

Т. В. КОШКИНА

(T. V. KOSHKINA)

**Экологическая дифференциация вида на примере
красной полевки тайги Салаирского кряжа**
Ecologic Differentiation of Species; the Vole as an Example

[с 8 таб. и 4 рис.]

The study was carried out on the vole *Clethrionomys rutilus salairicus* collected in the foothills of Salair Ridge in spring and summer, 1962—1965 (n = 6295 specimens). Three ecologic populations were studied in 1 — taiga, 2 — secondary mixed woods and 3 — small areas of woods in the farmland. The environmental conditions were diverse, the best in the taiga and the worst in the woods. Population numbers of the studied vole in the taiga were the highest and constant; in the small woods — the lowest and fluctuating (Fig. 1, Table 2). The reproductive potential of females was higher in the worse environment i.e. in the small woods (Tables 4—7, Figs 2—4). A pronounced dependence was demonstrated between the indexes of reproduction and the density of vole population. In the process of long-term evolution of population, specific regulatory mechanisms were formed which are aimed at maintenance of dynamic equilibrium between the environment resources and the animal numbers. The highest degree of equilibrium between the vole population and the environment was observed in the taiga, the lowest in the rigid conditions of small woods. Under optimal circumstances these mechanisms prevent overcrowding, while in the woods they allow the existence of species in spite of high mortality. The vole populations from different forest ecosystems were markedly different. In the taiga i.e. within one ecosystem, the differentiation between local and elementary populations was found in separate years. The differences disappeared during massive appearance, when the numbers and the ecologic situation of individual populations were levelled.

I. ВВЕДЕНИЕ

Детальное изучение популяционной структуры вида, его экологической дифференциации необходимо для понимания многих вопросов экологии и эволюции животных, уточнения систематики вида. Это направление экологии начинает интенсивно развиваться лишь в самое последнее время.

В настоящей статье мы рассматриваем экологическую дифференциацию населения красной полевки на сравнительно небольшой территории. Стационар площадью около 50 кв. км. занимает участок крупного таежного массива Салаир-

ского кряжа и примыкающего к нему культурного ландшафта лесостепного характера (пос. Новостройка Прокопьевского р-на Кемеровской обл.). Материал собран в течение четырех весенне-летних периодов в 1962—1965 гг. (во время экспедиционных работ биологической группы Института полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР, начальник Н. Н. Горчаковская). Использованы данные отлова давилками и живоловками 6293 красных полевков. Распределение этого материала по годам и различным популяциям показано в табл. 1. Учеты полевков проводились с мая по июль-август на линиях давилок, выставляемых на двое суток. В каждой линии было по 25 ловушек на расстоянии примерно 5 м одна от другой; приманка стандартная — корочки черного хлеба с подсолнечным маслом. Все добываемые зверьки подвергались детальной зоологической обработке: взвешиванию, измерению длины, определению возраста по наличию и развитию корней зубов и стадиям ювенильной линьки, описанию генеративных органов. Половозрелость самцов устанавливали по величине семенников и их придатков и наполнению семенных пузырьков (с выборочной проверкой на сперматогенез). У самок отмечали течку по открытию влагалища, но к размножающимся относили лишь самок беременных, кормящих и с плацентарными

Таблица 1.

Количество красных полевков, исследованных в разных популяциях по годам (по данным отлова давилками и живоловками).

Формации	Г о д ы				всего
	1962	1963	1964	1965	
Черневая тайга	360	317	533	523	1733
Вторичные смешанные леса	584	952	1049	818	3403
Островной хвойный лес	294	361	121	381	1157
Всего	1238	1630	1703	1722	6293

пятнами в матках. Величину выводка определяли по числу эмбрионов (резорбирующиеся в расчет не принимались), количество выводков — по темным пятнам от разных генераций к концу периода размножения.

«Сеголетками» или «полодыми» полевками мы называем зверьков, родившихся весной и летом текущего года независимо от их половозрелости и участия в размножении (возраст их в период наших работ не превышал 3—4 месяцев). «Перезимовавшие» или «старые» полевки родились весной и летом предыдущего года, возраст их в полевой сезон — 9—15 месяцев.

При выделении экологических популяций разных градаций мы придерживаемся принципа Н. П. Наумова (1963) и терминологии, предложенной П. А. Пантелеевым (1963). Салаирский кряж составляет лишь часть территории, занимаемой одной географической популяцией красной полевки. Территорию кряжа населяет один подвид — *Clethrionomys rutilus salairicus* (Egorin, 1936) (Громов, 1963). Население красной полевки таежного массива Салаира с одной стороны и островных лесов прилегающего культурного ландшафта и лесостепи с другой мы относим к разным ландшафтными попу-

ляция м. Ландшафтные популяции распадаются в свою очередь на отдельные местные популяции. В таежном массиве мы изучали местные популяции черневой тайги и вторичного смешанного леса. Среди островных лесов регулярные наблюдения проводили за одной местной популяцией, населяющей остаток хвойного и смешанного леса, окруженного культурным ландшафтом. В пределах местных популяций можно выделить популяции элементарные; последние достаточно отчетливо выражены лишь во вторичных смешанных лесах.

В дальнейшем анализ сходства и отличий в экологии изучаемых популяций красной полевки покажет обоснованность их выделения и принятой классификации. Вначале рассматриваются отдельные экологические особенности красной полевки параллельно в разных популяциях; затем дается анализ популяционных механизмов динамики численности, их специфики и адаптивного значения для каждой из изучаемых популяций.

II. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

В изучаемом природном районе зима отличается исключительной многоснежностью (высота снежного покрова в лесу достигает 1,5—2 м). Сезонного промерзания почвы здесь не бывает. Сход снега приходится обычно на апрель и начало мая. Вегетационный период продолжается 150—160 дней. В июне и июле преобладает теплая сухая погода; летние осадки приходятся главным образом на август. Температурные условия летних сезонов были близки все годы нашей работы на Салаире. В 1965 г. весна была более ранней и теплой, чем в другие годы. Весенне-летние сезоны 1962 и 1964 гг. были умеренно влажными, а 1963 и 1965 гг. — засушливыми.

Основные лесобразующие породы тайги — пихта и осина; второстепенные — ель и береза, единичен — кедр. Во втором ярусе обильна рябина. Сомкнутость крон древостоя не превышает 0,4—0,6; среди леса обычные редины и прогалыни. Осветленность леса и плодородие почвы благоприятствуют буйному развитию подлеска и травяного покрова. В подлеске желтая акация, черемуха, красная и черная смородина, калина, бузина, крушина, малина. Травяной покров отличается большим разнообразием видового состава, высокой биомассой, многоярусностью, мощностью высокотравья и обилием плодоносящих видов. Велики фаутиность и захламленность леса, что создает высокую защитность местобитаний. Зимой мощный снежный покров обеспечивает устойчивость микроклимата приземного яруса и дает хорошую защиту зверькам. Семена и плоды древесных пород и травянистых растений и вегетативные части трав обеспечивают население лесных полевков богатыми запасами пищи.

Леса стационара в прошлом представляли единый таежный массив. В настоящее время в результате деятельности человека они в различной степени изменили свой облик; можно выделить три формации достаточно хорошо различающиеся по комплексу условий, в том числе и по фауне.

1. Черневая тайга. Коренная тайга центральной части кряжа на расстоянии не менее 5—7 км от культурного ландшафта, мало затронутая деятельностью человека. Ее составляют осиново-пихтовые леса с преобладанием последней породы; есть примесь ели и кедра. Эта формация леса наиболее оптимальна для красной полевки обладая наилучшими защитными и кормовыми условиями: сильнее расчленен микрорельеф, выше фаутиность и захламленность леса, больше семян и плодов, чрезвычайно мощно развито высокотравье.

2. Вторичные смешанные леса. Полоса лесного массива шириною

3—4 км, примыкающая к культурному ландшафту, где лес сильно изменен деятельностью человека. Характерны разнообразие растительных ассоциаций и большая мозаичность в их распределении. Преобладают осиново-пихтовые и осиновые леса, возникшие на месте старых рубок. В леса вкраплены многочисленные, но небольшие по площади вырубки, находящиеся на разных стадиях зарастания. Значительно большую роль играют здесь мелколиственные породы — осина, береза. В этих лесах обычно пасут скот. По сравнению с черневой тайгой вторичные смешанные леса моложе по возрасту, расчлененность микрорельефа и захламленность в них слабее, а кормовые ресурсы не столь богаты и устойчивы.

3. Островные леса. Остатки хвойного и смешанного леса сохранились в виде редких островов среди открытого культурного ландшафта на расстоянии 1—3 км от описанного сплошного таежного массива. Систематический сбор материала проводился в одном из таких островных лесов, наиболее крупном по площади (700 га у пос. Керлегеш). Кроме того, среди полей и лугов встречаются собственно колки лесостепного характера — березовые, сосново-березовые и сосново-осиновые, где материал для сравнения собирался эпизодически в небольшом объеме в 1962 и 1965 гг.

Островной лес у пос. Керлегеш отделен от таежного массива полями и водохранилищем шириною 200—800 м. Вода и открытые пространства служат преградой, в значительной степени изолирующей население таежных полевков этого островного леса. Преобладает молодой и средневозрастной пихтарник с редким подлеском и довольно бедным травяным покровом. Встречаются небольшие участки осиново-пихтового и редкого соснового леса, а также прогалины с более богатым травяным покровом и кустарниками. Рельеф сглажен, микрорельеф выражен слабо, захламленность низкая. Островной лес окружен пионерлагерями и поселками, он служит излюбленным местом отдыха для приезжих горожан. В связи с этим здесь много дорог, троп, лужаек; трава местами бывает вытоптана, а валежник систематически выбирается для топлива. Чередование лесных участков, редки и открытые пространства благоприятно для гнездования и охоты хищных птиц; здесь обычны пустельги, совы. Все это определяет значительно худшие кормовые и в особенности защитные условия леса по сравнению с таежным массивом.

III. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

На Салаире красная полевка постоянно и резко доминирует среди мелких грызунов как в таежном массиве, так и в островных лесах. Так, в годы «пика» (1963) и минимума (1964) этот вид составлял среди пойманных на стационаре давилками мелких грызунов соответственно 63,4 и 93,8% в черневой тайге, 47 и 86,8% во вторичных смешанных лесах и 64,7 и 71,4% в островном лесу.

Характер сезонных и многолетних изменений численности красной полевки разных популяций показан на рис. 1, табл. 2 и 3. Такие черты, как резкое доминирование красной полевки, высокий уровень и устойчивость численности ее по годам, кратковременность и малая глубина, депрессий, сравнительно равномерное распределение по территории, синхронность изменений численности в большей или мень-

шей степени свойственны всем изучаемым популяциям этого вида. Отмеченные особенности экологии, характерные для данной географической популяции красной полевки, наиболее ярко проявляются в местной популяции черневой тайги. Эта формация является основной на таежном Салаире и Кузнецком Алатау и служит оптимальным местообитанием для таежных полевков.

