

УДК 599.323.43

## **К ЭКОЛОГИИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.) НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА**

**Э. В. Ивантер, Е. А. Моисеева**

*Петрозаводский государственный университет*

Анализируются причины создавшегося у юго-западных границ видового ареала угнетения популяции красной полевки. Обнаруживаются тенденции к дальнейшему сокращению численности и области распространения вида, сопровождающиеся его отступлением на восток. Установлены характерные для периферии ареала особенности пространственной и экологической структуры населения, такие как низкая и неустойчивая численность, дисперсность и мозаичность внутрипопуляционных группировок, снижение репродуктивного потенциала, затухающий, фибрилляционный тип популяционной динамики и др. Рассматривается ряд взаимоисключающих гипотез, пытающихся объяснить выявленные процессы с экологических и исторических позиций, в том числе как следствие межвидовой конкуренции и общей смены популяционной стратегии вида.

**Ключевые слова:** красная полевка, периферические популяции, динамика и факторы численности, пространственная организация населения, репродукция, межвидовая конкуренция.

### **E. V. Ivanter, E. A. Moiseeva. ECOLOGY OF THE RED-BACKED VOLE (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.) IN THE SOUTHWESTERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE**

The factors causing the suppression of the red-backed vole population in the southwestern periphery of the area are analyzed. Trends towards a further reduction in species abundance and distribution area, accompanied by its movement eastwards, have been detected. The features of spatial and ecological structure typical for the peripheral area include low and unstable abundance, dispersion and mosaic interpopulation groupings, a decrease in reproductive potential, fading fibrillation type of population dynamics, etc. A number of mutually exclusive hypotheses, explaining the observed processes both from the ecological and historical points of view, e. g. as a result of interspecific competition and a general shift in the species population strategy, are studied.

**Key words:** red-backed vole, peripheral populations, population dynamics and factors affecting abundance, spatial structure of population, reproduction, interspecific competition.

## Введение

Современная область распространения красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) по-прежнему охватывает всю территорию Восточной Фенноскандии, но с начала 1970-х годов она стала здесь чрезвычайно редким видом и встречается не каждый год и главным образом спорадически. Особенно сильно сократилась численность вида в последние десятилетия. Если каких-то 30–40 лет назад красная полевка достаточно регулярно встречалась и в Карелии [Ивантер, 1975], и в Финляндии [Сиивонен, 1979], правда, в основном в виде немногочисленных мозаичных поселений, то теперь сборы и вовсе ограничиваются случайными поимками единичных особей (заповедник «Кивач», дер. Гомсельга, Каскеснаволоок и Карку). Аналогичная тенденция к отступлению этого вида на исходные позиции к востоку прослеживается и в Финляндии [Henttonen et al., 1977]. Все сказанное позволяет однозначно подтвердить изложенное ранее мнение [Курхинен и др., 2006], согласно которому по крайней мере юг Финляндии и юго-запад Карелии уже не входят в область сплошного ареала красной полевки. Выяснена и основная причина ее отступления на восток. У красной полевки, как сибирского вида, отчетливо тяготеющего к спелым темнохвойным лесам, она прежде всего связана с весьма характерными для нашего региона широкомасштабными промышленными рубками коренных хвойных древостоев.

## Материалы и методы

Материал собирался по всей территории Карелии двумя основными стандартными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Учет зверьков ловушками заключался в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного в растительном масле ржаного хлеба. За показатель обилия (численности) принимали число зверьков, попавшихся за сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом,

что верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное количество зверьков данного вида, выраженное в процентах от общего числа добытых (индекс доминирования, %). Кроме того, для оценки степени предпочтения, оказываемого видом тому или иному местообитанию (и его преферентного статуса в сообществе), мы вычисляли особый показатель – коэффициент (или индекс) верности биотопу, предложенный сибирскими териологами [Глотов и др., 1978] и определяемый по формуле:

$$X = M_1 - M_2 / \delta_2,$$

где  $M_1$  – средняя многолетняя численность вида в данном биотопе;  $M_2$  – средняя многолетняя численность вида в регионе;  $\delta_2$  – среднее квадратичное отклонение для многолетней средней в регионе. Всего отработано 188 000 ловушко-суток и 5100 канавко-суток, материалы по которым собраны в 1958–2013 годах. Общее число добытых и проведенных через зооанатомический анализ зверьков исследуемого вида составило около 200 экз.

## Результаты и обсуждение

**Численность и биотопическое размещение.** Средний за все годы учетов (1958–2013) показатель численности рассматриваемого вида в Карелии составляет 0,07 экз. на 100 ловушко-суток (доля в уловах мелких млекопитающих 0,9 %) и 0,03 на 10 канавко-суток (0,2 %). Сопоставление этих цифр с данными по другим регионам позволяет отнести исследуемую территорию к областям с минимальной плотностью дисперсно распределенного и весьма неустойчивого по годам населения, что, как показали наши исследования [Ивантер, 2006, 2010, 2012], весьма характерно для приграничных (периферийных) зон любого видового ареала. Тем не менее непосредственную причину современной крайне низкой и чрезвычайно изменчивой численности красной полевки на всей территории Восточной Фенноскандии следует искать не только в сокращении площадей коренных лесов, но и в самой истории расселения этого вида на запад, а также в его неоднозначных взаимоотношениях с доминирующим в Европе аборигеном – рыжей полевкой [Башенина, 1968]. Не исключено также, что бывшее активное расселение вида на запад, сменившееся недавно таким же массовым отступлением к востоку, связано и с характерными популяционными процессами, протекавшими в границах исходного ареала. Так, быстрый

Таблица 1. Биотопическое распределение красной полевки в Северо-Восточном Приладожье (сводные данные за 1965–2013 гг.)

