

УДК 599.323.4:591(470.2)

## К ИЗУЧЕНИЮ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUFOCANUS* SUND.) НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Э. В. Ивантер, О. Ю. Жулинская

Петрозаводский государственный университет, Россия

Анализируются многолетние (1958–2014 гг.) материалы по распространению, численности, размножению, пространственной и экологической структуре популяции красно-серой полевки (*Myodes rufocanus* Sund., 1846) в Восточной Фенноскандии, представляющей для вида юго-западную периферию ареала. Установлено, что в этих условиях вид распространен только в северной части региона и характеризуется мозаичным размещением, а также неустойчивой и в целом невысокой численностью. Средний многолетний показатель численности вида для всей территории Карелии составил 0,005 экз. на 100 ловушко-суток (0,04 % от общего улова мелких млекопитающих) и 0,005 экз. на 10 канавко-суток (0,04 %), а для северной половины этой территории – 0,08 экз. на 100 ловушко-суток (1,9 %). За сезон репродукции перезимовавшие самки приносят два-три, а прибылые ранние выводков до двух пометов за сезон. В популяции присутствуют несколько сезонных генераций молодых зверьков, различающихся скоростью роста и развития и степенью участия в размножении. Сеголетки ранних выводков отличаются быстрым ростом и развитием и практически поголовно размножаются в год рождения. Молодые же, появившиеся на свет во второй половине июля и позднее, созревают в основном лишь после зимовки. Размер выводка – от 2–3 до 11–13, в среднем 6,5 эмбриона на самку, что заметно ниже, чем в оптимуме ареала. Интенсивность и сроки размножения меняются по годам в зависимости от экологических условий и численности популяций. Проведен сравнительный анализ и обзор экологии и динамики популяций этого вида в других частях ареала.

Ключевые слова: грызуны; популяция; динамика численности; размножение; линька, экология.

### E. V. Ivanter, O. Yu. Zhulinskaya. ON THE STUDY OF THE GREY RED-BACKED VOLE (*MYODES RUFOCANUS* SUND.) IN THE SOUTH-WESTERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE

We review long-term (1958–2014) materials on the extent of distribution, abundance, reproduction, spatial and ecological structure of the grey red-backed vole (*Myodes rufocanus* Sund., 1846) population in Eastern Fennoscandia, which is the south-western periphery of the species range. It was found that the species was present in the northern part of the region only, its distribution there was mosaic, and its numbers were unstable and generally low. The long-term species abundance average for the whole of Karelia was 0.005 specimens per 100 trap-days (0.04 % of the total catch of small mammals) and 0.005 specimens per 10 pitfall-days (0.04 %), whereas for the Northern half of this territory the value was 0.08 specimens per 100 trap-days (1.9 %). Overwintered females produce two or three litters in a breeding season, and newly recruited females from early broods bear up to two litters in the season. The population comprises sev-

eral seasonal generations of the young, differing in the rates of growth and development, and the scope of participation in breeding. Young-of-the-year from early litters demonstrate rapid growth and development, and almost all of them breed in the year of birth. The young born in the second half of July or later mainly mature only after a winter. Litter size is from 2–3 to 11–13, with an average of 6.5 fetuses per female, which is notably lower than the values in the optimum area. The intensity and timing of breeding vary among years depending on the environmental conditions and population abundances.

**Key words:** rodents; population; abundance variation; reproduction; molting; ecology.

## Введение

Представленная статья посвящена обобщенному анализу собственных (1958–2014) и литературных данных о распространении, численности и биологии красно-серой полевки (*Myodes rufocanus* Sund., 1846) в условиях юго-западной периферии ареала (в основном Восточная Фенноскандия) в сопоставлении с популяциями оптимальной сибирской его части. Красно-серая полевка – фоновый вид темнохвойной тайги, распространенный в Северной Евразии от Кольского п-ова до Северо-Восточной Сибири. Высокой численности достигает в горно-таежной зоне Сибири и на Урале, где вместе с красной полевкой является массовым видом лесных грызунов. Охотно заселяет заросшие и зарастающие каменные россыпи, а также гари и вырубki темнохвойных лесов на разной стадии зарастания. Достигает высокой плотности как в первичных таежных лесах, так и во вторичных лиственных и смешанных древостоях с участием березы, обычен также по окраинам травяных и моховых болот, в долинах рек, где злаковые и злаково-разнотравные луга перемежаются с зарослями кустарников. Не избегает, особенно осенью и зимой, и сельскохозяйственных угодий.

По данным В. В. Виноградова [2011] и О. А. Жигальского [2013], в гетерогенных биотопах высотных поясов гор Западного Саяна красно-серая полевка является самым распространенным видом мелких млекопитающих, заселяющим все лесные биотопы, а также субальпийские мелколесья, высокогорные тундры, каменные россыпи и лесостепные участки со среднемноголетней численностью, достигающей к августу 5,2–7,4 экз. на 100 ловушко-суток. Большинство других авторов [Флеров, 1933; Банников, 1954; Юргенсон, 1957] особо отмечают для восточной (сибирской) части ареала этой полевки приуроченность ее к биотопам с наличием каменных россыпей и каменистого субстрата. Другие [Кошкина, 1957; Кривошеев, 1964; Ревин, 1968; Попов, 1971] указывают на широкую эвритопность этого вида и заселение им самого широкого диапа-

зона станций – от лесных и безлесных участков до нагорных каменистых россыпей с лишайниками на высотах до 1300 м над уровнем моря. В Сибири зона высокой плотности красно-серой полевки отмечена в коренных лиственных, кедрово-широколиственных и производных широколиственных, а в южных районах этого края – в смешанных широколиственных лесах. На пространствах Приморья отмечена в дубовых с участием липы и других широколиственных пород лесах, их редианах и кустарниковых зарослях, местами в сочетании с остепненными травяными сообществами, осоково-вейниковыми и разнотравно-вейниковыми, постоянно и периодически переувлажненных лугах, а также на сельскохозяйственных землях в неморальной зоне [Костенко, 2000].

## Результаты и обсуждение

В европейской части ареала, особенно на его периферии, красно-серая полевка становится достаточно узким стенотопом, проявляющим тяготение к сомкнутым ельникам, и в первую очередь к приречным типам, наиболее богатым разнообразными кормами и удобным для устройства убежищ (табл. 1). Интересно, что предпочитаемые видом на большей части ареала луговые и кустарниковые станции заселяет только там, где нет серых полевков, однако на заболоченных участках иногда обитает рядом с полевкой-экономкой.

В годы, предшествовавшие нашим исследованиям, в пределах южной и средней Карелии красно-серая полевка была обнаружена всего в нескольких пунктах. Ю. А. Исаков [1939] добыл 2 экз. близ дер. Данилово Медвежьегорского района, М. Я. Марвин [1959] – 1 экз. в окрестностях г. Лахденпохья (1946 г.), 3 экз. – у дер. Григорьев Наволок Сегежского района (1948 г.) и 1 экз. в окрестностях дер. Поросозеро Суоярвского района (1949 г.). О нахождении красно-серой полевки в Лахденпохском районе, входившем до 1940 года в состав Финляндии, имеется указание у А. Мела и В. Кивирикко [Mela, Kivirikko, 1909]. В последние годы

Таблица 1. Биотопическое размещение красно-серой полевки (по учетам в Костомукшском заповеднике)  
Table 1. Biotopic location of the red-gray voles (according to the records in the Kostomuksha Reserve)

| Биотоп<br>Biotope                                   | Оработано<br>Used       | Добыто зверьков<br>Extracted animals |                                       |   | Коэффициент<br>верности<br>биотопу<br>Coefficient of fidelity<br>to the biotope |
|---|-------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---|---|
|   | лов.-суток<br>trap-days | абс.<br>absolute                     | на 100 лов.-сут.<br>per 100 trap-days | от всех<br>Micromammalia<br>from all<br>Micromammalia |   |
| Сосняк багульниковый<br>Vog dwarf-shrub pine forest | 1660                    | 4                                    | 0,24                                  | 1,9   | +0,22   |
| Сосняк черничный<br>Bilberry pine forest            | 2500                    | –                                    | –                                     | –   | –   |
| Сосняк брусничный<br>Cowberry pine forest           | 3800                    | 10                                   | 0,18                                  | 3,8   | +1,25   |
| Ельник черничный<br>Bilberry spruce forest          | 3300                    | 1                                    | 0,03                                  | 0,3   | –0,36   |
| Ельник приручейный<br>Wet valley spruce forest      | 5100                    | 5                                    | 0,10                                  | 2,6   | +1,85   |
| Смешанный лес<br>Mixed forest                       | 3200                    | 3                                    | 0,09                                  | 0,7   | +0,45   |
| Луг разнотравный<br>Forbs meadow                    | 1900                    | 2                                    | 0,11                                  | 0,8   | –0,2  |
| Болото<br>Mire                                      | 3800                    | –                                    | –                                     | –   | –   |

в Карелии добыто еще 9 экз., три из них – в Лоухском районе (пос. Софьянга, 1950 г.; с. Кестеньга, 1959 г.; биостанция Картеш, 1966 г.), 2 – в Муезерском (дер. Тикша, 1949 и 1950 гг.), 2 – в Сегежском (западнее г. Сегежи, 1958 г.), 1 – в Кондопожском (заповедник «Кивач», 1959 г.) и 1 экз. в Пудожском (дер. Нигижма, 1960 г.). Именно здесь, между средней и южной Карелией, скорее всего, и проходит южная граница распространения красно-серой полевки. В этом регионе севернее она хоть и немногочисленна, но встречается достаточно регулярно. Что же касается находящихся в нашем распоряжении материалов по биологии и численности данного вида, то в основном они собирались под руководством и с участием Э. В. Ивантера на территории Костомукшского заповедника, где в 1987–2010 гг. работали, готовя свои диссертации, его аспиранты С. А. Поздняков и Н. С. Сикеля (см. табл. 1).

Средний многолетний показатель численности красно-серой полевки для всей территории Карелии составил 0,005 экз. на 100 ловушко-суток (0,04 % от общего улова всех мелких млекопитающих) и 0,005 на 10 канавко-суток (0,04 %), для северной половины этой территории – 0,08 на 100 ловушко-суток (1,9 %), а для Костомукшского заповедника – 0,10 на 100 ловушко-суток (1,26 %). Приблизительно такая же численность вида отмечена в Вологодской обл.: 0,005 экз. на 100 ловушко-суток (0,05 % в общих уловах) [Башенина, 1968]. Много выше она лишь на Кольском полуострове. Так, в сен-

тябре 1959 г. в окрестностях ст. Имандра сотрудники лаборатории зоологии Карельского филиала АН СССР, работая в составе полевого экспедиционного отряда, за неделю учетов отловили 127 экз. этого вида, что составило около 40 % всех добытых там зверьков. В августе–сентябре 1960 г. там же было поймано 30 красно-серых полевок, или 22 % от общего числа мелких млекопитающих. В Лапландском заповеднике численность красно-серых полевок колебалась по годам от 0 до 58 экз. на 100 ловушко-суток и составила в среднем 18,7 экз. (индекс доминирования 61,2 %) [Кошкина, 1958; Семенов-Тян-Шанский, 1970].

Детальное исследование территориальных отношений красно-серых полевок было проведено в 1967–1970 гг. в Финляндии [Viitala, 1977]. Автор применила традиционную методику мечения зверьков с повторными их отловами на площадке размером 2,4 га в летне-осенний период (с июня по сентябрь). Исследование показало, что взрослые самки этого вида демонстрируют высокую степень оседлости: их гнездовые участки смещались не более чем на 20–30 м за один сезон наблюдений. При этом они могли совершать кратковременные выходы за пределы участков обитания на расстояние более 100 м. Распределение участков обитания взрослых самок на площадке мечения показано на рис. 1.