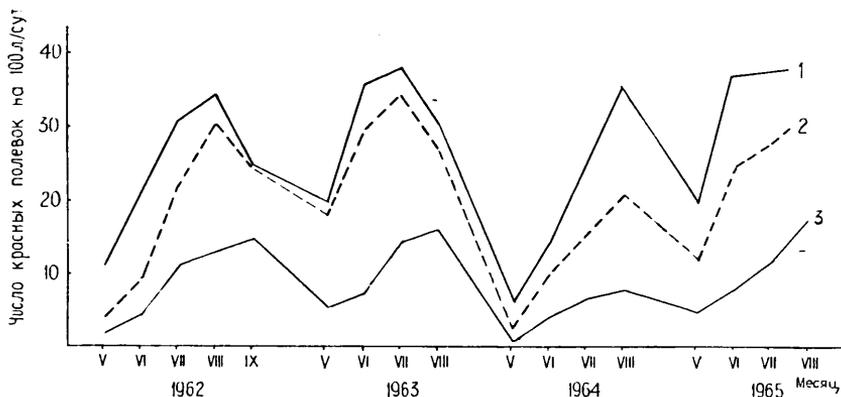


Рис. 1. Динамика численности красной полевки в трех популяциях. 1 — черневая тайга, 2 — вторичные смешанные леса, 3 — островной хвойный лес.

Таблица 2.

Пределы и амплитуда колебаний численности красных полевков разных популяций.

Формации	Число красных полевков на 100 лог/сут				Кратность колебаний по годам	
	в мае		в конце лета		в мае	в конце лета
	мин.	макс.	мин.	макс.		
Черневая тайга	6,3	20,0	34,5	38,1	3,2	1,1
Вторичный смешанный лес	2,5	18,7	20,9	34,5	7,5	1,6
Островной лес	0,9	5,5	7,8	17,5	6,1	2,2

По территории черневой тайги население красной полевки распределяется довольно равномерно (в пределах нашего стационара). Различия в показателях относительной численности вида в отдельных участках тайги обычно не превышает полуторакратного размера. Оптимальность и значительная однородность условий местообитания определяет слабую экологическую дифференциацию вида в пределах

данной формации. Здесь нет «временных микропопуляций» (по терминологии Н. П. Наумова, 1963), где зверьки полностью вымирают в период депрессии. Средние показатели относительного обилия красной полевки в черневой тайге в мае, до выхода молодняка, колебались по годам от 6,3 до 20^{0/0}, т. е. в трехкратном размере; однако в течение лета плотность популяции выравнивалась, ежегодно достигая в период сезонного «пика» примерно одинаковых показателей: 34,5—38 красных

Таблица 3.

Изменения численности мелких млекопитающих в целом и красной полевки в частности, в разных местообитаниях во вторичных смешанных лесах (по данным относительных учетов в постоянных участках).

Год	Месяц	Елово-пихтовый лес			Осиново-пихтовый лес			Осинники			Вырубки		
		л./с.	на 100 л./сут.		л./с.	на 100 л./сут.		л./с.	на 100 л./сут.		л./с.	на 100 л./сут.	
			1	2		1	2		1	2		1	2
1962	V						300	9,7	7,3	450	11,5	2,8	
	VI			900	18,4	17,8	700	13,0	8,0				
	VII	100	31,0	27,0	200	32,0	24,5	300	34,3	20,3	575	30,6	12,3
	VIII	200	39,0	30,5	200	39,0	30,5						
	IX	150	47,3	32,0	200	52,5	35,0	100	37,5	15,0	450	47,0	23,3
1963	V	100	35,0	26,0	100	29,0	18,0	100	22,0	18,0	250	37,2	11,6
	VI	200	38,0	25,5	200	67,0	29,5	200	48,5	32,5	150	39,3	14,0
	VII	200	59,5	39,5	200	64,0	36,5	200	54,5	28,5	200	49,0	17,5
	VIII	200	42,5	27,0	200	55,0	30,5	200	45,0	23,5	200	42,0	21,5
1964	V	350	6,0	5,7	650	3,4	2,9	200	1,0	0,5	400	1,0	0
	VI	300	10,7	10,3	300	16,7	16,3	300	9,7	8,7	600	4,2	2,7
	VII	200	21,0	20,5	300	24,0	22,0	700	13,7	13,3	350	7,4	4,6
	200	200	26,0	23,5	200	37,5	35,5	600	17,0	16,0	300	20,0	13,5
1965	V	200	8,0	7,0	300	11,4	9,7	600	9,0	4,6	200	6,5	3,5
	VI	150	43,3	34,0	200	34,0	27,0	500	25,2	20,4	250	28,8	19,6
	VII				200	42,0	34,5	200	24,0	20,0	100	26,7	22,0

л./с. - количество ловушко/суток, 1 - все зверьки, 2 - красная полевка

полевков на 100 ловушко-суток (рис. 1). Для восстановления численности полевков после весеннего минимума требуется лишь один сезон. Причем даже в год весенней депрессии численности зверьков сезонных «пик» наступал рано — в конце июля — начале августа, в другие годы он наблюдался месяцем раньше. Таким образом в черневой тайге заметных подъемов и падений численности полевков, нет; ежегодно в летние периоды плотность популяции, видимо, достигает максимальных для данного местообитания пределов, сохраняя значительную стабильность.