Биотоп	Учеты ловушко-линиями				Учеты ловчими канавками			
	число ловушко-суток	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	коэффициент верности биотопу	число канавко-суток	на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %	коэффициент верности биотопу
Сосняки лишайниковые	3700	0,19	36,80	+1,80	учеты не проводили			
Сосняки зеленомошные	25818	0,03	1,15	-0,47	2795	0,03	0,26	+0,39
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомошные	25818	0,11	3,12	+0,88	2795	-	-	-
Спелые лиственные и смешанные леса	36614	0,02	0,55	-0,74	учеты не проводили			
Лиственное мелколесье	25818	0,01	0,25	-0,88	2795	0,01	0,08	-0,66
Молодые зарастающие вырубki	15224	0,007	0,10	0,00	учеты не проводили			

Таблица 2. Численность красной полевки в коренных и трансформированных сплошными рубками биотопах средней тайги Восточной Финноскандии [по Курхинен и др., 2006 с изменениями]

Биотоп	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	число ловушко-суток	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	число канавко-суток	на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %
Спелые сосняки-зеленомошники	7640	-	-	58	0,2	10,0
Спелые ельники-зеленомошники	3795	0,02	0,8	13	-	-
Открытые вырубki (от 1 до 5 лет)	7030	0,01	0,2	77	0,5	32,0
Молодняки:						
6–20 лет	9551	-	-	127	0,2	14,0
20–40 лет	3004	2,0	70,0	36	0,2	10,0
Вторичные лиственные и смешанные леса	4841	-	-	18	-	-
Семенные куртины	1140	-	-	46	0,3	14,0
Недорубы	1655	0,06	0,4	35	0,06	3,0

рост численности центральных популяций по-литипического вида, приведший когда-то к перенаселению и массовой эмиграции животных за границы ареала, мог смениться восстановлением оптимальной плотности и полной потерей стимула к расселению на запад. Возможно и совместное действие названных факторов.

Как уже указывалось [Ивантер, 1975], в условиях Карелии красная полевка селится почти исключительно в лесных биотопах, предпочитая ельники-зеленомошники (табл. 1, 2). Осенью, в период расселения молодняка, она распространена несколько шире и встречается

в лиственном мелколесье с примесью хвойных пород. Однако даже в этот период избегает открытых стадий. Это вполне согласуется с выводом А. Н. Формозова [1948] о стенопотности красной полевки в юго-западных частях ареала и тяготении вида к зеленомошным ельникам.

**Размножение.** Первая по срокам поимки беременная самка добыта в Карелии 14.05.1970 г., однако размножение зимовавшей части популяции начинается, очевидно, еще в апреле. На это указывает поимка 12.05.1957 г. кормящей самки и осмотр репродуктивных органов полевки, отловленных во

второй половине апреля. Пробные мазки из семенников и придатков выявили присутствие в них зрелых сперматозоидов, свидетельствующее об активном сперматогенезе. Последняя кормящая самка отловлена 21.09.1961 г. Таким образом, общая продолжительность репродуктивного периода у красной полевки составляет в Карелии около 5 месяцев. При этом связи сроков размножения с плотностью населения полевков, погодными условиями и состоянием кормовой базы выявить не удалось. Во все годы размножение начиналось и заканчивалось в близкие сроки. То же можно сказать и об интенсивности размножения, которая была стабильно высокой при любом уровне весенне-летней численности зверьков.

В апреле–июне активный сперматогенез обнаружен у всех добытых самцов. Длина семенников составляла у них 9,2–13,4 мм, семенных пузырьков – 7,1–9,4 мм, вес двух семенников – 434–1080 мг. Из трех исследованных в мае–июне самок одна была беременной, другая кормила первый выводок, а третья, будучи беременной вторично, одновременно продолжала лактацию. В июле около 70 % зимовавших самок вынашивают второй помет, а остальные уже родили и кормят второй выводок. Самцы в это время имеют крупные семенники и придатки (длина тестикул 8,7–10,5 мм, вес 306–574 мг) и находятся в состоянии активного сперматогенеза. В августе сохранившиеся до этого времени самки приносят третий выводок, а самцы по-прежнему способны к размножению; длина семенника 9,5–13,4 мм, семенных пузырьков – до 15 мм, вес двух семенников 509–960 мг.

Массовый выход молодых зверьков из нор приурочен к июлю. Уже в первой декаде этого месяца они составляют в уловах более 60 %, а к концу июля – около 80 %. В июле начинают активно размножаться сеголетки ранних выводков, родившиеся в мае – начале июня и достигшие веса 13–16 г. По интенсивности размножения они не уступают взрослым: поголовно участвуют в репродукции и успевают принести за сезон два выводка. Прибылые позднего рождения (июльско-августовского приплода), за очень редким исключением (в наших сборах 3 %), не созревают в год появления на свет и впервые размножаются лишь после зимовки.

Прибылые зверьки I генерации составляют как бы промежуточное поколение, которое имеет короткий срок жизни, но выполняет важнейшую роль в воспроизводстве популяции, обеспечивая, наравне с зимовавшими полевками, нарастание поголовья к осени и определяя уровень численности уходящего под снег

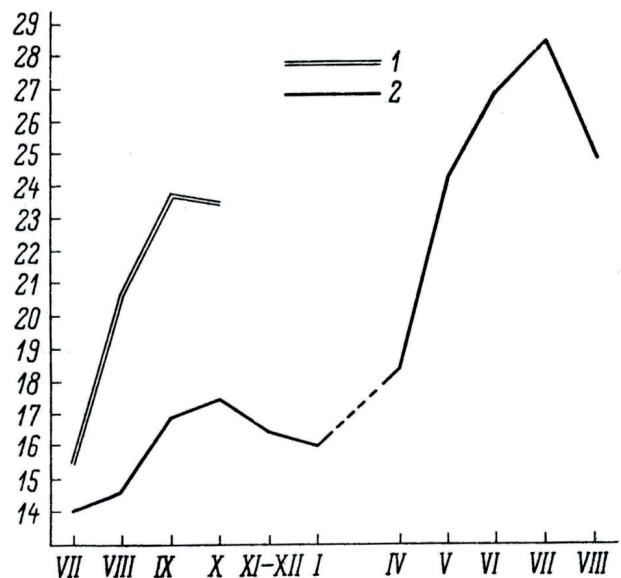


Рис. 1. Особенности весового роста красных полевков разного времени рождения.