Характер использования пространства у самцов в период размножения позволил разделить их на две категории – доминанты и субординанты. Расположение индивидуальных

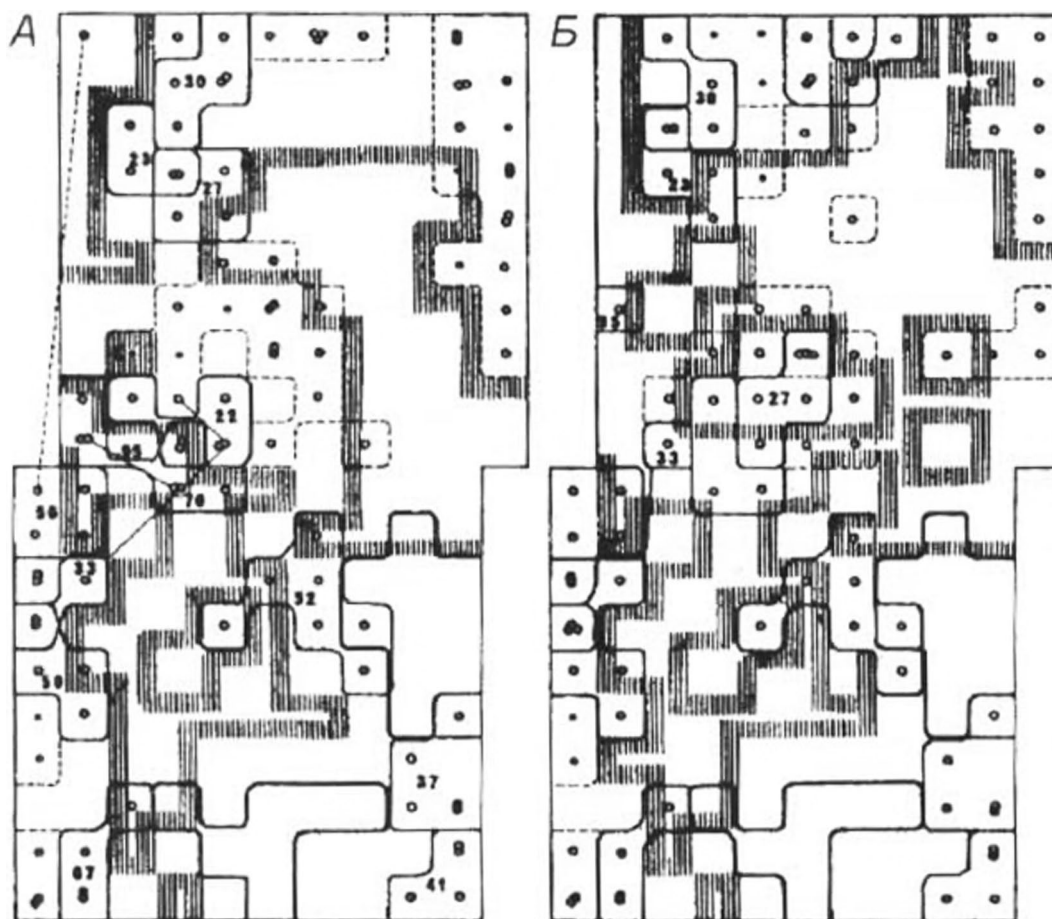


Рис. 1. Участки обитания взрослых самок красно-серой полевки на площадке мечения размером 2,4 га в июле (А) и в августе (Б) 1959 г. Цифрами указаны номера оседлых зверьков. Штриховкой выделены области, заселенные темной полевкой [по: Viitala, 1977]

Fig. 1. The habitats of adult females of the red-gray voles at the 2.4-hectare tagging site in July (A) and in August (Б) in 1959. The numbers indicate the numbers of sedentary animals. The dashed line indicates regions inhabited by dark voles [according to Viitala, 1977]

участков доминантов не менялось на протяжении всего сезона размножения, они занимали обширные участки обитания, между которыми располагались меньшие по размеру индивидуальные участки самцов-субординантов. Степень оседлости последних была низкой, и некоторые особи, относящиеся к этой категории, перемещались с одной части площадки на другую либо вообще исчезали с площадки. При низкой плотности населения все самцы становились оседлыми и занимали обширные участки обитания. Следовательно, существование двух категорий самцов в популяциях этого вида является производной от плотности населения. Оценка площади участка обитания (без учета половых различий) показала, что при низкой плотности населения каждая особь занимает втрое больший участок (в среднем  $900 \text{ м}^2$ ), чем при высокой плотности (в среднем  $300 \text{ м}^2$ ). Площадь участков обитания доминирующих самцов в среднем составляла  $1170 \text{ м}^2$  (рис. 2).

Молодые особи в течение сезона размножения держались группами на участках своих матерей, при этом отмечены переходы некоторых зверьков из одной группы в другую, так что не все члены подобных группировок состояли в кровном родстве. Высокая подвижность и активность самцов-доминантов оказывала угнетающее воздействие на поведение молодых самцов, вследствие чего у последних существенно задерживалось наступление половой зрелости [Kalela et al., 1971]. Молодые зверьки из последней генерации оставались неполовозрелыми до осени, когда происходило их окончательное расселение (в конце сентября), при этом они отселялись на несколько десятков метров от материнского участка.

Осенью, по завершении расселения молодняка, степень пространственного обособления участков обитания взрослых самок и молодых неполовозрелых зверьков была очень высокой, так что правомерно говорить о существовании



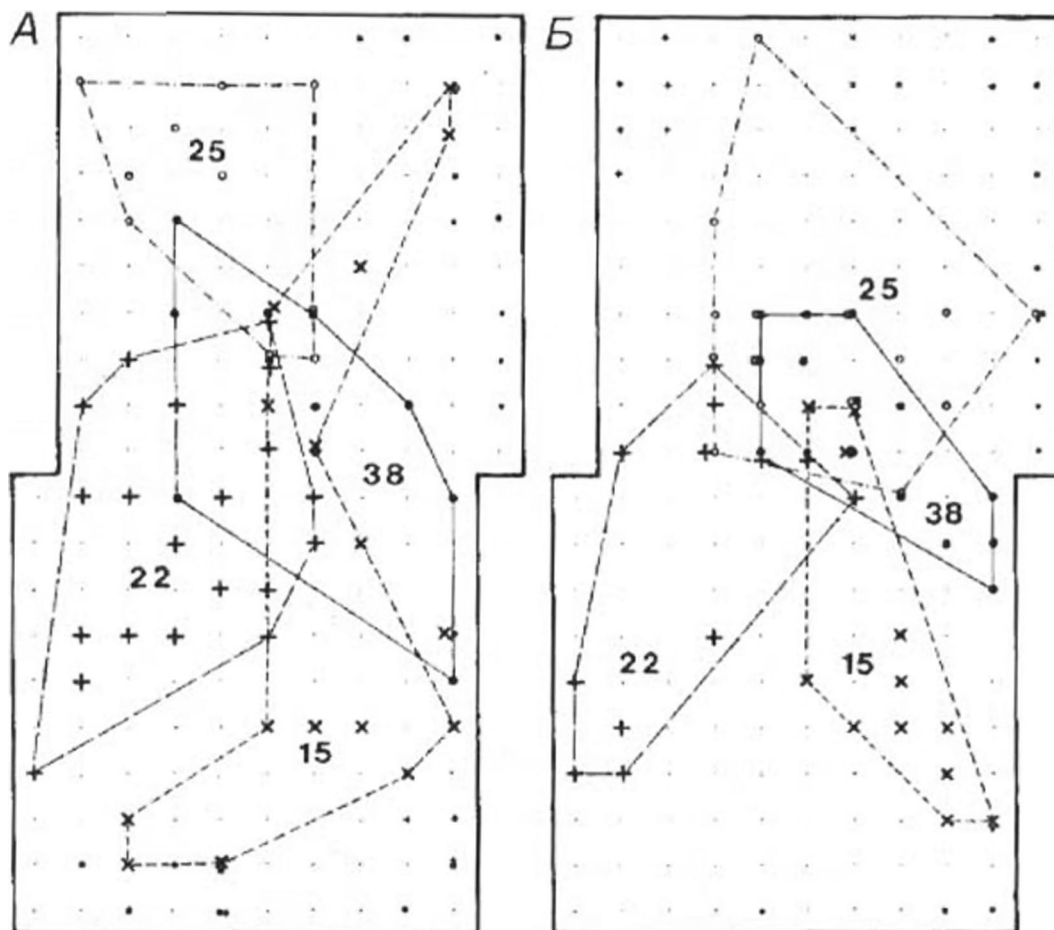


Рис. 2. Участок обитания четырех доминирующих самцов красно-серой полевки на площадке мечения размером 2,4 га в июле (А) и в августе (Б) 1969 г. Цифры обозначают номера зверьков [по: Viitala, 1977]

Fig. 2. The habitat of the four dominant males of the red-gray voles at the 2.4-hectare tagging site in July (A) and in August (B) in 1969. Figures denote the numbers of the animals [according to Viitala, 1977]

территориальных отношений между особями-соседями вне зависимости от их возраста. Наряду с территориальностью обнаружена определенная степень агрегированности, благодаря которой выделялись группировки особей, пространственно изолированные от других подобных образований. Одна из таких агрегаций, образовавшихся на площадке мечения осенью 1968 г., состояла из семи самок и шести самцов.

Зимовочные группировки красно-серой полевки служат основой образования размножающихся колоний (летних агрегаций), которые характерны для этого вида в сезон размножения [Kalela, 1957]. Первые отличаются от вторых по двум признакам: а) неполовозрелые молодые зверьки и прекратившие размножаться взрослые особи обладают одинаковым социальным статусом, б) половые различия в системе использования пространства отсутствуют – и самцы, и самки занимают в одинаковой

степени обособленные участки обитания приблизительно равной площади.

Когда зимовочная группировка превращается в размножающуюся колонию (летнюю агрегацию), основные изменения в системе использования пространства заметны только у самцов, чьи индивидуальные участки многократно увеличиваются в размерах [Kalela, 1957]. В этот период они становятся агрессивными по отношению к другим особям своего пола. Весной 1969 г. большинство самцов из первых выводков достигли половой зрелости. В июле 1969 г. на площадке обитали 23 самца (в том числе 4 перезимовавших), из них 8 были доминантами, а 15 – субординантами.

Участки четырех доминирующих самцов, составляющих основу размножающейся группировки (летней агрегации), перекрывались в центре площадки мечения (рис. 2), где располагался и центр этой летней агрегации. Расположение участков самцов-доминантов оста-

валось неизменным до осени. Границы летней агрегации можно было определить по периферии участков самцов, где они не перекрываются.

Для оценки взаимоотношений оседлых зверьков J. Viitala [1977] использовала специальные ловушки с двумя входами и центральной камерой, разделенной сетчатой перегородкой на две половины. Такие ловушки позволяли отлавливать одновременно двух зверьков и наблюдать за их взаимодействиями через перегородку. Отловы показали, что контакты самцов были исключительно агрессивными. Самки, напротив, относились к особям своего пола более терпимо. Агрессивные взаимодействия самцов вполне вписываются в иерархическую систему их взаимоотношений. Осталось, однако, неясным, препятствуют ли самцы-доминанты спариванию самцов-субординантов с самками. Отмечено, что в период размножения рецептивную самку могут преследовать одновременно два или три самца, однако не было возможности их идентифицировать.

Еще одно обстоятельное исследование проведено в 1983–1984 гг. на острове Хоккайдо в Японии, где пространственно-этологическую структуру поселений красно-серой полевки изучали на площадке мечения размером 1,2 га, расположенной в лесополосе [Kawata, 1985, 1988; Ishibashi et al., 1998a, b]. В этом исследовании также использован традиционный метод повторных отловов.