Во вторичных смешанных лесах уровень численности красной полевки ниже, а амплитуда колебаний численности шире (рис. 1, табл. 2). Попадаемость красной полевки в мае колебалась от 2,5 до 18,7%, т. е. в 7,5 раза, а в период сезонных пиков от 20,9 до 34,5% — в 1,6 раза. Сезонный пик численности наступал на 2—4 недели позже, чем в черневой тайге. Популяция красной полевки этой, разнородной по условиям формации, неоднородна. В свою очередь она распадается на популяции более мелкого ранга — элементарные, приуроченные к различным станциям. Значительная, более дробная экологическая дифференциация красной полевки в пределах вторичных смешанных лесов проявляется как в различной степени доминирования и уровне численности вида (табл. 3), так и по другим показателям (см. ниже).

Наиболее резкое преобладание красной полевки характерно для хвойного леса и наименьшее — для вырубок. Временны лишь популяции вырубок: весной в год депрессии красная полевка там исчезала, но с выходом молодняка эти места вновь быстро заселялись из окружающего леса. Различия в обилии полевок отдельных элементарных популяций больше всего в периоды снижения численности зверьков. Так, весной 1964 г. красные полевки отсутствовали на вырубках, а в осинниках они попадались в 6—10 раз реже, чем в смешанных и хвойных лесах (табл. 3). Восстановление численности полевок после депрессии в разных станциях происходило с неодинаковой скоростью: в течение одного сезона в смешанном лесу, двух сезонов — в хвойном лесу и трех — в осинниках. К году «пика» численность зверьков в разных станциях выравнивалась. Так, в 1963 г., в период сезонного «пика» колебания в показателях обилия красных полевок в разных типах леса были совсем незначительными — от 32,5 до 39,5% и лишь на вырубках попадаемость этого вида не превышала в среднем 21,5%.

Выравнивание численности зверьков по мере ее нарастания характерно и для всего таежного массива в целом (рис. 1). Так, весной 1962 г. попадаемость красной полевки во вторичных смешанных лесах была в 2,6 раза ниже, чем в черневой тайге. К осени того же года численность полевок в обеих формациях сравнялась; на близком уровне она осталась и на следующий год «пика» (рис. 1). Различия в обилии полевок снова возрасли в 1964 г. — год относительного минимума; затем заметно сократились на следующий год, в период подема численности зверьков.

В островном лесу численность красной полевки постоянно гораздо ниже, чем в тайге (рис. 1), а нарастание ее продолжительнее: сезонные «пики» наступают ежегодно не ранее, чем в августе. Попадаемость полевок в мае колебалась по годам от 1,3 до 5,5%; в конце

лета — от 7,8 до 17,5%. Отличия в относительной численности красной полевки островного леса и черневой тайги достигали 6,5 кратного размера в мае и 4,5 кратного — в период сезонных пиков. Амплитуда колебаний численности по годам в островном лесу, шире, чем в тайге (табл. 3).

IV. РАЗМНОЖЕНИЕ

1. Величина выводка

Это наиболее устойчивый показатель интенсивности размножения полевок. Однако и по этому признаку популяции красной полевки достаточно четко отличались друг от друга (табл. 4). По годам величина выводка изменялась в одинаковом направлении во всех трех популяциях, будучи минимальной в год «пика» численности зверьков (1963 г.) и максимальной в год депрессии (1964 г.). Средние размеры выводка перезимовавших самок варьировали по годам в черневой тайге — от 5,44 до 6,78, во вторичных смешанных лесах — от 6,39 до 7,33 и в островном лесу — от 6,85 до 8,22. Как у старых, так и у молодых самок средняя величина выводка бывала самой низкой в черневой тайге, самой высокой — в островном лесу (табл. 4); в этих популяциях ни разу не наблюдалось перекрытия средних размеров выводков. Максимальная величина выводков у старых самок, обитающих в черневых, вторичных смешанных и островных лесах достигала соответственно 7,8 и 9 детенышей в год «пика» и 10, 11 и 12 в год депрессии численности. Максимальная величина выводков молодых самок не превышала 7—8 в черневой тайге, а во вторичных смешанных и островных лесах она достигала 10—11. В одной и той же популяции выводки молодых самок всегда значительно меньше по размерам по сравнению с перезимовавшими. Однако в годы подъема численности полевок молодые самки в островных лесах приносили не только не меньшие, но и нередко более крупные выводки, чем перезимовавшие в тайге (табл. 4).

2. Сезон размножения и количество выводков

В районе исследований наиболее ранние встречи беременных самок красной полевки приходится на первые числа мая, наиболее поздние — на первую половину сентября. Продолжительность периода массовой беременности взрослых самок колеблется в пределах от 2 (июнь-июль) до 3—4 (май-август) месяцев.

Продолжительность сезона размножения красной полевки больше всего в островном лесу и наименьшая — в черневой тайге. Эти различия резко проявляются в годы подъема численности зверьков (1963, 1965), сглаживаясь в годы снижения (1962, 1964). Различная длитель-

ность репродуктивной активности определялась вариациями в сроках как затухания размножения в конце лета, так и начала весной. Например, в 1965 г. первые молодые красные полевки, только что вышедшие из нор, были пойманы 12—13 июня в черневой тайге и 1 июня во вторичных смешанных лесах. В островном пихтовом лесу выход мо-

Таблица 4.

Вариации величины выводка красной полевки в разных популяциях по числу эмбрионов (данные отлова за июнь, июль и начало августа).

