями могут происходить как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Известно, что такие экологические факторы, как межвидовые взаимодействия с представителями видов сходного и более высокого трофиче-

ского уровня, могут влиять на пропорцию половозрелых самок-сеголеток [23–25].

С помощью множественного регрессионного анализа отдельно на двух интервалах плотности популяции (от 0 до 30 ос./га и более 30 ос./га) оценивали влияние популяционной плотности и других факторов на вероятность полового созревания сеголеток рыжих полевков. При анализе зависимости показателя от переменных использовали биномиальную логистическую модель (0 – неполовозрелые особи, 1 – половозрелые индивидуумы). В отдельные годы доля близкородственных видов (красной и красно-серой полевков) в изучаемом сообществе колебалась от 0 до 0,34. Состояние кормовой базы может изменяться под воздействием погодных условий. Так, в засушливые и жаркие либо холодные и дождливые годы может происходить ухудшение качества и уменьшение доступности кормов. При формировании погодного фактора такие годы были отделены от остальных. Результаты анализа показали, что в интервале плотности от 0 до 30 ос./га на изучаемый параметр оказывают влияние погодные условия в первой половине лета, доля в сообществе красной и красно-серой полевков, пол животных и плотность популяции рыжей полевки (таблица).

Влияние различных факторов на вероятность полового созревания сеголеток в интервале плотности популяции в июле от 0 до 30 ос./га

Фактор	Параметр уравнения регрессии	p
Константа	$-0,49 \pm 0,57$	0,39
Погодные условия в первой половине лета	$-1,15 \pm 0,39$	0,001
Доля в сообществе красной и красно-серой полевков	$-1,20 \pm 0,36$	0,001
Пол полевков	$0,84 \pm 0,37$	0,023
Плотность популяции рыжей полевки	$0,06 \pm 0,02$	0,017

Чтобы детально рассмотреть влияние факторов на изучаемый показатель в интервале плотности от 0 до 30 ос./га и оценить возможное их взаимодействие, использовали ковариационный анализ. В качестве содержания исходных ячеек использовали годовые средние значения отдельно самцов или самок, взвешенные на величину выборки. Детальные изменения изучаемого параметра в зависимости от плотности популяции были рассмотрены выше, поэтому этот фактор использовали в качестве ковариаты. Ее влияние в комплексе высоко значимо, впрочем, как и влияние всех других факторов ($p < 0,001$). Величина объясненной изменчивости в этой модели составляет 81%. В годы, когда доля в сообществе красной и красно-серой полевков меньше 0,11, пропорция половозрелых сеголеток рыжей полевки составляет $0,64 \pm 0,03$ и больше, чем в остальные годы с большей долей ($> 0,30$) родственных видов в сообществе, в которые эта пропорция

равна $0,34 \pm 0,03$. В засушливые и жаркие либо холодные и дождливые годы процент половозрелых особей в популяции равен 31 ± 1 и меньше, чем в годы без таких погодных аномалий ($62 \pm 3\%$). Среди самок рыжих полевков половозрелых индивидуумов больше ($0,61 \pm 0,04$), чем среди самцов ($0,46 \pm 0,02$).

В годы с обычными погодными условиями и с низкой долей ($< 0,11$) в сообществе красной и красно-серой полевков пропорция сексуально созревших рыжих полевков высока ($0,78 \pm 0,02$). В такие же годы, но с высокой долей ($> 0,30$) родственных видов в сообществе ($0,36 \pm 0,04$), либо в годы с аномальными погодными условиями ($0,32 \pm 0,01$ и $0,30 \pm 0,02$, для взаимодействия факторов $p < 0,001$) эта пропорция низка. Следовательно, оба фактора, оказывающие отрицательное влияние на зависимую переменную, показывают сходное по величине воздействие, если не учитываются половые различия.

В годы с низкой долей близкородственных видов в сообществе ($< 0,11$) среди самок рыжих полевков половозрелых больше ($0,76 \pm 0,04$), чем среди самцов ($0,56 \pm 0,03$). А в годы с высокой ($> 0,30$) пропорцией в сообществе красной и красно-серой полевков у самцов и самок рыжих полевков доля половозрелых особей сходная ($0,32 \pm 0,01$ и $0,30 \pm 0,02$, для взаимодействия факторов $p < 0,001$). Зато различия между полами сохраняются как в годы с аномальными погодными условиями (у самцов – $0,23 \pm 0,01$, у самок – $0,42 \pm 0,01$), так и в те, когда погода в первой половине лета обычная (у самцов – $0,56 \pm 0,03$, у самок – $0,73 \pm 0,06$). Следовательно, неблагоприятные погодные условия примерно в равной степени подавляют половое созревание как молодых самцов, так и молодых самок. А повышенная доля близкородственных видов в сообществе в большей мере действует на молодых самок рыжих полевков, чем на самцов. Сосуществование в сообществе с другими видами, в первую очередь близкородственными, может негативно воздействовать на половое созревание самок сеголеток рыжей полевки [23, 24, 26].