Исследование показало, что взрослые самки занимали обособленные участки обитания, тогда как участки самцов значительно перекрывались между собой и с участками самок (рис. 3). Вместе с тем на периферии площадки были обнаружены перекрывающиеся участки нескольких самок. Участки некоторых половозрелых самок, родившихся ранней весной, тоже перекрывались между собой и с участками обитания перезимовавших самок. Максимальное расстояние между точками поимок самцов в среднем было вдвое большим, чем у самок: 38,6 и 18,6 м соответственно [Kawata, 1985].

Молодые самцы демонстрировали тенденцию расселения из материнских семейных групп независимо от внешних условий, тогда как молодые самки предпочитали селиться вблизи материнского участка. Средняя дистанция расселения у молодых самцов составляла 64,9 м, а у молодых самок – лишь 35,3 м [Saitoh, 1995]. Аналогичная пространственная структура обнаруживается в поселениях красно-серой полевки в конце сезона размножения [Ishibasi et al., 1998a]. Охраняемые территории самок занимали площадь 200–600 м (рис. 4). Пло-

щадь участков обитания самцов, перекрывающих территории нескольких самок, варьировала в пределах 400–1400 м<sup>2</sup>. Молодые самки, не обладающие собственной охраняемой территорией, не достигали половой зрелости. Если участок обитания самки перекрывался участками других самок, она не принимала участие в размножении.

Пространственное распределение участков обитания взрослых разнополых особей позволяет предположить, что система спаривания у красно-серой полевки – промискуитет. Как показывают наблюдения, рецептивную самку могут преследовать и успешно с ней спариваться одновременно несколько самцов [Kalela, 1957; Viitala, 1977]. В связи с этим вполне закономерен факт обнаружения в выводках красно-серой полевки множественного отцовства. Осенью 1992 г. на площадке мечения размером около 3 га были зарегистрированы 18 оседлых самок и 12 оседлых самцов. Самки в общей сложности принесли 32 выводка, и в двух из них были обнаружены детеныши от двух самцов [Ishibasi et al., 1998b].

В течение зимы, когда размножение прекращается, в исследуемом районе формируются агрегации, в которых зверьки совместно используют общие убежища и норы [Kalela, 1957; Ylonen, Viitala, 1987]. В состав большей части зимовочных агрегаций входят зверьки, участки которых взаимно перекрывались в конце сезона размножения. Поскольку осенью у молодых зверьков отчетливо выражена филопатрия, зимовочные агрегации состоят преимущественно из самок с подростками детенышами либо из сиблингов. В составе некоторых агрегаций обнаруживаются взрослые самцы, а также неродственные особи. Молодые зверьки, выселяющиеся осенью из семейных групп и живущие обособленно, в период зимовки также образуют агрегации, состоящие из неродственных особей [Ishibasi et al., 1998b].

В качестве примера распределения особей в зимний период показано взаимное расположение их участков обитания на одной из площадок мечения (рис. 5), где отлов проводили осенью и зимой 1992–1993 гг.

С началом же весеннего сезона размножения зимовочные агрегации распадаются, но участки самок, находящихся в кровном родстве, благодаря отчетливо выраженной филопатрии образуют достаточно обособленные кластеры.

Третье из известных нам исследований пространственной структуры населения красно-серой полевки принадлежит нашему соотечественнику Ю. Ф. Марину [1976] и было выполнено

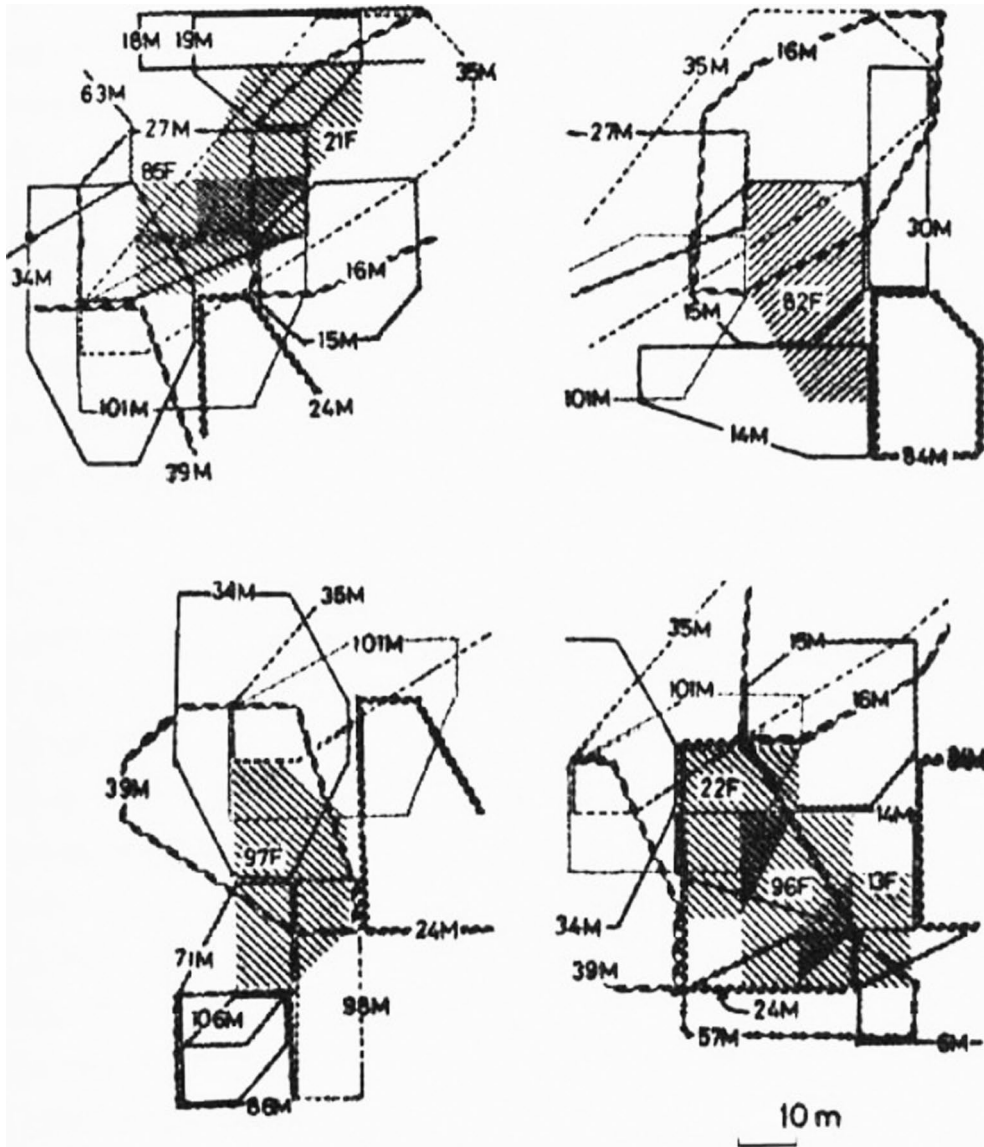


Рис. 3. Распределение участков обитания самок и двух-трех десятков самцов красно-серой полевки на площадке мечения размером 1,2 га в лесополосе о. Хоккайдо  
 Fig. 3. Distribution of habitats of females and 20–30 males of the red-gray voles at the 1.2-hectare tagging site in the tree belt area of Hokkaido

им с 15 июля по 11 августа 1974 г. на территории Алтайского заповедника. Не располагая ни таким длительным, как у предшественников, временем (его наблюдения заняли меньше месяца, тогда как финские и японские коллеги работали 4 и 2 года соответственно), ни какой-либо помощью со стороны, ни даже достаточным оборудованием, он тем не менее выполнил чрезвычайно интересное и в чем-то даже оригинальное исследование. Его отличительной чертой было то, что автору удалось провести наблюдения не только в отношении одной красно-серой полевки, но и параллельно изучая территориальное поведение ее главного конкурента – красной полевки.

Согласно полученным на площадке мечения и путем повторных отловов зверьков данным, красно-серая полевка все время наблюдений оставалась там абсолютным доминантом. Ее численность была равна 99 зверькам на 1 га, среди которых 29,3 % приходилось на размножающихся самок, 32,3 % – на размножающихся самцов, 21,2 % – на не размножающихся самок-сеголеток и 17,2 % – на не размножающихся самцов-сеголеток. Красная же полевка уступала ей по численности: 21 зверек на 1 га с соотношением возрастно-половых групп соответственно 33,3; 42,9; 4,8 и 19,0 %. За время мечения зафиксировано уменьшение веса многих зверьков и гибель 24 красно-серых и 5

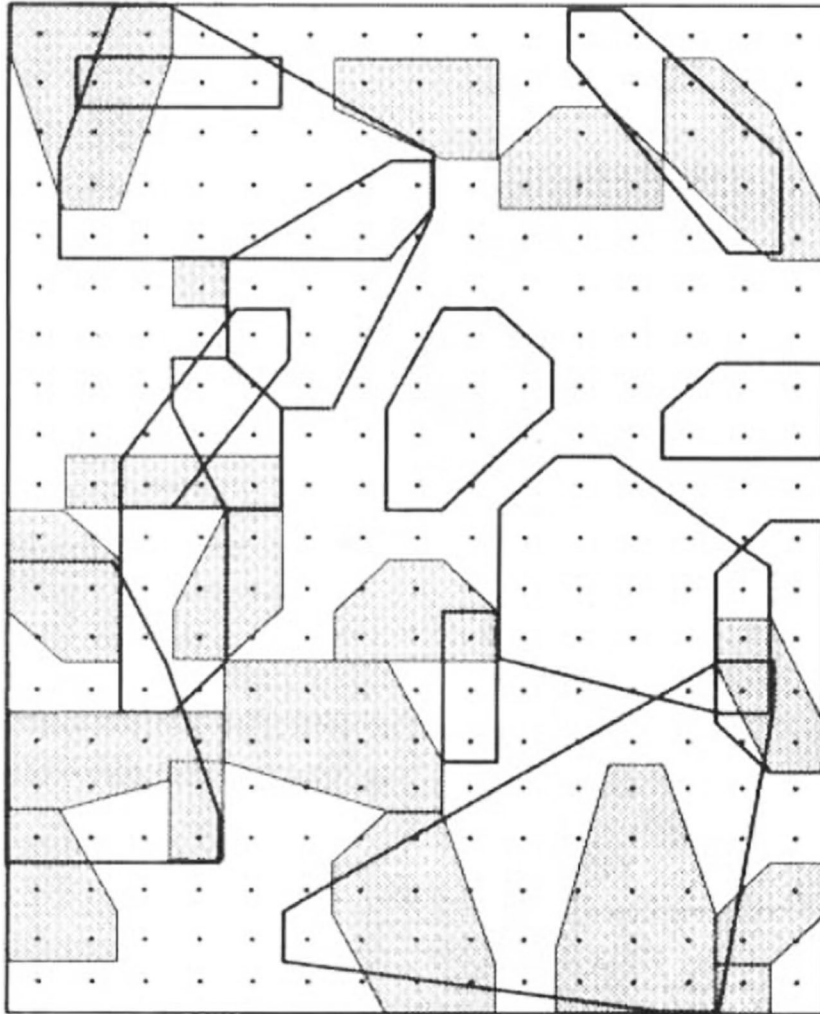


Рис. 4. Распределение участков обитания самцов и самок красно-серой полевки на площадке размером 3 га осенью (октябрь) 1992 г. Жирные линии – границы участков самцов, затененные области – участки самок. Точками отмечено размещение ловушек с интервалом 10 м [по: Ishibashi et al., 1998a]

Fig. 4. Distribution of habitats of males and females of the red-gray voles on a 3-hectare site in autumn (October) in 1992. Fat lines are the boundaries of the sites of males, shaded areas – areas of females. The dots indicate the placement of traps with an interval of 10 m [according to Ishibashi et al., 1998a]

красных полевков. Причем при общей плотности населения мелких млекопитающих 128 зверьков на 1 га ими использовалось более 90 % территории.