1 – родившиеся в мае – первой половине июня (ранние выводки); 2 – родившиеся в июле–августе (поздние выводки). По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – вес, г

населения. В свою очередь живущие гораздо дольше сеголетки поздних выводков служат главным резервом популяции для следующего сезона размножения и определяют уровень весенне-летней репродукции перезимовавшего поголовья. Их отличает не только позднее половое созревание, но и более медленный весовой рост (рис. 1). Если прибылые ранних выводков за первые 3–4 месяца послегнездовой жизни прибавляют в весе в среднем 8,2 г, или 53 %, то у молодых более позднего рождения соответствующая прибавка в весе составляет за тот же срок 2,9 г, или 20 %. Как и у землероек [Ивантер и др., 1985], у них наблюдается, правда, относительно небольшое, зимнее падение веса и быстрый скачок роста в апреле–июне следующего года.

Число эмбрионов и плацентарных пятен колеблется у красных полевков Карелии от 4 до 11 и составляет в среднем для зимовавших самок  $6,29 \pm 0,42$ , для прибылых –  $6,21 \pm 0,46$  (табл. 3). Это несколько выше или близко к соответствующим показателям из других мест ареала [Кошкина, 1957; Попов, 1960; Воронцов, 1961; Большаков, 1962; Башенина, 1968 и др.].

Как видно из полученных данных (см. табл. 3), у взрослых самок показатель плодовитости заметно увеличивается от выводка к выводку. По первой генерации он равен 5,8; по второй 6,6; по третьей 6,7. Подобное увеличение размеров выводков Ю. В. Ревин считает «экологическим приспособлением, способствующим наибольшей выживаемости молодня-

Таблица 3. Вариации величины выводка у красных полевков Карелии

Возрастная группа	Общее число беременных самок	Количество самок с соответствующим числом эмбрионов								Среднее число эмбрионов на 1 самку
		4	5	6	7	8	9	10	11	
Зимовавшие:										
I выводок	10	1	5	1	2	–	1	–	–	5,8 (2,9 + 2,9)
II выводок	9	–	2	1	5	1	–	–	–	6,6 (2,8 + 3,8)
III выводок	4	1	1	–	1	–	–	–	1	6,7 (3,3 + 3,3)
I–III выводок	23	2	8	2	8	1	1	–	1	6,3 (2,9 + 3,4)
Прибылые	17	3	2	5	4	2	–	1	–	6,2 (3,2 + 3,0)

Примечание. В скобках указано число эмбрионов в правом и левом рогах матки.

Таблица 4. Возрастной и половой состав популяции красной полевки в Карелии

Месяц	Число прибылых			Число зимовавших			Общее число зверьков	Относительное число зверьков, %		
	абс.	самцы, %	$\chi^2$	абс.	самцы, %	$\chi^2$		ЗМ	ПР	ПП
Апрель	–	–	–	2	100,0	–	2	100,0	–	–
Май	–	–	–	4	50,0	–	4	100,0	–	–
Июнь	–	–	–	2	50,0	–	2	100,0	–	–
Июль	42	66,7	4,7	14	57,1	0,3	56	25,0	60,7	14,3
Август	29	58,6	0,9	6	50,0	–	35	17,1	40,0	42,9
Сентябрь	26	73,1	5,6	–	–	–	26	–	34,6	65,4
Октябрь	41	63,4	2,9	–	–	–	41	–	17,1	82,9
Ноябрь – январь	6	66,7	0,6	–	–	–	6	–	–	100,0
Всего	144	65,3	13,4	28	57,2	0,6	172	16,3	37,2	46,5

Примечание. ЗМ – зимовавшие, ПР – прибылые ранних выводков, ПП – прибылые поздних выводков.

ка, поскольку основная его масса появляется в периоды, характеризующиеся обилием кормов и преобладанием оптимальных погодных условий [Ревин, 1968. С. 53]. Обращает на себя внимание и значительная асимметричность распределения самок по числу эмбрионов ( $A = +0,73$ ). Это говорит о том, что плодовитость у красных полевков Карелии еще не достигла оптимального для данных условий уровня и отбор на повышение еще продолжается.

Резорбция эмбрионов обнаружена у 3 из 13 беременных самок (23%), причем гибель эмбрионов составила 7,6% (из 93 зародышей рассасывалось 7). Если же судить об эмбриональной смертности по соотношению между средним числом эмбрионов и плацентарных пятен, то она равна 10% (13% у молодых самок и 2,1% у зимовавших). Интересно, что в таежной Сибири, представляющей для красной полевки оптимальную зону ареала, эмбриональная смертность гораздо ниже: 0,6–3,4% [Окулова, Аристова, 1970; Попов, 1971].

**Экологическая структура популяции.** Применение известной методики определения возраста красных полевков по развитию корней зуба  $M_3$  [Тупикова и др., 1970] позволяет с достаточной точностью выделять три возрастные группы зверьков – зимовавших и сеголе-

ток раннего и позднего рождения. Полученные в результате этого данные (табл. 4, рис. 2) свидетельствуют о закономерной сезонной динамике возрастной структуры популяции, связанной с размножением и отмиранием особей отдельных возрастных групп.