Год	Участки	Возр.	Число данных	Величина выводка												Средн.
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1963	Черневая тайга	перезимовавшие	27	1	1	1	11	8	5							5,44
	Вторичный смешанный лес		49			1	2	12	22	10	2				6,39	
	Островной пихтовый лес		13					2	3	4	3	1			6,85	
1964	Черневая тайга	перезимовавшие	22	2				2	3	7	5	2	1		6,78	
	Вторичный смешанный лес		30					3		15	10	1		1	7,33	
	Островной пихтовый лес		9							3	4	1			1	8,22
1965	Черневая тайга	перезимовавшие	33				1	1	13	14	4				6,57	
	Вторичный смешанный лес		47				3	4	17	13	7	2		1	6,60	
	Островной пихтовый лес		18							1	8	4	4	1	7,78	
1964	Черневая тайга	сеголетки	32				3	11	6	10	2				5,91	
	Вторичный смешанный лес		103	2	1		3	8	31	33	17	5	2	1	6,65	
	Островной пихтовый лес		11				1		1	2	3	3	1		6,73	
1965	Вторичн. смеш. леса	сеголетки	19				2	3	4	7	3				5,31	
	Островной пихтовый лес		44				1	1	3	10	24	4		1	6,61	
	Островные сосново-березовые и сосново-осинов. леса		29					1	2	10	9	6		1	6,69	

лодняка из нор, по-видимому, начался с середины мая, так как во время первых здесь учетов зверьков 1—2 июня попались уже половозрелые молодые самец и самка, причем в матке самки оказались эмбрионы 4-дневного возраста. Соответственно значительно отличались

в разных популяциях сроки массового выхода молодняка и окончания ювенильной линьки зверьков (табл. 5).

В тайге включение в размножение перезимовавших самок было растянутым по срокам: в середине июня встречались самки кормящие, беременные на разных стадиях и еще яловые. В островном лесу размножение было ранним и более дружным: уже в конце мая все перезимовавшие самки были беременными или кормящими. Обычно считают, что начало размножения мелких грызунов весной целиком обусловлено ходом весны и сроками схода снежного покрова. По нашим наблюдениям отличия в сроках начала размножения в разных популяциях красной полевки лишь отчасти были связаны с этими явлениями. В черневой тайге, более затененной по сравнению со вторичными смешанными лесами, весенние фенологические явления действительно наступали на 5-7 дней позже. Однако запоздание там начала размножения красной полевки бывало значительно резче, и в год «пики» достигало 2—3 недель. В участках густого пихтача островного

Таблица 5.

Рост и участие в размножении саголеток красной полевки в трех популяциях (по данным отлова зверьков давилками в последней декаде июня и в июле).

Формации	Даты	Количество всех добытых зверьков	% молодых	Даты	Количество молодых зверьков	% перелинявших
Черневая тайга	13-15. VI	62	19,4	2-3. VII	99	1,1
				28-31. VI	133	17,3
Вторичные смешанные леса	1-10. VI	67	58,2	25-27. VI	71	46,5
Островной пихтовый лес						

леса, где размножение зверьков ежегодно начиналось рано, снег сохранялся даже на несколько дней дольше, а трава росла медленнее, чем в светлых осинниках и на вырубках таежного массива. В год подъема численности зверьков (1965 г.) даже сухая и теплая весна, ранний сход снега — в апреле и ускоренная вегетация растительности не вызвали более раннее размножение красной полевки в тайге. В этот год в черневой тайге и на вырубках среди нее размножение полевок началось много времени спустя после полного схода снега, просыхания почвы и начала вегетации трав. Массовый выход молодняка происходил здесь во второй половине июня — в разгар буйного летнего развития растительности, массового цветения одних и отцветания и начала плодоношения других видов. В островном пихтовом лесу в период массового выхода молодняка в конце мая — начале июня лес имел еще вполне весенний облик, трава под густым пологом не успела вырасти, преобладали ранневесенние виды.

Повидимому, имеется зависимость между плотностью перезимовавшей популяции полевок и сроками начала размножения последних. Это подтверждается и при сравнении начала размножения красной полевки в одной популяции в годы с разным уровнем численности зверьков. Так, массовый выход молодняка красной полевки во вторичных смешанных лесах приходился на первую декаду июня в 1962 и 1964 гг. (относительная численность в мае 2,5—4%) и на вторую декаду июня в 1963 г. и 1965 гг. (11,5—19% попадания). При этом сколько нибудь заметного соответствия сроков начала размножения красной полевки и метеорологических особенностей весны в данные годы не наблюдалось.

Запоздание начала размножения зверьков на 3 недели описала Godfrey (1965) для переуплотненной популяции *Microtus agrestis*, (стационар Оксфордского Ун-та).

Можно предполагать, что весной при высокой плотности половозрелых зверьков больше времени требуется на их перераспределение по территории, закрепление на постоянных участках, создание определенной сложной структуры популяции, при которой возможно включение в размножение всех перезимовавших самок. Это задерживает начало размножения и определяет растянутость сроков включения в размножение отдельных самок.

Позднее начало размножения в популяциях красной полевки сопровождалось ранним его прекращением. Более раннее затухание размножения мелких грызунов в годы «пика» — хорошо известное явление.

По нашим наблюдениям период массового размножения красной полевки в черневой тайге по сравнению с островным лесом был на 1—1,5 месяца короче в годы подъема и «пика» численности зверьков и на полмесяца — в годы ее снижения.

В тайге короткий период размножения сочетался с растянутостью сроков появления выводков. При высокой численности зверьков в тайге повторная беременность большинства самок наступала лишь в конце лактационного периода или после его окончания и перехода детенышей к самостоятельному образу жизни. В связи с этим вторые выводки появлялись здесь лишь через 35—45 дней после первых. В островных же лесах повторная беременность старых самок наступала сразу же после рождения детенышей первого выводка, в начале периода их кормления. Таким образом промежуток между появлением последовательных выводков составлял всего 20—25 дней.