Самые многочисленные красно-серые полевки сравнительно равномерно использовали территорию участка мечения. Их плотность была выше на участке папоротниково-зеленомошного кедровника, особенно в местах с сильной захламенностью. Всего красно-серыми полевками использовалось 82 % территории. Красные же полевки чаще отлавливались на границе участков с сильно развитым подлеском, вблизи микропонижений, они ис-

пользовали 32 % территории участка мечения, в том числе совместно с красно-серой полевкой – 26 %.

Более оседло жили на площадке красные полевки, основное их количество (81 %) ловилось повторно в течение 5–20 дней и более. Красно-серые полевки, ловившиеся на площадке лишь 1–2 дня, причислялись к группе мигрантов (43,4 %). Более половины зверьков этого вида (56,6 %) отмечалось на площадке в течение более длительного периода, главным образом от 5 до 20 дней (40,4 %). При этом наиболее подвижной группой среди красно-серых полевков были неразмножающиеся самцы-се-



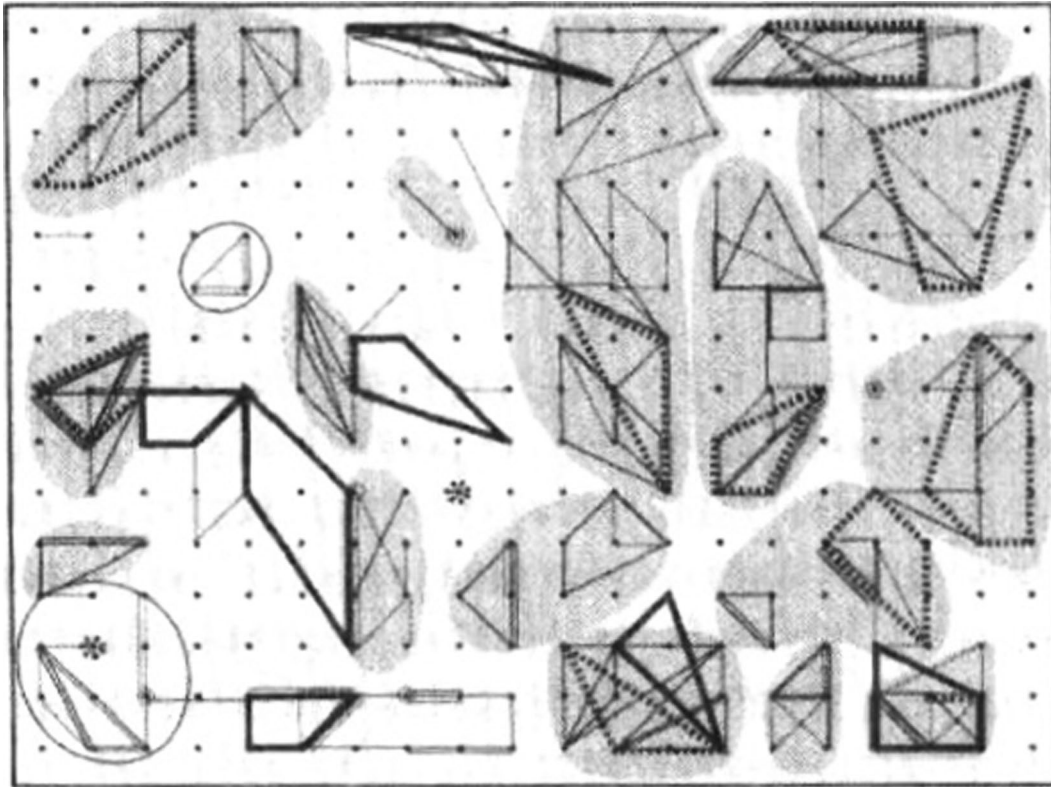


Рис. 5. Расположение участков обитания взрослых и молодых особей красно-серой полевки на площадке мечения размером 3 га зимой 1993 г. Сплошные жирные линии – участки взрослых самцов, жирные пунктирные линии – участки взрослых самок, тонкие сплошные и пунктирные линии – участки молодых самцов и самок. Затененными областями выделены группы родственных зверьков. Точками показано размещение ловушек с интервалом 10 м [по: Ishibashi et al., 1998б]

Fig. 5. Location of habitats of adults and young individuals of the red-gray voles at a 3-hectare tagging site in the winter of 1993. Solid fat lines are the areas of adult males, fatty dotted lines are areas of adult females, thin solid and dashed lines indicate young males and females. Shaded areas indicate groups of related animals. The dots show the placement of traps with an interval of 10 m [according to Ishibashi et al., 1998b]

голетки, около 50 % особей этой группы ловилось не более 2 дней. Среди взрослых размножающихся самцов мигрантов было около 17 %, причем не исключено, что в эту группу вошли и зверьки, оседло живущие рядом с площадкой мечения и лишь периодически посещавшие ее. Размножающиеся и неполовозрелые самки, причисленные нами к мигрантам, составляли в соответствующих группах 34,5 и 38,1 %.

Площадь индивидуальных участков красно-серых полевок изменялась в широких пределах: у размножающихся самок от 300 до 950 м<sup>2</sup>, у самцов от 600 до 1400 м<sup>2</sup>. У самок средние размеры участков обитания были значительно меньше, чем у самцов (530 и 910 м<sup>2</sup> соответственно). Неполовозрелые зверьки обладали участками площадью 400–800 м<sup>2</sup>.

Средний размер индивидуальных участков размножающихся самок (1040 м<sup>2</sup>) и самцов (1200 м<sup>2</sup>) красных полевок был больше, чем

у красно-серых. Для сравнения приведем литературные данные о площади индивидуальных участков красно-серых полевок по Среднему Сихотэ-Алиню [Смирнов, 1972]: половозрелые самки – 717 м<sup>2</sup>, половозрелые самцы – 1210, неполовозрелые – 488–670 м<sup>2</sup>; по Кемеровской области [Никитина, 1972]: 300–1100, 1000–2000 и 1300 м<sup>2</sup> в соответствующих группах.

При этом индивидуальные участки красно-серых полевок при отмечаемой плотности (90 зверьков на 1 га) сильно перекрываются. Тем не менее у самок они перекрываются между собой сравнительно мало: на один участок размножающейся самки заходило не более одного участка другой размножающейся самки (в среднем 0,63). Количество индивидуальных участков размножающихся самцов, заходящих на участок одной размножающейся самки, изменялось от 2 до 5 (в среднем 3,25) и не зави-

село от ранга самок (по весу), площади участков и длительности пребывания на площадке. Число же неразмножающихся красно-серых полевков, участки которых выходили на участок одной неразмножающейся самки, в среднем равно 1,26 – скорее всего, это зверьки, после выхода из гнезд продолжающие использовать часть родительского участка.

Взрослые размножающиеся самцы красно-серой полевки имеют большие и в значительной мере перекрывающиеся индивидуальные участки – на один участок заходило от 1 до 8 участков других размножающихся самцов (в среднем 4,7).

Активность у рассматриваемого вида, как и у других лесных полевков, круглосуточная и полифазная. Тем не менее летом на поверхности земли она деятельна преимущественно в сумерки и ночью. Согласно данным В. А. Костенко [2000], суммарная продолжительность активных периодов у особей этого вида составляла в ноябре 10,8 ч, причем 16,6 % указанного времени приходилось на дневное время.

Настоящих нор не роет, или они очень короткие и неглубокие. Чаще же довольствуется естественными пустотами в корнях деревьев и пней, в поваленных стволах, под выворотами, в кучах хвороста и валежника. «Минирует» лесную подстилку и дерновый слой.

Выводковые норы, как, впрочем, и временные убежища, устраивает обычно под каким-либо естественным укрытием – валежинами, корнями деревьев, пнями и т. п. По описаниям В. А. Костенко, шарообразное гнездо диаметром до 15 см строится из листьев деревьев и кустарников и расщепленных листьев и стеблей осоки и злаков. Расположено оно на глубине 10–25 см и имеет обычно два входных отверстия. Недалеко от входа в расширении хода находится кормовой столик с остатками не съеденных полностью трав. Рядом с гнездом – уборная. На сырых местах зверьки устраивают наземные гнезда из травы, а вместо подземных ходов протаптывают и прогрызают в дернине целую систему наземных дорожек. В зимнее же время они строят под снегом наземные гнезда, аналогичные по строению наземным летним выводковым.

Красно-серая полевка – из числа лесных полевков, вид нашей фауны, в наибольшей степени использующий растительные корма. Большую часть года она питается вегетативными частями растений (побеги, стебли, листья, корневища и т. п.). В осеннее время в питании возрастает роль семян травянистых, кустарниковых и древесных пород, ягод и грибов. Животные корма (различные беспозвоночные, особенно

насекомые и их личинки) в небольшом количестве отмечаются в большинстве просмотренных желудков. По поводу запасания ею корма на зиму авторы расходятся. Одни такую возможность вполне допускают и даже приводят соответствующие примеры. Таково сообщение В. И. Чипанина [1968], описывающее случай запасания красно-серой полевкой разгрызенных на отрезки длиной 5–7 см веток кустарников и подростов деревьев, затащенных в нору и переложенных листьями орешника. Другие если подобное и допускают, то только как редчайшее исключение. В качестве примера можно привести чрезвычайно редкое, как уверяет сам автор, наблюдение, сделанное В. А. Костенко [2000] на о. Большой Шантар (Курилы), где на приморском лугу красно-серая полевка, заняв экологическую нишу серых полевков, создала сеть наземных тропинок, на которых в местах кормления настигались такой же длины стебли злаков и осоки и складывались в небольшие стожки. Однако признавать этот единичный случай за доказательство обычной для данного вида способности запасать корм на зиму этот автор категорически отказывается, поскольку считает, что на большей части ареала этого вида, и в частности в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, на данное время года этой полевке вполне достаточно естественного «подножного» корма – почвенного запаса семян, сохранившейся под снегом зелени, коры и тонких веточек деревьев и т. д. Кстати, здесь, в зоне широколиственных лесов, большую роль в питании этого вида круглый год играют орехи кедра корейского (частота встречаемости в желудках 66–72 %). Прочие же семенные корма имеют гораздо меньшее значение (9–30 %), как и вегетативные части растений (0,7–14,8 %). Достаточно характерны и изменения питания красно-серой полевки по месяцам и сезонам года (табл. 2).