В апреле–июне популяция целиком состоит из взрослых перезимовавших полевков, относящихся к поздним генерациям прошлого года. Начиная с конца июня в ней все большую долю занимают прибылые первого, а затем и последующих пометов. В июле сеголеток 75%, в августе – 83%, в сентябре – 100%. Несколько позднее из популяции исчезают прибылые первого выводка. В июле они составляют основу популяции – 61%, в августе – 40%, в сентябре – 35%, в октябре – 17%, а в ноябре полностью вымирают.

Среди взрослых и молодых полевков, добытых в бесснежный период, преобладают самцы. У взрослых эта диспропорция незначительна, а у молодых более существенна и достоверна. Возможно, это связано с участием прибылых зверьков в размножении, в результате чего самки, ведущие более скрытый и менее подвижный образ жизни, реже попадают в ловушки и конуса ловчих канавок. На это указывает и различие в соотношении полов



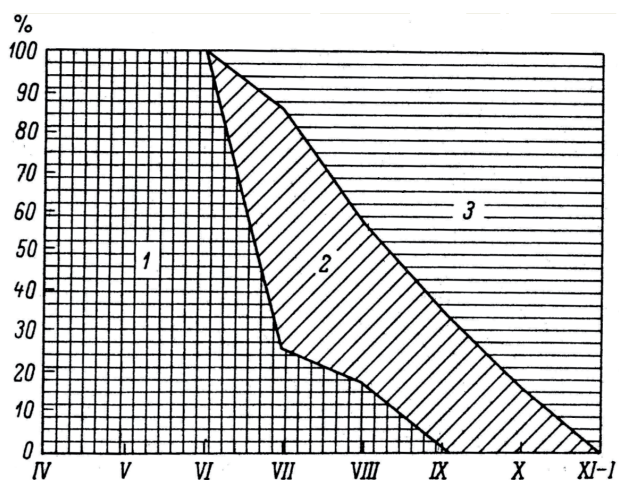


Рис. 2. Сезонные изменения возрастного состава популяции красной полевки по данным отлова.

1 – зимовавшие; 2 – прибылые ранних выводков; 3 – прибылые поздних выводков. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – относительное количество зверьков определенного возраста, % от общего числа

у отловленных сеголеток ранних и поздних выводков. У первых (они размножаются) было 72 % самцов, у вторых (не участвуют в размножении) – 59 %. И все же не исключено, что количественное преобладание самцов в уловах красных полевков является не только результатом их большей двигательной активности, но и отражает их количественное преобладание в популяции.

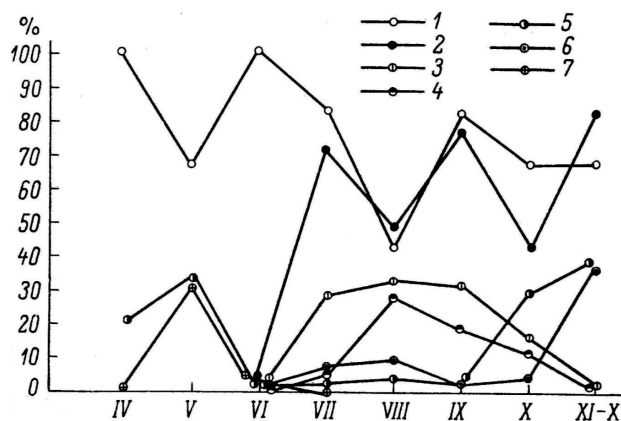


Рис. 3. Сезонные изменения питания красной полевки.

1 – зелень; 2 – семена; 3 – ягоды; 4 – грибы; 5 – мхи и лишайники; 6 – кора; 7 – животный корм. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – встречаемость, % от общего числа исследованных желудков

**Особенности питания.** Питание красной полевки изучалось в различных частях ареала (табл. 5), и всюду отмечалась широкая эврифагия этого вида. Зверьки используют практически все имеющиеся в их местообитаниях корма, отдавая предпочтение более разнообразным и питательным. Повсеместно основу рациона составляют зеленые части растений, семена хвойных, ягоды, грибы и мхи. Степень

Таблица 5. Питание красной полевки в различных частях ареала в бесснежный период (встречаемость, % от общего числа исследованных желудков)

Место исследований	Виды корма								Источник данных
	зелень	семена	ягоды	грибы	бесхлорофильные части растений	мхи и лишайники	кора	животный корм	
Кольский п-ов	12,9	29,0	14,5	3,0	11,7	61,3	–	35,0	Кошкина, 1957
Карелия	63,2	52,7	23,6	12,2	3,8	18,5	7,5	1,9	Наши данные
Республика Коми	47,6	12,5	54,4	44,4	6,6	2,2	–	3,0	Воронцов, 1961
Вологодская обл.	50,0	5,5	61,2	3,0	–	–	–	16,6	Башенина, 1968
Кировская обл.	26,8	63,0	6,5	8,3	–	–	–	4,6	Там же
Средний Урал	67,7	25,5	13,7	0,6	8,9	2,5	17,2	–	Марвин, 1966
Нижегородская обл.	85,7	38,1	4,7	4,7	–	–	–	–	Козлов, Тухсанова, 1966
Якутия:									Ревин, 1968; Попов, 1971
равнинные районы	14,5	8,6	25,2	47,5	–	23,1	3,6	0,1	
горные районы	8,4	7,2	30,3	31,6	–	53,3	1,7	1,0	
Западный Саян	46,8	20,5	13,2	3,8	–	–	–	–	Штильмарк, 1965
Тайга Средней Сибири	59,0	47,0	3,6	9,2	–	12,2	–	1,6	Реймерс, 1966