Различия в продолжительности сезона размножения и промежутках между появлением выводков определяют существенные отличия в количестве выводков за сезон. Так, старые самки приносили пре-

имущественно по 2—3 выводка в черневой тайге и по 3—4 — в островном лесу, а молодые соответственно лишь по одному выводку в первой популяции и по 2—3 — во второй.

3. Скорость созревания и степень участия в размножении сеголеток

Этот показатель интенсивности размножения наиболее лабилен. По годам степень участия в размножении молодых зверьков изменяется в одном и том же направлении во всех популяциях, будучи максимальной в год депрессии численности и минимальной в год «пика». Амплитуда этих изменений по годам в тайге значительно шире, чем в островном лесу. Так, среди отловленных летом молодых самок размножающиеся составляли в разные годы от 0 до 67,2% в тайге и от

Таблица 6.

Участие в размножении молодых красных полевок в разных местообитаниях во вторичных смешанных лесах.

Формация	Год	% осголеток весом 18 г и выше		Масс. вес осголеток		% половозрелых осголеток		% осголеток в разн. популяции		Число красных полевок на 100 л./сут.		Количество осголеток, добытых	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	май	июль	♀♀	♂♂
Черневая тайга	1962	9,3	2,3	24,5	23,5	4,8	0,0	28,5	0,0	11,2	30,8	104	102
	1963	0,0	0,0	17,0	17,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	32,5	71	70
	1964	22,6	10,2	24,0	23,5	62,7	54,6	77,4	62,9	6,3	22,1	75	86
	1965	2,1	0,0	18,0	17,5	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	37,1	173	133
Вторичные смешанные леса	1962	18,5	7,6	27,5	28,5	20,2	6,9	36,1	12,2	4,1	22,0	168	217
	1963	0,5	1,5	18,0	18,5	0,0	0,0	0,0	0,0	19,0	34,4	233	276
	1964	52,6	27,8	29,0	26,0	67,2	56,5	85,4	85,0	2,0	15,9	201	246
	1965	5,4	0,9	23,0	18,5	9,3	0,6	21,9	4,3	11,8	28,0	270	318
Островной хвойный лес	1962	41,5	18,0	29,5	24,0	45,4	25,0	81,0	60,0	1,7	11,3	108	109
	1963	30,2	10,5	27,5	24,5	37,3	19,1	45,2	43,3	5,5	14,4	51	68
	1964	44,0	26,7	25,5	23,5	72,0	68,9	84,6	95,3	1,8	6,6	25	45
	1965	39,7	35,0	29,0	27,5	56,9	49,1	81,6	82,1	5,0	17,5	118	141

37,3 до 72% в островном лесу. Таежная популяция всегда отличалась наименьшей скоростью созревания молодняка. В черневой тайге лишь в один сезон из четырех — в год минимума (1964 г.) молодые зверьки быстро созревали и в массе принимали участие в размножении в то же лето; только летом этого года в размножающейся части популяции преобладали молодые зверьки (табл. 6). В другие годы созревали и размножались в то же лето лишь единичные молодые самки наиболее ранних выводков (1962 г.), либо весь молодняк оставался неполовозрелым до следующей весны (1963 и 1965 гг.), а единственными производителями оставались перезимовавшие. В последнем слу-

чае у всех молодых самок влагалища были закрыты, матки оставались нитевидными, у молодых самцов диаметр семенников не превышал 2—3 мм, придатки совсем не развивались.

Во вторичных смешанных лесах полное отсутствие созревания молодняка наблюдалось лишь в 1963 — год «пика» численности. В других случаях зверьки в год их рождения в разной степени принимали участие в размножении (табл. 6).

В островном лесу массовое участие в размножении сеголеток наблюдалось ежегодно. При повышении численности не созревали молодые зверьки лишь более поздних летних выводков. Даже в год «пика» размножающаяся популяция состояла летом почти наполовину из сеголеток. В другие годы на долю молодых приходилось летом 81—84,5% среди размножающихся самок и 60—95% среди самцов. Для островного леса характерно чрезвычайно раннее созревание и включение в размножение молодняка. Красные полевки майских, июньских, а в год депрессии численности и июльских выводков начинают созревать и спариваться в первые же дни после выхода из нор. У самок, только что перешедших к самостоятельному питанию, еще не покинувших материнскую нору, весом 8—10 г и не начавших линять влагалища были уже открыты и матки несколько увеличены в размерах (возраст этих самок не превышал 18—25 дней). У самцов такого же возраста семенники достигали длины 6—7 мм. Беременность у самок наступала в возрасте 20—30 дней. Минимальный вес беременной самки 11 г, половозрелого самца — 15 г. Большинство молодых зверьков весом более 16 г и все свыше 20 г участвовали в размножении (рис. 2). Зверьки начинали размножаться задолго до окончания ювенильной линьки, встречались беременные самки в самых начальных ее стадиях.

Степень различий между популяциями красной полевки закономерно менялась по годам. Лишь в период повсеместной депрессии численности зверьков развитие молодняка протекало почти одинаково быстро во всех трех популяциях. Например, среди полевок, пойманных в июне и июле 1964 г., процент половозрелых среди молодняка варьировал в разных популяциях в пределах 62,6—72% среди самок и 54,6—68,9% среди самцов. Однако уже в первой половине августа того же года возникли заметные различия между популяциями: половозрелые зверьки стали составлять среди молодняка в тайге 25,3 (♀♀) и 12,5 (♂♂) а в островном лесу соответственно 68,2 и 62,1%. Это было связано с тем, что во второй половине лета созревание молодняка прекратилось в тайге, где численность стала высокой, но продолжалось в островном лесу при низком уровне там численности. Все другие годы наблюдений различия в развитии молодняка в таежном массиве и в островном лесу были очень резкими (табл. 5).