В июне, после окончания достаточно тяжелого весеннего периода, относительно большой продолжает оставаться доля лишайников, а также коры деревьев и кустарников, которые являются в основном компонентами зимнего питания, но уже в этом месяце заметную роль начинают играть вегетативные части травянистых растений, встречаясь в 10–100 % обследованных желудков. В июле доля этих кормов снижается благодаря массовому созреванию ягод голубики и брусники, составляющих около 18 % поедаемых кормов, а в августе их доля доходит до 53 %, в отдельные годы в конце лета – начале осени существенную роль играют грибы. Кроме того, в июле–августе отмечено частое потребление этой полевкой хвоща, что объясняется

Таблица 2. Встречаемость разных кормов в желудках красно-серой полевки, % к числу наполненных [по: Вольперт, Шадрина, 2002]

Table 2. Occurrence of different feed in the stomachs of the red-gray voles, % to the number of filled ones [according to Volpert, Shadrina, 2002]

| Вид корма<br>Type of feed                                  | Долина средней Лены<br>The valley of the middle Lena<br>(n = 296) |      |      |      | Долина средней Колымы<br>Valley of the middle Kolyma<br>(n = 211) |      |      |      | Долина нижней Индигирки<br>The valley of the lower Indigirka<br>(n = 211) |      |      |      |
|--|---|------|------|------|---|------|------|------|---|------|------|------|
|  | VI  | VII  | VIII | IX   | VI  | VII  | VIII | IX   | VI  | VII  | VIII | IX   |
| Зеленые части растений<br>Green parts of plants            | 9,3   | 74,7 | 84,2 | 29,0 | 22,9  | 54,2 | 43,4 | 44,0 | 62,5  | 42,4 | 19,2 | 15,2 |
| Ягоды голубики<br>Blueberry berries                        | 0,0   | 0,0  | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 10,4 | 20,8 | 10,7 | 0,0   | 3,4  | 42,3 | 50,0 |
| Ягоды брусники<br>Cowberry berries                         | 5,2   | 3,4  | 10,5 | 3,2  | 14,3  | 6,3  | 15,1 | 22,7 | 0,0   | 11,9 | 11,5 | 19,7 |
| Другие ягоды<br>Other berries                              | 0,0   | 10,3 | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 2,1  | 7,5  | 0,0  | 0,0   | 3,4  | 2,6  | 0,0  |
| Листья брусники<br>Cowberry leaves                         | 77,3  | 6,9  | 0,0  | 54,8 | 48,6  | 10,4 | 3,8  | 22,7 | 0,0   | 1,7  | 1,3  | 10,6 |
| Грибы<br>Mushrooms   | 0,0   | 1,1  | 0,0  | 2,2  | 0,0   | 0,0  | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 0,0  | 7,7  | 1,5  |
| Хвощи<br>Horsetail   | 0,0   | 1,1  | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 6,3  | 7,5  | 0,0  | 0,0   | 16,9 | 10,3 | 1,5  |
| Зеленые мхи<br>Green mosses                                | 8,2   | 1,1  | 0,0  | 0,0  | 8,6   | 4,2  | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 1,7  | 0,0  | 0,0  |
| Семена<br>Seeds  | 0,0   | 1,1  | 5,3  | 3,2  | 0,0   | 4,2  | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 0,0  | 0,0  | 1,5  |
| Лишайники<br>Lichens                                       | 0,0   | 0,0  | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 2,1  | 1,9  | 0,0  | 25  | 15,2 | 0,0  | 0,0  |
| Кора деревьев<br>и кустарников<br>Bark of trees and shrubs | 0,0   | 0,0  | 0,0  | 7,5  | 5,7   | 0,0  | 0,0  | 0,0  | 12,5  | 0,0  | 0,0  | 0,0  |

массовым выселением молодняка в пойменные станции, где хвощ является одним из наиболее распространенных растений [Вольперт, Шадрина, 2002]; в течение этих двух месяцев рацион вида отличается наибольшим разнообразием. В начале сентября ягоды по-прежнему играют большую роль, но потребление зелени и хвоща снижается, отмечено более частое поедание листьев брусники, что отражает начало перехода к зимнему типу питания. Известно, что побеги ягодных кустарничков на протяжении всего ареала играют большую роль в зимнем питании лесных полевок [Кошкина, 1957; Сафронов, 1983; Ревин, 1989].

В то же время в дальневосточном регионе в зоне интенсивного сельскохозяйственного освоения красно-серые полевки, поселяясь около посевов зерновых и других культурных растений, поедают семена зерновых, бобовых и других культур, обгрызают торчащие над землей части корнеплодов – моркови, свеклы и др. Наибольший вред приносят они в садах, где не только расхищают ягоды и плоды, а в зимнюю бескормицу также обгрызают кору с оснований стволов молодых и средневозрастных деревьев и кустарников, что часто

приводит к гибели последних. В садах, таким образом, они повреждают плодово-ягодные культуры, принимая на себя функцию отсутствующего к востоку от Урала главного садового и полевого вредителя – обыкновенной серой полевки.

Изучение линьки красно-серой полевки проведено А. И. Крыльцовым [1959] по коллекционному материалу Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ. В первом из этих учреждений имелось 53 шкурки линяющих зверьков, собранных, очевидно, Т. В. Кошкиной на Кольском п-ове. На этикетках время сбора и возраст зверьков указаны не были. В Зоологическом музее МГУ имелось лишь 10 пластованных шкурок линяющих зверьков различного возраста, собранных в Саянском заповеднике весной, летом и осенью.

Осмотр шкурок показал, что осенняя, весенняя и возрастная линька этих полевок шли в той же последовательности, что и у полевок рода *Microtus*. Большинство зверьков линяло по типу второй разновидности осенней линьки степных пеструшек (рис. 6, А). И лишь в единичных случаях линька их шла по типу четвертой и пятой разновидностей (рис. 6, Б, В).

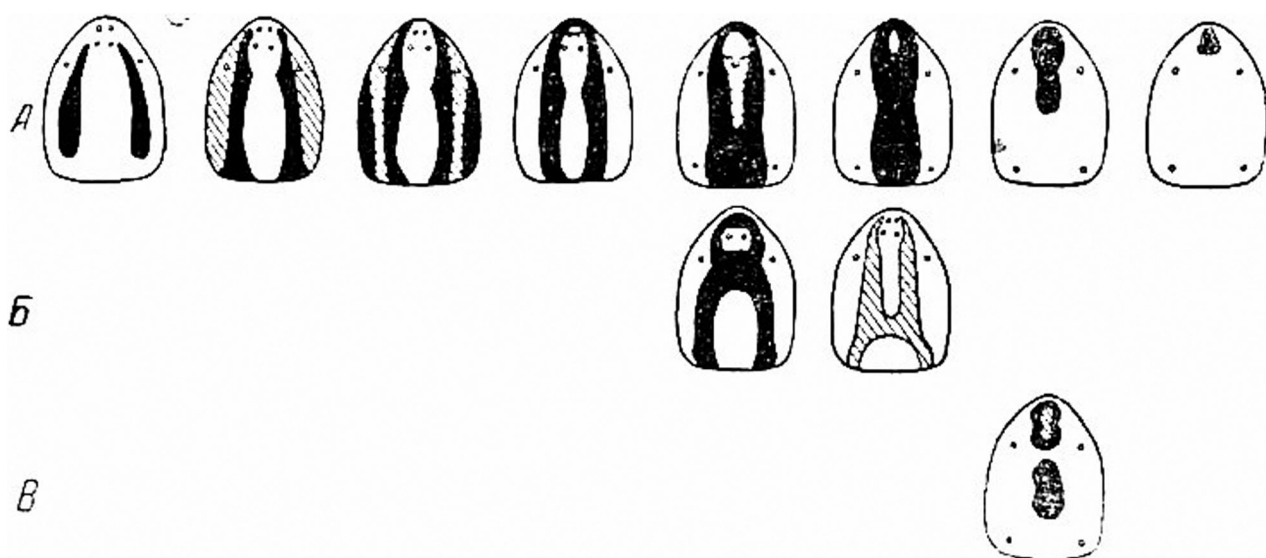


Рис. 6. Линька красно-серой полевки. А – осенняя линька по типу второй разновидности; Б – линька по типу четвертой разновидности; В – линька по типу пятой разновидности [по: Крыльцов, 1959]

Fig. 6. Moults of the red-gray voles. А – autumn molt in the second type; Б – moult in the fourth type; В is a type 5 moult [according to Kryltsov, 1959]

Материалов по многолетней динамике численности красно-серой полевки, несмотря на ее неплохую изученность, по крайней мере в восточной части ареала, немного. Тем не менее известно, что в большинстве регионов численность популяций этого вида резко изменяется по годам, причем высоких показателей (до 70–90 % уловистости на 100 ловушко-суток в годы пика численности) эта полевка достигает только в лесной зоне. Период подъема плотности популяций у этого вида в среднем наблюдается через 2–3 года, когда она возрастает не только в лесной зоне, но и на безлесных участках [Костенко, 2000].

Материала по размножению красно-серых полевков в Карелии у нас немного. Не получилось добрать его и в Костомукшском заповеднике. Что же касается серий зверьков, добытых в сентябре–октябре 1959 и 1960 гг. в Мурманской обл., то при их анализе обращает на себя внимание резкое преобладание прибылых особей в возрасте 1–2 мес. (зубы без корней). В сентябре–октябре 1959 г. на их долю пришлось 90 % улова, а в сентябре 1960 г. – 100 %. Прибылых ранних выводков (родившихся в мае–июне) в осенних сборах 1959 г. было всего 3 экз. (7 %), а зимовавших зверьков – 1 (2,4 %). Таким образом, у красно-серой полевки, как и у других наших лесных грызунов, к концу репродуктивного периода наблюдается резкое омоложение популяции за счет отмирания размножавшихся летом зимовавших и прибылых особей ранних выводков. В результате осенью популяция в основном представлена

зверьками июльского и августовского рождения, которые созревают и размножаются лишь весной следующего года, после зимовки. Этими достаточно краткими замечаниями мы и вынуждены ограничиться.

Если же ориентироваться на регионы, пролегающие к северо-востоку от Карелии, то наиболее полными данными и по срокам, ходу и интенсивности размножения, и по скорости полового созревания и уровню плодовитости самок, и по участию в репродукции разных возрастных поколений располагают лишь авторы, проводившие исследования на территории Сибири и Дальнего Востока. К краткому обзору их исследований мы теперь и переходим.

Практически по всему ареалу красно-серой полевки размножение у взрослых перезимовавших самок начинается с апреля (а после депрессии численности – на месяц позднее), но в массе оно проходит в первой половине мая. Соответственно, первые беременные самки начинают отлавливаться с середины этого месяца, а кормящие – с конца мая – начала июня. У хорошо изученной в этом отношении популяции красно-серой полевки Западного Саяна [Жигальский, 2013] репродуктивный сезон начинается в конце апреля – начале мая практически одновременно на всех высотах. В некоторые годы в мае уже встречается небольшое число перезимовавших самок, имевших по одному помету. Их доля иногда достигает 17 %, но коэффициент вариации числа размножающихся самок составляет, по данным О. А. Жигальского, около 300 %; это,



Таблица 3. Степень участия в размножении красно-серых полевков разного пола и возраста [по: Вольперт, Шадрина, 2002]

Table 3. The degree of participation in reproduction of the red-gray voles of different sex and age [according to Volpert, Shadrina, 2002]

| Месяц<br>Month   | Перезимовавшие<br>Were overwintered |                      |                             |                |                                 | Сеголетки<br>Young of the year |                           |                             |                       |                |                                 |
|--|-------------------------------------|----------------------|-----------------------------|----------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------|-----------------------------|-----------------------|----------------|---------------------------------|
|  | Самки<br>Females                    |                      |                             | Самцы<br>Males |                                 | Самки<br>Females               |                           |                             |                       | Самцы<br>Males |                                 |
|  | n                                   | Рожавшие<br>maternal | Бере-<br>менные<br>pregnant | n              | Размно-<br>жавшиеся<br>breeding | n                              | Рожав-<br>шие<br>maternal | Бере-<br>менные<br>pregnant | Яло-<br>вые<br>virgin | n              | Размно-<br>жавшиеся<br>breeding |
| Долина нижней Индигирки<br>The valley of the lower Indigirka |                                     |                      |                             |                |                                 |                                |                           |                             |                       |                |                                 |
| Июнь<br>June   | 3                                   | 33,3                 | 100                         | 6              | 100                             | –                              | –                         | –                           | –                     | –              | –                               |
| Июль<br>July   | 9                                   | 77,7                 | 77,7                        | 22             | 100                             | 39                             | 46,2                      | 5,1                         | 51,3                  | 34             | 2,6                             |
| Август<br>August   | 1                                   | 0,0                  | 100                         | 2              | 100                             | 53                             | 3,8                       | 3,8                         | 92,4                  | 65             | 1,5                             |
| Сентябрь<br>September  | –                                   | –                    | –                           | 1              | 0,0                             | 37                             | 12,1                      | 0,0                         | 87,9                  | 35             | 0,0                             |
| Долина средней Колымы<br>Valley of the middle Kolyma         |                                     |                      |                             |                |                                 |                                |                           |                             |                       |                |                                 |
| Июнь<br>June   | 19                                  | 31,6                 | 68,4                        | 34             | 100                             | –                              | –                         | –                           | –                     | –              | –                               |
| Июль<br>July   | 3                                   | 0,0                  | 100                         | 43             | 100                             | 13                             | 0,0                       | 76,9                        | 23,1                  | 19             | 42,1                            |
| Август<br>August   | –                                   | –                    | –                           | 2              | 100                             | 45                             | 8,8                       | 4,4                         | 86,7                  | 42             | 4,4                             |
| Сентябрь<br>September  | 2                                   | 100                  | 0,0                         | 6              | 0,0                             | 43                             | 11,6                      | 88,4                        | –                     | 39             | 0,0                             |
| Долина средней Лены<br>The valley of the middle Lena         |                                     |                      |                             |                |                                 |                                |                           |                             |                       |                |                                 |
| Июнь<br>June   | 48                                  | 16,7                 | 83,3                        | 59             | 100                             | 1                              | 0,0                       | 100                         | 0,0                   | 2              | 50,0                            |
| Июль<br>July   | 13                                  | 84,6                 | 15,4                        | 14             | 100                             | 16                             | 6,3                       | 37,5                        | 37,5                  | 34             | 32,3                            |
| Август<br>August   | 1                                   | 0,0                  | 100                         | 1              | 100                             | 9                              | 55,5                      | 0,0                         | 0,0                   | 7              | 14,3                            |
| Сентябрь<br>September  | 7                                   | 100                  | 0,0                         | 3              | 0,0                             | 45                             | 4,4                       | 0,0                         | 0,0                   | 54             | 0,0                             |