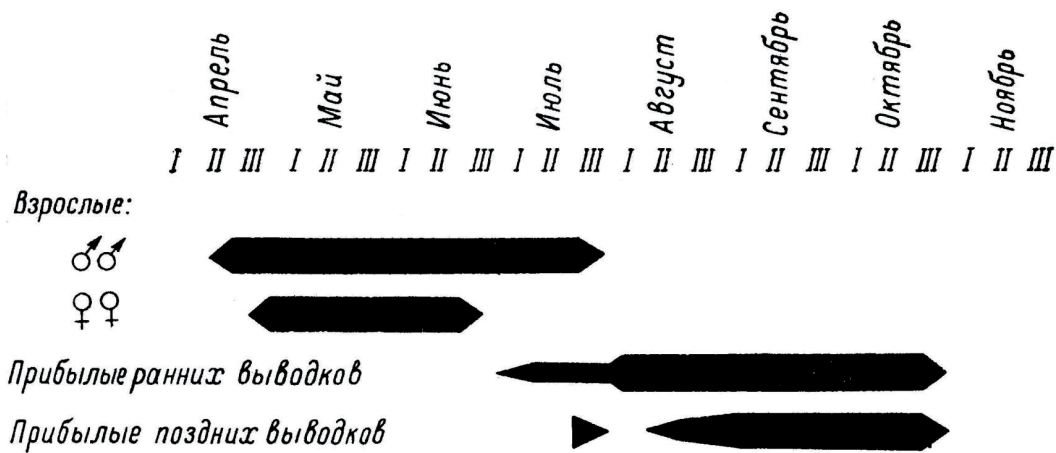


Рис. 4. Сроки линьки красных полевков разного возраста

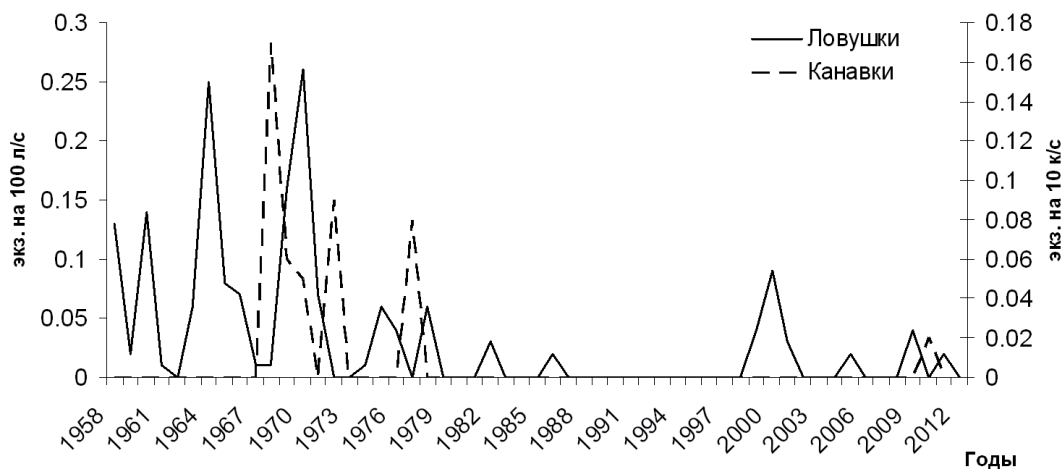


Рис. 5. Многолетние изменения численности красной полевки в Карелии по данным учетов в 1958–2013 гг.

их потребления зависит от обилия в природе и сезона года, причем сезонные различия гораздо существеннее географических.

Сопоставление полученных нами данных с литературными (рис. 3, табл. 5) показывает, что по характеру питания красная полевка в Карелии существенно не отличается от популяций из других мест ареала. Вместе с тем в ее питании в Карелии есть и некоторые особенности. Главная из них – почти одинаково частое потребление зелени и семян при относительно более редком поедании грибов и ягод. Последнее можно объяснить относительно невысоким урожаем этих кормов в период исследований.

Питание красной полевки закономерно меняется по сезонам (см. рис. 3). В апреле, мае и июне оно однообразно: пища состоит из свежей зелени, мхов и лишайников. В конце весны и начале лета чаще, чем в другие сезоны, поедается животный корм. В июле–августе пищевой рацион становится разнообразнее. Зеленая масса потребляется реже, и на смену ей приходят созревающие ягоды (земляника, черника, брусника и др.), семена трав и хвой-

ных деревьев, а также грибы. Осень – период смешанного питания, а зимой помимо подснежной зелени и семян хвойных все большую роль в пищевом рационе полевков играют грубые корма – мхи, лишайники и кора.

**Линька.** Весенняя линька у зимовавших самцов красной полевки очень растянута. Она начинается с середины апреля и длится до конца июля (рис. 4). Самки вылинивают раньше. Подрост летнего волоса заканчивается у них в последней декаде июня. В июле мездра уже чистая. У сеголеток ранних выводков возрастная линька (смена ювенильного меха на взрослый) без перерыва переходит в осеннюю. В первой декаде июля пигментированную мездру имели 50 % прибылых зверьков, во второй – 73, в третьей – 75 %. В августе, сентябре и первых двух декадах октября линяли все отловленные полевки. В конце октября линька у них заканчивается, и в ноябре все прибылые майско-июньского рождения носят уже зимний мех. У молодых второй генерации линька протекает приблизительно в том же темпе, но несколько смещена на более поздние сро-

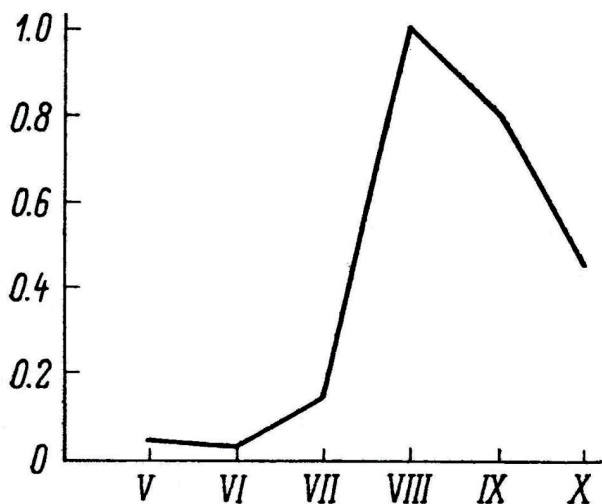


Рис. 6. Сезонные изменения численности красной полевки (сводные данные учетов в Питкярантском районе Карелии, Приладожский териологический стационар, 1965–2012 гг.).