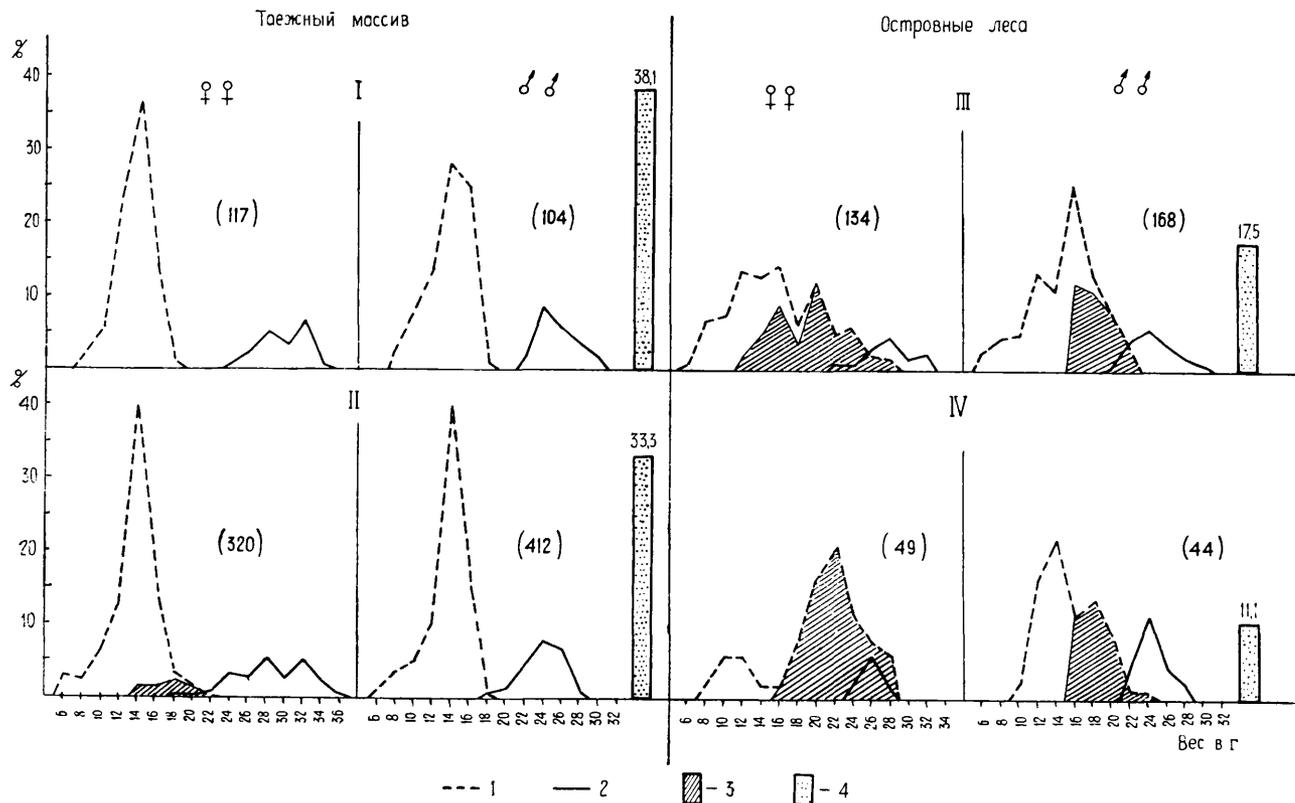


Рис. 2. Распределение красных полевков по весовым группам в разных популяциях и участии молодых в размножении летом 1965 г. (по данным отлова давилками с 25. VI. по 10. VIII).

I — черневая тайга, II — вторичные смешанные леса, III — островной хвойный лес, IV — островной осиново-березовососновый лес. 1 — сеголетки, 2 — перезимовавшие зверьки, 3 — размножающиеся среди сеголеток, 4 — число красных полевков на 100 ловушко-суток в конце июля. Цифры в скобках обозначают количество исследованных зверьков.

В двух популяциях таежного массива развитие сеголеток протекало сходно не только в период депрессии численности, но и в год «пика», когда в обеих популяциях все молодые зверьки оставались неполовозрелыми до весны следующего года.

Аналогичные изменения наблюдались и в отдельных элементарных популяциях вторичных смешанных лесов (табл. 7). В популяциях осинника и собственно смешанного леса сеголетки одинаково быстро созревали в период депрессии численности зверьков, как это было в первой половине лета 1964 г. Значительные расхождения в степени участия молодых зверьков в размножении возникали при неравномерном нарастании численности полевков в этих стациях, что наблю-

Таблица 7.

Соотношение полов среди сеголеток в разных популяциях красной полевки (по данным отлова с 21. VI. по 15. VIII).