по справедливому замечанию указанного автора, означает, что в мае число самок, принесших хотя бы один помет, – событие достаточно редкое. Перезимовавшие самцы приобретают половую активность еще в марте и сохраняют ее до самого конца периода размножения. В июне–июле все половозрелые самки, как перезимовавшие, так и родившиеся в конце весны – начале лета, активно участвуют в процессе репродукции – находятся в состоянии первой или второй беременности, кормят выводок или приступают к очередному спариванию. Массовый же выход из гнезд и расселение прибылых полевков наблюдается начиная с первой декады июня и проходит со все большей интенсивностью до середины августа, когда размножение популяции постепенно завершается. За этот

период зимовавшие полевки приносят нормально два, а иногда три выводка, а прибылые, причем это почти исключительно родившиеся в мае – первой половине июня (первые, ранние выводки), – один или два помета. Соответственно этому меняется и интенсивность размножения популяции, которая заканчивается, как правило, в сентябре.

Показатель плодовитости может изменяться по годам, но при максимальных колебаниях от 2–3 до 11–13 эмбрионов на самку дает достаточно близкие средние величины (обычно в пределах 6–7), почти не зависящие ни от возраста вынашивающей выводок самки, ни от времени (месяца) рождения выводка, ни от географического положения (табл. 3).

Таблица 4. Возрастной и половой состав популяции красно-серой полевки на хребте Улан-Бургасы [по: Костенко, 2000]

Table 4. Age and sex composition of the red-gray voles population on the Ulan-Bourgass ridge [according to Kostenko, 2000]

| Месяц<br>Month        | Число сеголеток<br>Number of juveniles |   | Число зимовавших<br>Number of wintering |   | Общее число<br>зверьков<br>Total number<br>of animals | Количество зверьков, %<br>от общего числа<br>Number of animals, % of the total number |                                    |                                    |
|-----------------------|--|---|---|---|---|---|------------------------------------|------------------------------------|
|                       | абс.<br>absolute                       | из них<br>самцы, %<br>of them<br>males, % | абс.<br>absolute                        | из них<br>самцы, %<br>of them<br>males, % |   | зимо-<br>вавших<br>wintering  | ранних<br>пометов<br>early litters | поздних<br>пометов<br>late litters |
| Апрель<br>April       | –                                      | –   | 9                                       | 44,4                                      | 9   | 100,0   | –                                  | –                                  |
| Май<br>May            | –                                      | –   | 33                                      | 56,0                                      | 59  | 100,0   | –                                  | –                                  |
| Июнь<br>June          | 6                                      | 83,0                                      | 31                                      | 48,3                                      | 37  | 83,7  | 16,3                               | –                                  |
| Июль<br>July          | 82                                     | 47,5                                      | 54                                      | 50,0                                      | 136   | 39,7  | 27,9                               | 32,4                               |
| Август<br>August      | 43                                     | 67,4                                      | –                                       | –   | 43  | –   | 14,2                               | 85,8                               |
| Сентябрь<br>September | 56                                     | 44,6                                      | –                                       | –   | 56  | –   | 9,3                                | 90,7                               |
| Октябрь<br>October    | 16                                     | 50,0                                      | –                                       | –   | 16  | –   | –                                  | 100,0                              |

Исследования возрастной структуры населения красно-серой полевки по данным отлова зверьков на хребте Улан-Бургасы (Восточное Прибайкалье) (табл. 4), как и в ряде других мест исследований (табл. 5) [Ревин, 1968; Юдин и др., 1976; Швецов, 1977; Костенко, 2000; Вольперт, Шадрин, 2002; Жигальский, 2013], показали ее типичность для таежных и субарктических популяций вида, характеризующихся полным обновлением состава за один период репродукции [Шварц, 1963]. В мае, а в отдельные годы даже в июне, в популяции преобладают перезимовавшие особи, в основном поздних пометов предыдущего года, а начиная с июля наблюдается численное превосходство прибылых, которое в августе–сентябре становится безусловным. При этом, как и следовало ожидать, в июле среди сеголеток встречаются в основном прибылые ранних выводков, а родившиеся позднее (позднелетнее поколение) отлавливаются только начиная с конца июля – начала августа. При этом доля поздних прибылых в предзимней популяции находится в прямой зависимости от степени интенсивности размножения ранних прибылых. Известно, что первые генерации молодых полевок активно участвуют в воспроизводстве популяции, а это требует от них больших энергозатрат [Ивантер и др., 1985]. Вследствие этого размножающиеся особи быстро элиминируются из популяции, которая в зимний период крайне однородна и состоит практически из одних только мелких

и незрелых полевок поздних летне-осенних генераций. В этой «незрелой» фазе они успешно переживают зиму и, сохранив немалый энергетический потенциал, успешно вступают в весенне-летнее размножение популяции. Как уже указывалось, в популяции красно-серой полевки Западного Саяна среди зверьков старших возрастных групп постоянно присутствует около 5 % яловых самок, и эта доля не зависит от места обитания и сезона [Жигальский, 2013]. Среди молодых в размножении участвует здесь от 45 до 69 % зверьков, причем их доля меняется как в течение сезона размножения, так и по градиенту высот. В период интенсивного размножения общая численность и количество прибылых животных неуклонно растут, доля прибылых, участвующих в размножении, достигает 67 %, а перезимовавшие зверьки практически все участвуют в размножении. В этот период наблюдается снижение изменчивости большинства популяционных характеристик. Причем в начале сезона размножения погодные и климатические условия изменяются в широком диапазоне. Кроме того, по словам О. А. Жигальского [2013. С. 107], «именно в этот период изменения внешних условий могут носить катастрофический для животных характер (обледенения, повторные появления снежного покрова, резкие неоднократные колебания температуры воздуха и т. д.), что приводит к увеличению смертности (особенно молодых зверьков), именно интенсивности размноже-

Таблица 5. Географическая изменчивость плодовитости красно-серой полевки

Table 5. Geographic variability in fecundity of the red-gray voles

| Район исследований<br>Research Area                                       | n   | Показатель плодовитости<br>Fertility indicator | Источник<br>Source                                 |
|---|-----|--|--|
| Чаунская низменность<br>Chaun lowlands                                    | 6   | 7,4 ± 0,47                                     | Юдин и др., 1976<br>Yudin et al., 1976             |
| Среднее течение<br>р. Анадырь<br>The middle course of the Anadyr<br>River | 5   | 7,6 ± 0,67                                     | Юдин и др., 1976<br>Yudin et al., 1976             |
| Долина средней Колымы<br>Valley of the Middle Kolyma                      | 17  | 7,2 ± 0,27                                     | Вольперт, Шадрина, 2002<br>Volpert, Shadrina, 2002 |
| Долина нижней Индигирки<br>The valley of the lower Indigirka              | 36  | 6,83 ± 0,36                                    | Вольперт, Шадрина, 2002<br>Volpert, Shadrina, 2002 |
| Долина средней Лены<br>The valley of the middle Lena                      | 96  | 6,8 ± 0,16                                     | Вольперт, Шадрина, 2002<br>Volpert, Shadrina, 2002 |
| Корякское нагорье<br>Koryak Highlands                                     | 9   | 6,7 ± 0,62                                     | Портенко и др., 1963<br>Portenko et al., 1963      |
| Долина средней Индигирки<br>The valley of the middle Indigirka            | 11  | 6,2 ± 0,35                                     | Вольперт, Шадрина, 2002<br>Volpert, Shadrina, 2002 |
| Восточное Прибайкалье<br>Eastern Baikal region                            | 173 | 6,0  | Матурова, 1982<br>Murova, 1982                     |
| Бассейн Омолона<br>The pool of Omolon                                     | 52  | 5,9  | Чернявский и др., 1978<br>Chernyavsky et al., 1978 |
| Долина верхней Колымы<br>The Valley of Upper Kolyma                       | 23  | 5,7 ± 0,28                                     | Вольперт, Шадрина, 2002<br>Volpert, Shadrina, 2002 |
| Долина верхней Лены<br>The valley of the upper Lena                       | 17  | 5,65 ± 0,68                                    | Реймерс, Воронов, 1963<br>Reimers, Voronov, 1963   |
| Южная Якутия<br>South Yakutia   | 208 | 5,45 ± 0,09                                    | Ревин, 1968<br>Revin, 1968                         |
| Якутия<br>Yakutia   | 232 | 5,56 ± 0,09                                    | Тавровский и др., 1971<br>Tavrovsky et al., 1971   |
| Алтае-Саянская горная страна<br>The Altai-Sayan mountainous<br>country    | 106 | 5,4  | Юдин и др., 1976<br>Yudin et al., 1976             |
| Полярный Урал<br>The Polar Urals  | 36  | 6,4  | Семенов, 1974<br>Semenov, 1974                     |
| Кольский полуостров<br>Kola Peninsula                                     | 430 | 5,09 ± 0,06                                    | Кошкина, 1957<br>Koshkina, 1957                    |

ния и в результате к возрастанию изменчивости популяционных процессов [Жигальский, 2002; Жигальский, Белан, 2004, 2006]».

Сложнее, особенно в плане поиска убедительных объяснений, обстоит дело с половой структурой популяции. Как известно, на момент рождения в популяции красно-серой полевки самцов и самок появляется примерно поровну [Шляпникова, 1980]. В то же время половой состав видового населения считается весьма лабильным показателем [Большаков, Кубанцев, 1984]. В сборах Я. Л. Вольперта и Е. Г. Шадринной [2002] в долине средней Лены среди перезимовавших красно-серых полевок не наблюдалось типичного для периода воспроизводства численного преобладания самцов. Кстати, по свидетельству К. И. Бердюгина [1978], это довольно часто бывает в популяциях данного вида.

Выполненный Я. Л. Вольпертом и Е. Г. Шадринной [2002] анализ многолетних данных по ландшафтным особенностям половой структуры популяции красно-серой полевки показал, что в горно-таежном и равнинно-таежном ландшафтах среди перезимовавших зверьков преобладают самцы. При этом в год доминирования вида в горно-таежном ландшафте соотношение полов составило 1:1,4 с преобладанием самцов (n = 78), а в равнинно-таежном (где вид занимает подчиненное положение) самцов в это время было незначительно меньше, чем самок, – 1:0,8 (n = 15), отличия статистически недостоверны. На площадке мечения, расположенной в равнинно-таежном ландшафте, в 1984 г. большинство помеченных полевок были самками, как и у других второстепенных видов, а среди красных полевок преобладали самцы [Попов и др., 1978].