По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – число зверьков на 100 ловушко-суток

ки и проходит с небольшим перерывом между возрастной и осенней сменами наряда.

**Изменения численности.** Численность красной полевки в изучаемом регионе отличается непостоянством и в целом, особенно в последние десятилетия, держится на самом низком уровне (см. рис. 5). В течение первых 20 с небольшим лет наблюдений (1958–1980) показатель отлова изменялся примерно в 25 раз: от 0–0,01 до 0,26 экз. на 100 ловушко-суток. За эти годы наблюдалось четыре отчетливых подъема численности – в 1958, 1960, 1964 и 1969–1970 гг. и четыре периода глубокой депрессии – в 1959, 1961–1962, 1966–1968 и 1974–1975 гг. В дальнейшем (с 1975–1976 гг.) былой более или менее нормальный ритм полностью сбился на беспорядочные затухающие колебания типа фибрилляций, и отлов практически полностью прекратился. При этом обращает на себя внимание отсутствие синхронности в многолетних колебаниях численности красной и рыжей полевки. На это указывали и другие исследователи, в частности А. Н. Формозов [1948], П. Б. Юргенсон [1957], В. Н. Большаков [1962] и Н. В. Башенина [1968], по наблюдениям в центральных областях России и на Урале. В годы наименьшей численности красной полевки вместо нее ловилась более многочисленная рыжая полевка, и наоборот.

По поводу факторов, определяющих уровень и характер колебаний численности красной полевки, у авторов тоже нет единого мнения. Некоторые из них связывают изменения численности этого вида с условиями погоды

и урожаем кормов, особенно семян хвойных [Теплов, 1960; Башенина, 1968; Попов, 1971]. В то же время А. Н. Формозов [1948], П. Б. Юргенсон [1957] и финский исследователь О. Калела с соавторами [Kalela et al., 1971] на первый план выдвигают межвидовую конкуренцию – угнетение со стороны доминирующего вида – рыжей полевки. Красная полевка, как угнетенный вид, получает возможность для роста численности лишь при временной депрессии господствующего вида. В теплые и влажные годы доминирует рыжая полевка, а после суровых морозных зим она уступает место более устойчивому к холоду сибирскому виду – красной полевке [Формозов, 1948].

К близкому выводу приходит и Т. В. Кошкина [1966, 1971]. Межвидовую конкуренцию у грызунов она считает главной причиной как относительно невысоких изменений плотности популяции доминирующего вида по годам, так и резких многолетних колебаний численности соподчиненных видов полевки. «При высокой и относительно устойчивой численности доминирующего вида второстепенные близкие виды, по-видимому, всегда находятся в угнетении. В периоды понижения численности зверьков пресс доминирующего вида ослабевает, в годы пика он возрастает. Воздействие этого прессы сильно ограничивает плотность населения второстепенных видов полевки, усугубляет депрессию их численности после пика, увеличивает амплитуду колебаний численности» [Кошкина, 1971. С. 59].

Правда, в Салаирской тайге, где проводила исследования Т. В. Кошкина, доминирует красная полевка, а рыжая является второстепенным видом. Но это не меняет сути дела. Более того, это подчеркивает лабильность специфических адаптаций вида для поддержания его численности на оптимальном уровне. В тех местах, где вид доминирует, он вырабатывает и проявляет внутривидовые регуляторные механизмы, тормозящие репродукцию популяции при перенаселении территории и истощении кормовых ресурсов. Напротив, там, где вид малочислен и испытывает давление со стороны доминанта, вырабатывается другой тип адаптации: высокая интенсивность размножения, быстрый рост и созревание молодняка компенсируют большие размеры убыли в результате смертности и миграции, смягчают пресс многочисленного конкурента.

На первый взгляд, две изложенные выше точки зрения выглядят несовместимыми. Однако на самом деле они не противоречат друг другу. В европейской части России, где красная полевка недавний пришелец, немногочис-



ленна и испытывает давление со стороны доминанта (рыжей полевки), важнейшим фактором, определяющим уровень ее численности, становятся межвидовые отношения, а в Сибири, где красная полевка доминирует, главную роль играют экзогенные – кормовые и метеорологические – условия. Соответственно, и популяционные механизмы адаптации вида имеют в разных частях ареала разный характер и играют разную роль. В присутствии сильного конкурента нет необходимости вырабатывать внутривидовые механизмы регуляции численности, так как сам конкурент служит тормозом для роста численности второстепенного вида, но зато важно поддерживать высокий темп размножения популяции, поскольку иначе появляется опасность снижения ее численности до критической величины из-за неблагоприятных условий среды. Иное положение складывается в случае, если красная полевка сама является доминантом. Тогда численность ее определяется емкостью угодий – запасами корма, метеорологическими факторами и т. д. В этой ситуации особенно опасно чрезмерное увеличение численности, поэтому в популяции вырабатываются авторегуляторные механизмы, призванные сдерживать рост собственно населения.