При аномальных погодных условиях эффект повышенной доли ($> 0,30$) близкородственных видов в сообществе не проявляется ни у самцов ($0,22 \pm 0,03$ и $0,29 \pm 0,03$), ни у самок ($0,45 \pm 0,04$ и $0,44 \pm 0,03$). Зато при обычной погоде в первой половине лета этот эффект хорошо выражен у самцов ($0,41 \pm 0,02$ и $0,65 \pm 0,02$) и еще лучше – у самок ($0,29 \pm 0,02$ и $0,94 \pm 0,03$, для тройного взаимодействия факторов $p < 0,001$). Следовательно, неблагоприятные погодные условия нивелируют эффект повышенной доли близкородственных видов в сообществе.

Для интервала плотности популяции более 30 ос./га множественный регрессионный анализ с использованием биномиальной логистической модели показал, что только популяционная плотность рыжей полевки оказывает значимое отрицательное влияние на независимую переменную (угловой коэффициент логит регрессии = $-0,060 \pm 0,016$; $p < 0,001$). Доля в сообществе красной и красно-серой полевков ($1,61 \pm 0,095$; $p = 0,09$) и пол ($0,44 \pm 0,59$; $p = 0,46$) не влияют на изучаемый показатель. Константа не отличается от нуля (45 ± 59 ; $p = 0,46$). А погодные условия в первой половине лета были только благоприятными.

Заключение

Таким образом, в пределах низких и средних значений популяционной плотности в июле (от 0 до 30 ос./га) у рыжей полевки происходят нарушения монотонности кривой, отражающей зависимость доли половозрелых среди сеголеток от ее индексов обилия в июле. После высоких значений (~0,8) в интервале плотности от 0 до 7 ос./га пропорция половозрелых сеголеток уменьшается примерно до 0,3 в интервале плотности 8–19 ос./га. Это уменьшение связано с воздействием аномальных погодных условий в первой половине лета и / или повышенной долей красной и красно-серой полевков в сообществе на изучаемый показатель. Если неблагоприятные погодные условия примерно в равной степени подавляют половое созревание как самцов, так и самок сеголеток, то повышенная доля близкородственных видов в сообществе в большей мере действует на молодых самок рыжих полевков, чем на самцов. При аномальных погодных условиях эффект повышенной доли близкородственных видов в сообществе не проявляется ни у самцов, ни у самок рыжих полевков. Между интервалами популяционной плотности 8–19 и 20–30 ос./га наблюдали положительную связь индексов обилия рыжих полевков в июле с долей половозрелых молодых особей. В значительной мере это может быть связано с тем, что в те годы, когда плотность достигала значений 20–30 ос./га, погодные условия были благоприятными. Плотностно-зависимые механизмы популяционной саморегуляции начинают работать уже при средней плотности (20–40 ос./га) в виде сезонного ингибирования полового созревания самок-сеголеток. В полной же мере их действие проявляется, когда плотность популяции превышает 40 ос./га, в результате чего доля репродуктивно-активных сеголеток приближается к нулю.

Литература

1. Bujalska G. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus* // *Annales Zoologici Fennici*. 1985. Vol. 22, № 3. P. 331–342.
2. Gipps J.H.W. Spacing behaviour and male reproductive ecology in voles of the genus *Clethrionomys* // *Annales Zoologici Fennici*. 1985. Vol. 22, № 3. P. 343–351.
3. Boonstra R. Population cycles in microtines – the senescence hypothesis // *Evolutionary Ecology*. 1994. Vol. 8, № 2. P. 196–219.
4. Окулова Н.М., Бернштейн А.Д. Доля размножающихся среди самок-сеголеток – гибкий демографический параметр у лесных полевков // *Экология популяций: структура и динамика* : материалы совещ. М., 1995. С. 667–678.
5. Tkadlec E., Zejda J. Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality // *Evolutionary Ecology*. 1998. Vol. 12, № 2. P. 191–210.
6. Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстяного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // *Сибирский экологический журнал*. 1999. № 1. С. 59–68.