В среднем течении Колымы и Индигирки среди перезимовавших зверьков численно преобладали самцы; при высокой численности вида в д. Жирково в 1981 г. соотношение в уловах между самками и самцами в июне доходило до 1:2. В низовьях же Индигирки в период размножения среди перезимовавших преобладали самцы, но соотношение полов зависело от численности зверьков и хода репродукции. В 1987 г. при относительно высокой численности и повышенной активности размножения численное преобладание самцов над самками (3:1) было статистически достоверным (по критерию хи-квадрат  $p < 0,01$ , а в год депрессии (1988) – паритетным. У прибылых в целом соотношение было близким к равному, но в течение лета оно колебалось, отражая разницу в подвижности самцов и самок, связанную с участием в размножении. К концу репродуктивного периода соотношение полов среди сеголетов близко к 1:1 или преобладают самки; для ранних прибылых, наиболее активно участвующих в репродукции, это преобладание статистически значимо.

Таким образом, в периоды высокой численности красно-серой полевки соотношение полов в популяции сдвигается в сторону самцов. Не исключено, что в годы депрессии численности повышается подвижность самок под давлением доминирующего вида [Кошкина, 1957], которое может выражаться как территориальное преследование со стороны доминирующего вида в репродуктивный период, когда агрессивность полевок повышается.

## Заключение

Отмеченные выше экологические особенности красно-серой полевки, проявляющиеся в специфических условиях юго-западной периферии ареала в сравнении с оптимумом области распространения, характеризуются значительной лабильностью и разнообразием адаптивных реакций, их трансформацией и сменой во времени и пространстве. Отмечена и выработка в этих условиях проявляющихся на широком уровне адаптивных комплексов, отличающихся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. Все это вплотную приближает нас к разработке общей концепции периферических популяций мегаареальных политипических видов животных. Анализ закономерных географических отличий, характеризующий популяционную специфику красно-серых полевок, обитающих в разных регионах, подтвердил положение о том, что в экологическом центре (в оптимуме) видового

ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как у границ ареала она изменяется в широком диапазоне и с большой амплитудой. Соответственно, более выражено и гораздо рельефнее проявляются в условиях юго-западной периферии ареала и специфические структурно-популяционные адаптации, направленные на максимально эффективное производство видового населения, способное обеспечить виду и его популяциям необходимое преодоление экстремальных условий экологического пессимума.

## Литература

- Банников А. Г.* Млекопитающие Монгольской народной республики. М.: АН СССР, 1954. 669 с.
- Башенина Н. В.* Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1968. 52 с.
- Бердюгин К. И.* Влияние относительной изоляции на пространственную и демографическую структуру популяций грызунов // II съезд Всесоюз. териологического об-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978. С. 116–117.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Виноградов В. В.* Состав и структура населения мышевидных грызунов лесного пояса Саян и Кузнецкого Алатау // Зоол. журнал. 2001. Т. 90, № 3. С. 351–359.
- Виноградов В. В.* Экологический анализ сообществ мышевидных грызунов лесного пояса гор юга средней Сибири // Экология. 2011. № 3. С. 197–204.
- Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Жигальский О. А.* Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О. А.* Динамика популяции красно-серой полевки в Западном Саяне // География и природ. ресурсы. 2013. № 2. С. 103–109.
- Жигальский О. А., Белан О. Р.* Пространственно-временная динамика полевок в гетерогенных местообитаниях Ирмельского горного массива // Зоол. журнал. 2004. № 2. С. 1–8.
- Жигальский О. А., Белан О. Р.* Сопряженный анализ пространственной и демографической структуры населения красно-серой полевки в гетерогенных местообитаниях // Зоол. журнал. 2006. Т. 85, № 11. С. 1370–1381.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Исаков Ю. А.* Материалы по фауне млекопитающих Средней и Северной Карелии // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. 1939. Т. 48. С. 2–3.
- Костенко В. А.* Грызуны (*Rodentia*) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.



- Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. М.: МГУ, 1957. С. 3–65.
- Кошкина Т. В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Труды Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 1. Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1958. С. 161–191.
- Кривошеев В. Г. Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности // Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии. М.: Наука, 1964. С. 175–236.
- Крыльцов А. И. Материалы по линьке мышевидных грызунов. Линька различных представителей подсемейства полевок // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 5. С. 745–755.
- Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАСССР, 1959. 237 с.
- Марин Ю. Ф. Абсолютная численность красносерой и красной полевок и использование ими территории в среднегорье Северо-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1976. С. 80–85.
- Матурова Р. Т. Мелкие млекопитающие хребта Улан-Бургасы. Новосибирск: Наука, 1982. 150 с.
- Никитина Н. А. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 119–126.
- Попов М. В., Вольперт Я. Л., Сафронов В. М. Некоторые результаты мечения мышевидных грызунов в бассейне средней Лены // Бюлл. НТИ ЯФ СО АН ЗР. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1978. С. 11–13.
- Попов М. В. Равнозубая, средняя и малая бурозубки, красная, красно-серая полевки // Млекопитающие Якутии. М.; Л.: Наука, 1971. С. 51–71.
- Портенко Л. А., Кишинский А. А., Чернявский Ф. Б. Млекопитающие Коряцкого нагорья. М.-Л.: АН СССР, 1963. 130 с.
- Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомых и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск: Якутск. кн. изд-во, 1968. С. 5–86.
- Ревин Ю. В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука, 1989. 321 с.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны верхней Лены. Иркутск: Кн. изд-во, 1963. 191 с.
- Сафронов В. М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 156 с.
- Семенов Р. А. Размножение и структура популяции красно-серой полевки // Экология. 1974. № 1. С. 62–67.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 2. С. 11–26.
- Симонов П. С., Симонов С. Б., Симонова Т. Л. Высотно-поясное распределение мышевидных грызунов на примере хребта Ливадийского (Южное Приморье) // География и природные ресурсы. 2008. № 3. С. 96–102.
- Смирнов Е. Н. Подвижность и смертность мышевидных грызунов в лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 5. С. 704–714.
- Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г., Попов М. В., Лабутин Ю. В. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 659 с.
- Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. VII серия. Отделение математических и естественных наук. 1933. № 3. С. 445–470.
- Чернявский Ф. Б., Докучаев Н. Е., Короленко Г. Е. Млекопитающие среднего течения р. Омолон // Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 26–65.
- Чипанин В. И. Стациональное размещение лесных полевок в природных очагах инфекций Приамурья // Изв. Иркутского ПЧИ Сибири и Дальнего Востока. 1968. Т. 27. С. 100–108.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие // Труды Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. 1963. Т. 1, вып. 33. 133 с.
- Швецов Ю. Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск: Наука, 1977. 157 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 261 с.
- Шляпкинова М. С. Экспериментальные данные по экологии красной полевки // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 307–308.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 288 с.
- Юргенсон П. Б. Межвидовые отношения у лесных полевок рода *Clethrionomys* по данным изменения численности популяции // Труды Воронежск. гос. заповедника. 1957. С. 171–183.
- Ishibashi Y., Saitoh S., Kawata M. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and demographic and genetic consequences: A review // Res. Popul. Ecol. 1998a. Vol. 40. P. 39–50.
- Ishibashi Y., Saitoh S., Abe S., Yoshida M. Kin-related social organization in a winter population of the vole *Clethrionomys rufocanus* // Res. Popul. Ecol. 1998b. Vol. 40. P. 51–59.
- Kalela O. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 1957. Vol. 4. P. 7–60.
- Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. I'bersicht iiber das Vorkoniraen von Kleinsiuugern anf verschiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnland // Suomal. tiedeakat. toim., 1971. Ser. A 4. 185 p.
- Kawata M. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // J. Anim. Ecol. 1985. Vol. 57. P. 217–235.
- Kawata M. Mating success, spatial organization, and male characteristics in experimental field populations of red-backed vole *C. rufocanus bedfordiae* // J. Anim. Ecol. 1988. Vol. 57. P. 217–235.
- Mela A. J., Kivirikko K. E. Suomen luurankoiset (Vertebrata Fennica). Porvoossa, 1909. 532 s.

Saitoh T. Sexual differences in natal dispersal and philopatry of the gray-sided vole // Res. Popl. Ecol. 1995. Vol. 37. P. 49–57.

Viitala J. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocamus* (Sund) and *Microtus agrestis* (L.) // Ann. Zool. Fennici. 1977. Vol. 14. P. 53–93.

Ylönen H., Viitala J. Social organization and habitat use of introduced populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) in Central Finland // Z. Säugetrierk. 1987. Vol. 52. P. 354–363.

Поступила в редакцию 04.03.2018

## References

Bannikov A. G. Mlekopitayushchie Mongol'skoi narodnoi respubliki [Mammals of the Mongolian National Republic]. Moscow: AS USSR, 1954. 669 p.

Bashenina N. V. Materialy k ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeiskoi taigi [Materials on the ecology of small mammals in the zone of the European taiga]. Uch. zap. Permskogo gos. ped. inst. [Proceed. Perm Pedagogical Univ.]. 1968. 52 p.

Berdyugin K. I. Vliyaniye odnositel'noi izolatsii na prostranstvennyuyu i demographicheskuyu strukturu populyatsii gryzunov [Influence of relative isolation on the spatial and demographic structure of rodent populations]. II s'ezd Vsesoyuzn. teriologich. obshchestva: tez. dokl. [Second Congress of the All-Union theriological society: abs.]. Moscow: Nauka, 1978. P. 116–117.

Bol'shakov V. N., Kubantsev B. S. Polovaya struktura populyatsii mlekopitayushchikh i ee dinamika [Sexual structure of populations of mammals and its dynamics]. Moscow: Nauka, 1984. 232 p.

Chernyavsky F. B., Dokuchaev N. E., Korolenko G. E. Mlekopitayushchie srednego techeniya r. Omolon [Mammals of the middle course of the Omolon River]. Fauna i zoogeografiya mlekopitayushchikh Severo-Vostoka Sibiri [Fauna and zoogeography of mammals in northeastern Siberia]. Vladivostok, 1978. P. 26–65.

Chipanin V. I. Statsial'noe razmeshchenie lesnykh polevok v prirodnykh ochagakh infektsii Priamur'ya [Static location of forest voles in natural foci of Priamur'ye infections]. Izvestiya Irkutskogo PChI Sibiri I Dal'nego Vostoka [Proceed. Irkutsk AI of Siberia and the Far East]. 1968. Vol. 27. P. 100–108.

Flerov K. K. Ocherki po mlekopitayushchim Polyarnogo Urala i Zapadnoi Sibiri [Essays on mammals of the Polar Urals and Western Siberia]. Izvestiya AN SSSR [Proceed. the USSR Acad. of Sci.]. VII seriya, Otd. matemat. i estestv. nauk. 1933. No. 3. P. 445–470.

Isakov Yu. A. Materialy po faune mlekopitayushchikh Srednei i Severnoi Karelii [Materials on the fauna of mammals of Middle and North Karelia]. Bull. Mosk. ob-va ispyt. prir., otd. biol [Bull. Moscow Society of Naturalists and Biologists]. 1939. P. 2–3.

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh: ekologo-morfologicheskie i fiziologicheskie aspekty [Adaptive features of small mammals: Ecological-morphological and physiological aspects]. Leningrad: Nauka, 1985. 318 p.

Koshkina T. V. Sravnitel'naya ekologiya ryzhikh polevok v severnoi taige [Comparative ecology of bank voles in the northern taiga]. Fauna i ecol. gryzunov. [Fauna and ecol. of rodents]. Iss. 5. Moscow: MGU, 1957. P. 3–65.