Сезонная динамика численности красной полевки в Карелии показана на рис. 6. Максимального обилия в уловах этот вид достигает в августе. В дальнейшем показатель численности постепенно снижается, зимой несколько стабилизируется, а весной снова падает, достигая годового минимума. Что же касается характерных падений уловов в конце осени и весны, то они отражают увеличение смертности животных в переходные периоды.

## Литература

*Башенина Н. В.* Материалы по экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1968. Т. 52. С. 3–44.

*Большаков В. Н.* Географическая изменчивость экологических признаков полевок рода *Clethrionomys* // Вопр. экологии. 1962. Вып. 6. С. 28–29.

*Воронцов Н. Н.* Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys tiliarius*) европейского северо-востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1961. Т. 29. С. 101–136.

*Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А. и др.* Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.

*Ивантер Э. В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

*Ивантер Э. В.* К разработке концепции периферических популяций как эволюционных и экологических форпостов вида // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера: мат. конф. Петрозаводск, 2006. Ч. 1. С. 138–142.

*Ивантер Э. В.* Периферические популяции политипического вида как форпосты эволюционного процесса // Чарльз Дарвин и современная наука. СПб., 2010. С. 276–283.

*Ивантер Э. В.* Популяционная организация политипического вида и ее роль в процессе эволюции // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2012. С. 28–32.

*Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.

*Козлов В. И., Тухсанова Н. Г.* Питание мышевидных грызунов // Ученые записки Горьковского ун-та. 1966. С. 144–151.

*Кошкина Т. В.* Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1957. Вып. 5. С. 3–65.

*Кошкина Т. В.* Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1966. Вып. 5. С. 5–27.

*Кошкина Т. В.* Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. МОИП, биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 3–14.

*Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В.* Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.

*Марвин М. Я.* Мышевидные грызуны северных районов Среднего Урала // Ученые записки Урал. ун-та. Свердловск, 1966. Т. 47, вып. 3. С. 11–21.

*Окулова Н. М., Аристова В. А.* Состояние популяции красной полевки в участке снижения численности // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Информ. материалы. Свердловск, 1970. Вып. 2. С. 38–46.

*Попов В. А.* Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 468 с.

*Попов М. В.* Сибирская красная полевка // Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.

*Ревин Ю. В.* Эколого-фаунистический очерк насекомых и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 19–37.

*Реймерс Н. Ф.* Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М., 1966. 420 с.

*Сивонен Л.* Млекопитающие Северной Европы. М., 1979. 232 с.

*Теплов В. П.* Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных пещорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. зап.-ведн. 1960. Т. 8. С. 5–221.

*Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А.* Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М., 1970. С. 49–87.

*Формозов А. Н.* Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в пе-

риод 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1948. С. 3–110.

Штильмарк Ф. Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Сааяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., 1965. С. 5–52.

Юргенсон Н. Б. Межвидовые отношения у лесных полевок рода *Clethrionomys* по данным изменения численности популяции // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1957. С. 17–31.

Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. Übersicht über das Vorkommen von Kleinsaugern auf verschiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnland // *Suomal. Tiedekat. Toim.*, Ser. A45 185, 1971. S. 38–51.

Поступила в редакцию 13.08.2014

## References

Bashenina N. V. Materialy po ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeiskoi taigi [Data on ecology of small mammals in European taiga zone]. *Uch. zap. Permsk. gos. ped. in-ta [Proceedings of Perm State University]*. 1968. T. 52. S. 3–44.

Bol'shakov V. N. Geograficheskaya izmenchivost' ekologicheskikh priznakov polevok roda *Clethrionomys* [Geographic variation in ecological features of voles of genus *Clethrionomys*]. *Vopr. Ekologii*. 1962. Vyp. 6. S. 28–29.

Formozov A. N. Melkie gryzuny i nasekomoyadnye Shar'inskogo raiona Kostromskoi oblasti v period 1930–1940 gg [Small rodents and insectivores in Sharinskiy district of Kostroma province in 1930–1940]. *Fauna i ekologiya gryzunov*. Moscow: MOIP, 1948. S. 3–110.

Glotov I. N., Erdakov L. N., Kuzyakin V. A. i dr. Soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh Baraby [Communities of small mammals of Baraba]. Novosibirsk: Nauka, 1978. 231 s.

Ivanter E. V. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR [Population ecology of small mammals of North-West taiga of USSR]. Leningrad: Nauka, 1975. 246 s.

Ivanter E. V. K razrabotke kontseptsii perifericheskikh populyatsii kak evolyutsionnykh i ekologicheskikh forpostov vida [On development of the concept of peripheral populations as species evolutionary and ecological outposts]. *Strukturno-funktsional'nye osobennosti biosistem Severa [Structural-functional features of North biosystems]*. Mat. konf. Petrozavodsk, 2006. Ch. 1. S. 138–142.

Ivanter E. V. Perifericheskie populyatsii politipicheskogo vida kak forposty evolyutsionnogo protsesssa [Peripheral populations of polytypic species as an evolutionary process outpost]. *Charl'z Darvin i sovremennaya nauka [Charles Darwin and modern science]*. St. Petersburg, 2010. S. 276–283.

Ivanter E. V. Populyatsionnaya organizatsiya politipicheskogo vida i ee rol' v protsesse evolyutsii [Population-based organization of polytypic species and its role in evolutionary process]. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh [Ecology, evolution and systematization of animals]*. Ryazan', 2012. S. 28–32.

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh [Adaptation features of small mammals]. Leningrad: Nauka, 1985. 318 s.

Kozlov V. I., Tukhsanova N. G. Pitanie myshevidnykh gryzunov [Nutrition of mouse-like rodents]. *Uchenye za-*

*piski Gor'kovskogo un-ta [Proceedings of Gorkov State University]*. 1966. S. 144–151.