7. Ozgul A., Getz L.L., Oli M.K. Demography of fluctuating populations: temporal and phase-related changes in vital rates of *Microtus ochrogaster* // Journal of Animal Ecology. 2004. Vol. 73, № 2. P. 201–215.
8. Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Анекина Н.С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, вып. 7. С. 119–127.
9. Оленев Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 102–115.
10. Чепраков М.И. Составляющие эффекта Читти // Экология. 2011. № 6. С. 478–480.
11. Norrdahl K., Korpimäki E. Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles // Oikos. 2002. V. 96, № 2. P. 331–345.
12. Myllymäki A. Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole *Microtus agrestis* // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 468–493.
13. Hansson L., Henttonen H. Regional differences in cyclicity and reproduction in *Clethrionomys* species: are they related? // Annales Zoologici Fennici. 1985. Vol. 22, № 3. P. 277–288.
14. Bondrup-Nielsen S., Ims R.A. Reproduction and spacing behaviour of females in peak density population of *Clethrionomys glareolus* // Holarctic Ecology. 1986. V. 9. P. 109–112.
15. Gilbert B.S., Krebs C.J., Talarico D., Cichowski B. Do *Clethrionomys rutilus* females suppress maturation in juvenile females? // Journal of Animal Ecology. 1986. Vol. 55. P. 543–552.
16. Rodd F.H., Boonstra R. Effects of adult meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, on young conspecifics in field populations // Journal of Animal Ecology. 1988. Vol. 57. P. 755–770.
17. Gilbert B.S., Krebs C.J. Population dynamics of *Clethrionomys* and *Peromyscus* in south-western Yukon 1973–89 // Holarctic Ecology. 1991. Vol. 14. P. 250–259.
18. Ostfeld R.S., Canham C.D., Pugh, S.R. Intrinsic density dependent regulation of vole populations // Nature. 1993. Vol. 366. P. 259–261.
19. Desy E.A., Batzli G.O., Liu J. Effects of food and predation on behaviour of prairie voles: a field experiment // Oikos. 1990. Vol. 58. P. 159–168.
20. Hansson L. Demographic effects of food quality on the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber) // Ecoscience. 1995. Vol. 2. P. 41–47.
21. Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // Журнал общей биологии. 1981. № 4. С. 506–511.
22. Viitala J., Hoffmeyer I. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: social odours, chemistry and biological effects // Annales Zoologici Fennici. 1985. Vol. 22. P. 359–371.
23. Lofgren O. Niche expansion and increased maturation rate of *Clethrionomys glareolus* in the absence of competitors // Journal of Mammalogy. 1995. Vol. 76, № 4. P. 1100–1112.
24. Prevot-Julliard A.C., Henttonen H., Yoccoz N.G., Stenseth N.C. Delayed maturation in female bank voles, *Clethrionomys glareolus*: optimal decision or social constraint? // Journal of Animal Ecology. 1999. Vol. 68, № 4. P. 684–697.
25. Fuelling O., Halle S. Breeding suppression in free-ranging grey-sided voles under the influence of predator odour // Oecologia. 2004. Vol. 138, № 1. P. 151–159.
26. Eccard J.A., Klemme I., Horne T.J., Ylonen H. Effects of competition and season on survival and maturation of young bank vole females // Evolutionary Ecology. 2002. Vol. 16, № 2. P. 85–99.

Поступила в редакцию 12.03.2013 г.

Mikhail I. Cheprakov

*Federal State Establishment of Science Institute of Plant and Animal Ecology,
of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

**EFFECTS OF POPULATION DENSITY AND OTHER FACTORS
ON MATURATION OF YOUNG OF THE YEAR (BY THE EXAMPLE
OF BANK VOLE – *Clethrionomys glareolus* Schreber)**

*The present work is directed to study of changes of intensity of maturation of young of the year depending on population density. Since 1999 for 2011 years once in a season in second half of July took samples of local population bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber). Reproductive status voles on a condition of reproductive system determined. The pregnant and parous females, having placental scar and/or embryos in uterus, and males with weight of the testis more than 150 mg with the advanced epididymis were ranked to sexually mature individuals. Each time after year of a middle abundance occurred year high-density, therefore years of middle population density were increase phases. For the years of a low abundance followed peak years or one behind another, this has allowed to consider theirs as phase of decline (depressions). Age of animals determined under the form and sizes of the second upper tooth. For the analysis used young bank voles only in the age from 1.5 month, as sexually mature individuals in our samples meet since this age. Total investigated of young of the year has made 443 individuals. As among young voles the grown-ups individuals had age 3.5 month and among overwintered animals youngest were not younger 9.5 month, hence for the period of supervision of winter reproduction was not.*

*The infringements of monotony of a curve reflecting dependence of a share sexually mature among young of the year from its indexes of abundance in July, occur within the limits of low and middle values population density of bank vole. The high values of a proportion mature young of the year, expressed at population of density are less 8 ind./ha, within the limits of area 8–19 ind./ha decrease and remain low. This is connected to influence on an investigated parameter of abnormal weather conditions in first half summer and/or of the raised share red-backed (*Clethrionomys rutilus* Pall.) and red-sided voles (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall) in community. The adverse weather conditions approximately equally suppress puberty, both males, and females young of the year. But the increased share red-backed and red-sided voles in community in the greater measure works on young females of the bank vole, than on males. Under abnormal weather conditions the effect of the raised share closely-related of species in community is not shown. The new increase of share sexually mature individuals up to a previous level occurs at population density within the limits of 20–30 ind./ha. Substantially it is connected to favorable weather conditions in those years, when the level population density was in the indicated limits. Density-dependent mechanisms of population self-regulation begin to work already at middle population density as seasonal inhibition of puberty females young of the year. In a complete measure their action is shown, when population density exceeds 40 ind./ha, therefore a share reproductively-active young voles comes nearer to zero.*

Key words: *bank vole; proportion of mature young of the year; phases of population cycle; population density; infringements of monotony of a curve.*