Koshkina T. V. Myshevidnye gryzuny Kol'skogo poluoostrova i dinamika ikh chislennosti [Mouse rodents of the Kola Peninsula and the dynamics of their abundance]. Trudy Kandalakshskogo gos. zapovednika [Proceed. the Kandalaksha State Nat. Reserve]. Iss. 1. Vologda: Vologod. kn. izd-vo, 1958. P. 161–191.

Kostenko V. A. Gryzuny (Rodentia) Dal'nego Vostoka Rossii [Rodents (Rodentia) of the Far East of Russia]. Vladivostok: Dal'nauka, 2000. 210 p.

Kryl'tsov A. I. Materialy po lin'ke myshevidnykh gryzunov. Soobshchenie 2. Lin'ka razlichnykh predstavitelei podsemeistva polevok [Materials on mouse-like rodent moulting. Message 2. Moulting of various representatives of the vole subfamily]. Zoologicheskii zhurn. [Zool. J.]. 1959. Vol. 38, iss. 5. P. 745–755.

Krivosheev V. G. Biofaunisticheskie materialy po melkim mlekopitayushchim taigi Kolymskoi nizmennosti [Bio-faunistic materials on small mammals of the taiga of the Kolyma Lowland]. Issled. po ekologii, dinamike chislennosti i boleznyam mlekopitayushchikh Yakutii [Studies on the ecology, dynamics of numbers and diseases of mammals in Yakutia]. Moscow: Nauka, 1964. P. 175–236.

Marin Yu. Ph. Absolyutnaya chislennost' krasnoseroi i krasnoi polevok i ispol'zovanie imi territorii v srednegor'e Severo-Vostochnogo Altaya [Absolute abundance of red-gray and bank voles and their use of the territory in the middle reaches of the North-Eastern Altai]. Izv. SO AN SSSR [Proceed. SB AS USSR]. 1976. P. 80–85.

Marvin M. Ya. Mlekopitayushchie Karelii [Mammals of Karelia]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1959. 237 p.

Maturova R. T. Melkie mlekopitayushchie khrebta Ulan-Burgasy [Small mammals of the Ulan-Burgas range]. Novosibirsk: Nauka, 1982. 150 p.

Nikitina N. A. O razmerakh individual'nykh uchastkov gryzunov fauny SSSR [On the size of individual sites of rodents of the USSR fauna]. Zoologicheskii zhurn. [Zool. J.]. 1972. Vol. 51, iss. 1. P. 119–126.

Popov M. V., Vol'pert Ya. L., Safronov V. M. Nekotorye rezul'taty mecheniya myshevidnykh gryzunov v basseine srednei Leny [Some results of tagging rodent mice in the basin of the middle Lena]. Bull. NTI YaF SO AN ZR [Bull. of Sci. and Tech. Inf., Yakut Div. of SB AS]. Yakutsk: YaF SO AN SSSR, 1978. P. 11–13.

Popov M. V. Ravnouzubaya, srednyaya i malaya buruzubki, krasnaya, krasno-seraya polevki [Equal, medium and small shrews, bank, red-gray vole]. Mlekopitayushchie Yakutii [Mammals of Yakutia]. Leningrad: Nauka, 1971. P. 51–71.

Portenko L. A., Kishchinsky A. A., Chernyavsky F. B. Mlekopitayushchie Koryatskogo nagorya [Mammals

of the Koryatsky Highlands]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1963. 130 p.

Reimers N. F., Voronov G. A. Nasekomoyadnye i gryzuny verkhnei Leny [Insectivorous and rodents of the upper Lena]. Irkutsk: Kn. Izd-vo, 1963. 191 p.

Revin Yu. V. Ekologo-faunisticheskii ocherk nasekomoyadnykh i melkikh gryzunov Olekmo-Charskogo nagor'ya [Ecological faunistic essay of insectivorous and small rodents of the Olekma-Charsky highland]. *Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkikh mlekopitayushchikh Yakutii* [Materials on the biology and dynamics of small mammals abundance in Yakutia]. Yakutsk: Yakutsk. kn. izd-vo, 1968. P. 5–86.

Revin Yu. V. Mlekopitayushchie Yuzhnoi Yakutii [Mammals of Southern Yakutia]. Novosibirsk: Nauka, 1989. 321 p.

Safronov V. M. Zimnyaya ekologiya lesnykh polevok v Tsentral'noi Yakutii [Winter ecology of forest voles in Central Yakutia]. Novosibirsk: Nauka, 1983. 156 p.

Semenov R. A. Razmnozhenie i struktura populyatsii krasno-seroi polevki [Reproduction and population structure of the red-gray vole]. *Ekologiya* [Ecology]. 1974. No. 1. P. 62–67.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Tsiklichnost' v populyatsiyakh lesnykh polevok [Cyclicality in forest vole populations]. *Bull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. of the MOIP. Department of Biol.]. 1970. Vol. 75, iss. 2. P. 11–26.

Shilov I. A. Ekologo-fiziologicheskie osnovy populyatsionnykh otnoshenii u zhivotnykh [Ecological and physiological basis of population relations in animals]. Moscow: MGU, 1977. 261 p.

Shlyapnikova M. S. Eksperimental'nye dannye po ekologii krasnoi polevki. Gryzuny [Experimental data on the ecology of the red voles. Rodents]. *Materialy V Vsesoyuz. soveshch.* [Proceed. The All-Union Meeting]. Moscow: Nauka, 1980. P. 307–308.

Shvarts S. S. Puti prispособleniya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh k usloviyam sushchestvovaniya v Subarktike. T. 1. Mlekopitayushchie [The ways of adaptation of terrestrial vertebrates to the conditions of the Subarctic. Vol. 1. Mammals]. *Trudy In-ta biol. Ural'sk. fil. AN SSSR* [Proceed. Biol. Inst. Ural. Br. AS USSR]. 1963. Vol. 1, iss. 33. 133 p.

Shvetsov Yu. G. Melkie mlekopitayushchie Baikalskoi kotloviny [Small mammals of the Baikal basin]. Novosibirsk: Nauka, 1977. 157 p.

Simonov P. S., Simonov S. B., Simonova T. L. Vysotno-poyasnoe raspredelenie myshevidnykh gryzunov na primere khrebtta Livadiiskogo (Yuzhnoe Primor'ye) [Altitudinal-belt distribution of mouse-shaped rodents on the example of the Livadia Range (Southern Primorye)]. *Geografiya i prirod. resursy* [Geography and natural resources]. 2008. No. 3. P. 96–102.

Smirnov E. N. Podvizhnost' i smertnost' mishevidnykh gryzunov v lesakh Srednego Sikhote-Alinya [Mobility and mortality of rodent mice in the forests of the Middle Sikhote-Alin]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 1972. Vol. 5. P. 704–714.

Tavrovsky V. A., Egorov O. V., Krivosheev V. G., Popov M. V., Labutin Yu. V. Mlekopitayushchie Yakutii [Mammals of Yakutia]. Moscow: Nauka, 1971. 659 p.

Vinogradov V. V. Sostav i struktura naseleniya myshevidnykh gryzunov lesnogo poyasa Sayan i Kuznets-

kogo Alatau [Composition and structure of the population of mouse-shaped rodents of the forest belt of the Sayan and Kuznetsky Alatau]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2001. Vol. 90, no. 3. P. 351–359.

Vinogradov V. V. Ekologicheskii analiz soobshchestv myshevidnykh gryzunov lesnogo poyasa gor yuga srednei Sibiri [The ecological analysis of communities of the mouse-like rodents of the forest belt of the mountains of the south of Middle Siberia]. *Ekologiya* [Ecology]. 2011. No 3. P. 197–204.

Vol'pert Ya. L., Shadrina E. G. Melkie mlekopitayushchie severo-vostoka Sibiri [Small mammals of north-eastern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 2002. 246 p.

Yudin B. S., Krivosheev V. G., Belyaev V. G. Melkie mlekopitayushchie severa Dal'nego Vostoka [Small mammals of the north of the Far East]. Novosibirsk: Nauka, 1976. 288 p.

Yurgenson P. B. Mezhdvidovye otnosheniya u lesnykh polevok roda *Clethrionomys* po dannym izmeneniya chislennosti populyatsii [Interspecific relations in forest voles of the genus *Clethrionomys* according to the population change data]. *Trudy Voronezhskogo gos. zapoved.* [Proceed. the Voronezh State Reserve]. 1957. P. 171–183.

Zhigal'skii O. A. Analiz populyatsionnoi dinamiki melkikh mlekopitayushchikh [Analysis of the population dynamics of small mammals]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2002. Vol. 81, no. 9. P. 1078–1106.

Zhigal'skii O. A. Dinamika populyatsii krasno-seroi polevki v Zapadnom Sayane [Dynamics of the population of the red-gray voles in the Western Sayan]. *Geografiya i prirod. resursy* [Geography and natural resources]. 2013. No. 2. P. 103–109.

Zhigal'skii O. A., Belan O. R. Prostranstvenno-vremennaya dinamika polevok v geterogennykh mestoobitaniyakh Iremalskogo gornogo massiva [Spatial-temporal dynamics of voles in heterogeneous habitats of the Iremel mountain range]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2004. No. 2. P. 1–8.

Zhigal'skii O. A., Belan O. R. Sopryazhonnyi analiz prostranstvennoi i demograficheskoi struktury naseleeniya krasno-seroi polevki v geterogennykh mestoobitaniyakh [Conjugated analysis of the spatial and demographic structure of the population of the red-gray voles in heterogeneous habitats]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2006. Vol. 85, no. 11. P. 1370–1381.

Ishibashi Y., Saitoh S., Kawata M. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and demographic and genetic consequences: A review. *Res. Popul. Ecol.* 1998. Vol. 40. P. 39–50.

Ishibashi Y., Saitoh S., Abe S., Yoshida M. Kin-related social organization in a winter population of the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Res. Popul. Ecol.* 1998. Vol. 40. P. 51–59.

Kalela O. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A.* 1957. Vol. 4. P. 7–60.

Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. I'bersicht iiber das Vorkoniraen von Kleinsiuigern anf verschiiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnland. *Suomal. tiedeakat. toim.* 1971. Ser. A 4. 185 p. (in German).

Kawata M. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Cle-*

thronomys rufocanus bedfordiae. *J. Anim. Ecol.* 1985. Vol. 57. P. 217–235.

*Kawata M.* Mating success, spatial organization, and male characteristics in experimental field populations of red-backed vole *C. rufocanus bedfordiae*. *J. Anim. Ecol.* 1988. Vol. 57. P. 217–235.

*Mela A. J., Kivirikko K. E.* Suomen luurankoiset (Vertebrata Fennica). Porvoossa, 1909. 532 p. (in Finnish).

*Saitoh T.* Sexual differences in natal dispersal and philopatry of the gray-sided vole. *Res. Popl. Ecol.* 1995. Vol. 37. P. 49–57.

*Viitala J.*, Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocamus* (Sund) and *Microtus agrestis* (L.). *Ann. Zool. Fennici.* 1977. Vol. 14. P. 53–93.

*Ylönen H., Viitala J.* Social organization and habitat use of introduced populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) in Central Finland. *Z. Säugetierk.* 1987. Vol. 52. P. 354–363.

Received March 04, 2018

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Ивантер Эрнест Викторович**

заведующий кафедрой зоологии и экологии  
Института биологии, экологии и агротехнологий,  
член-корр. РАН, д. б. н., проф.  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: ivanter@petsu.ru

### **Жулинская Ольга Юрьевна**

аспирант кафедры зоологии и экологии  
Института биологии, экологии и агротехнологий  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: zhulinskaya@petsu.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Ivanter, Ernest**

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

### **Zhulinskaya, Olga**

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