Koshkina T. V. Sravnitel'naya ekologiya ryzhikh polevok v severnoi taiga [Comparative ecology of red-backed voles in northern taiga]. *Fauna i ekologiya gryzunov [Rodent fauna and ecology]*. Moscow: MOIP, 1957. Vyp. 5. S. 3–65.

Koshkina T. V. Vzaimootnosheniya blizkikh vidov melkikh gryzunov i regulyatsiya ikh chislennosti [Relationships of related species of small rodents and regulation of their population]. *Fauna i ekologiya gryzunov [Rodent fauna and ecology]*. Moscow: MOIP, 1966. Vyp. 5. S. 5–27.

Koshkina T. V. Mezvidovaya konkurentsiya u gryzunov [Interspecies competition among rodents]. *Byull. MOIP, biol.* 1971. T. 76, vyp. 1. S. 3–14.

Kurkhinen Yu. P., Danilov P. I., Ivanter E. V. Mlekopitayushchie Vostochnoi Fennoskandii v usloviyakh antropogennoi transformatsii taezhnykh ekosistem [Mammals of Eastern Fennoscandia under anthropogenic transformation of taiga ecosystems]. Moscow: Nauka, 2006. 208 s.

Marvin M. Ya. Myshevidnye gryzuny severnykh raionov Srednego Urala [Mouse-like rodents of northern regions of Middle Urals]. *Uchenye zapiski Ural. un-ta [Proceedings of Ural State University]*. Sverdlovsk, 1966. T. 47, vyp. 3. S. 11–21.

Okulova N. M., Aristova V. A. Sostoyanie populyatsii krasnoi polevki v uchastke snizheniya chislennosti [State of red-backed vole population in area of decreasing abundance]. *Optimal'naya plotnost' i optimal'naya struktura populyatsii zhivotnykh [Optimum density and structure of animal population]*. Inform. Materialy. Sverdlovsk, 1970. Vyp. 2. S. 38–46.

Popov V. A. Mlekopitayushchie Volzhsko-Kamskogo kraya [Mammals of Volga-Kama region]. Kazan', 1960. 468 s.

Popov M. V. Sibirskaya krasnaya polevka [Siberian red-backed vole]. *Mlekopitayushchie Yakutii [Mammals of Yakutia]*. Moscow: Nauka, 1971. 660 s.

Revin Yu. V. Ekologo-faunisticheskii ocherk nasekomoyadnykh i melkikh gryzunov Olekmo-Charskogo nagor'ya [Ecology-faunal essay of insectivores and small rodents in Olekmo-Charskoe highlands]. *Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkikh mlekopitayushchikh Yakutii [Biology and population dynamics of small mammals of Yakutia]*. Yakutsk, 1968. S. 19–37.

Reimers N. F. Ptitsy i mlekopitayushchie yuzhnoi taigi Srednei Sibiri [Birds and mammals of southern taiga of Middle Siberia]. Moscow, 1966. 420 s.

Siivonen L. Mlekopitayushchie Severnoi Evropy [Mammals of Northern Europe]. Moscow, 1979. 232 s.

Shtil'mark F. R. Osnovnye cherty ekologii myshevidnykh gryzunov v kedrovyykh lesakh Zapadnogo Sayana [Basic features of ecology of mouse-like rodents in cedar forests of western Sayan]. *Fauna kedrovyykh lesov Sibiri i ee ispol'zovanie* [Fauna of cedar forests of Siberia and their use]. Moscow, 1965. S. 5–52.

Teplov V. P. Dinamika chislennosti i godovye izmeneniya v ekologii promyslovyykh zhyvotnykh pechorskoi taigi [Population dynamics and annual changes in ecology of commercial animals of Pechora taiga]. *Tr. Pechorolychskogo gos. zapovedn.* [Proceedings of Pechora-Ilychskii state reserve]. 1960. T. 8. S. 5–221.

Tupikova N. V., Sidorova G. A., Konvalova E. A. Opredelitel' vozrasta lesnykh polevok [Key to age of forest voles]. *Fauna i ekologiya gryzunov.* Moscow, 1970. S. 49–87.

Vorontsov N. N. Ekologicheskie i nekotorye morfoloicheskie osobennosti ryzhikh polevok (Clethrionomys Tilesius) evropeiskogo severo-vostoka [Ecological

and some morphological features of red-backed voles (Clethrionomys Tilesius) in European North-East]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Proceedings of Zoological Institute of USSR Academy of Sciences]. 1961. T. 29. S. 101–136.

Yurgenson N. B. Mezhhvidovye otnosheniya u lesnykh polevok roda Slethrionomus po dannym izmeneniya chislennosti populyatsii [Interspecies relations of forest voles of Clethrionomus genus according to population dynamics]. *Trudy Voronezhskogo gos. Zapovednika* [Proceedings of Voronezh State Nature reserve]. Voronezh, 1957. S. 17–31.

Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems. *Oikos.* 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. Ubersicht uber das Vorkommen von Kleinsaugern auf verschiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnkand. *Suomal. Tiedekat. Toim.*, Ser. A45 185, 1971. S. 38–51.

Received August 13, 2014

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Ивантер Эрнест Викторович

декан эколого-биологического факультета, зав. кафедрой зоологии и экологии, член-корр. РАН, д. б. н.  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: ivanter@petsu.ru

### Моисеева Елена Анатольевна

доцент кафедры зоологии и экологии  
эколого-биологического факультета, к. б. н.  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910,  
эл. почта: ekozoo@petsu.ru

## CONTRIBUTORS:

### Ivanter, Ernest

Petrozavodsk State University,  
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: ivanter@petsu.ru

### Moiseeva, Elena

Petrozavodsk State University,  
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: ekozoo@petsu.ru