Д а т ы		Смешанный лес /1/			Осинник /2/			Число красных полевков на 100 л./сут.					
Год	Мес.	н	♀ % размн.	н	♂ % размн.	колич. л./сут.	н	♀ % размн.	н	♂ % размн.	колич. л./сут.	1	2
1963	21. VI-10. VII	134	0	191	0	600	71	0	75	0	600	35,0	28,5
	21. VII-20. VII		0		0							29,5	32,5
1964	25. VI-13. VII	65	73,8	80	66,2	800	45	73,3	53	67,9	500	14,5	9,2
	2-19. VIII	49	38,6	74	21,6	400	51	59,0	59	32,2	700	29,5	16,0
1965	21. VI-10. VII	90	8,9	116	0,9	500	28	21,4	52	2,0	600	26,0	19,8
	28. VII-10. VIII	77	4,9	90	0	300	49	16,0	62	0	450	32,3	20,3

далось в конце лета 1964, летом 1965 г. В год «пика» (1963 г.) в обеих популяциях имела место одинаковая задержка созревания молодняка.

Таким образом, мы наблюдали обратную зависимость скорости созревания и степени участия в размножении молодых красных полевков от уровня их численности. Это отчетливо проявлялось как при параллельном сравнении разных популяций, так и при сопоставлении материала за разные годы (Кошкина, 1965). Подобная закономерность неоднократно отмечалась и ранее на примере других видов полевков (Chitty, 1952; Kalela, 1957; Кошкина, 1957; Zejda, 1961 и др.).

V. РОСТ МОЛОДНЯКА

Со скоростью созревания связана и интенсивность роста зверьков (табл. 5, рис. 2). В период депрессии численности во всех популяциях ускоренное созревание молодняка сопровождалось усиленным их рос-

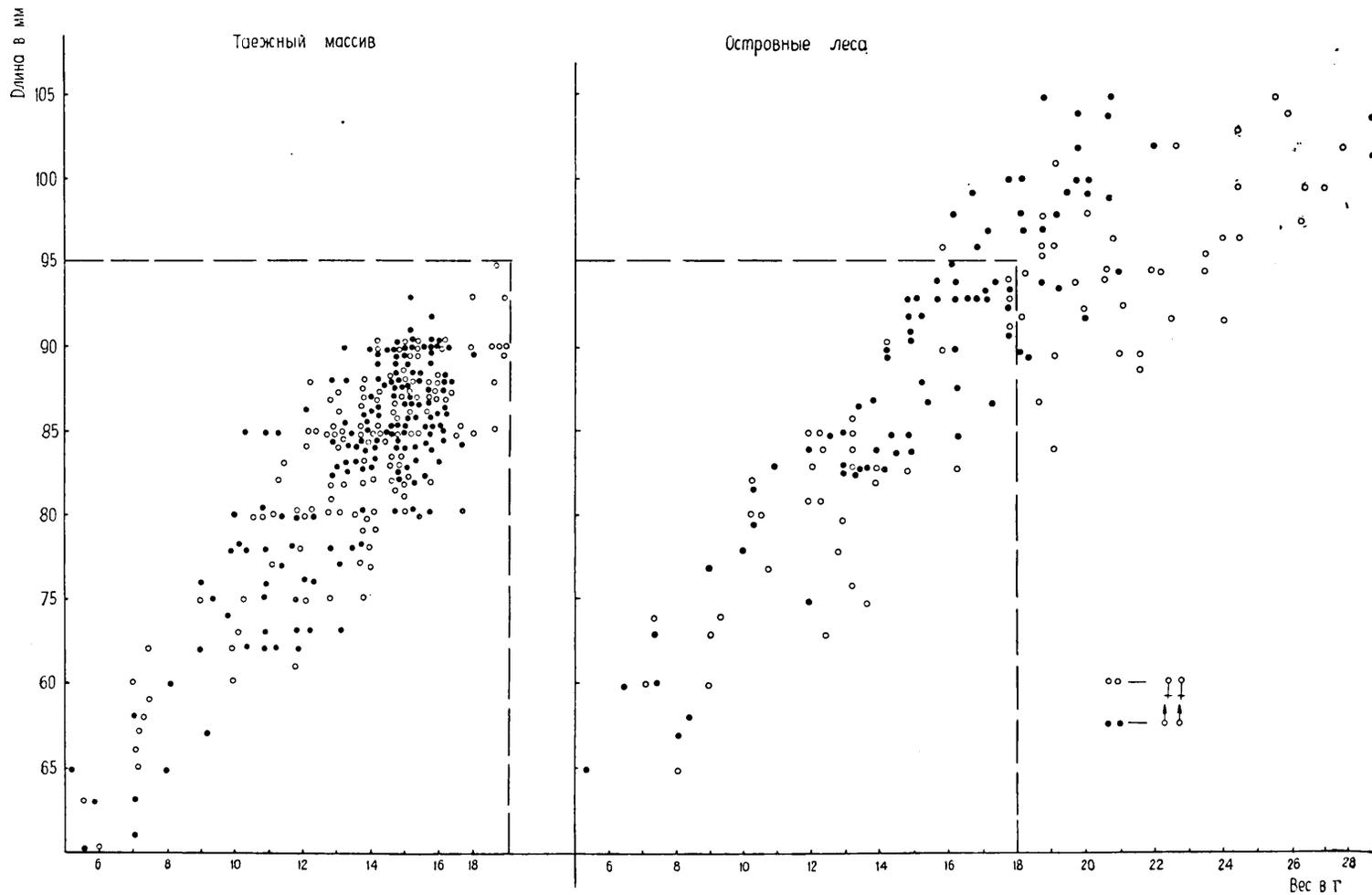


Рис. 3. Распределение молодых красных полевков по весу и длине тела в тайжном массиве и в островных лесах (по данным отлова с 25. VI по 15. VII).
1 — самцы, 2 — самки.

том. В годы подъема численности в таежном массиве, наряду с задержкой созревания молодых полевок, наблюдалось и раннее прекращение их роста (табл. 6). Так в 1965 г. в черневой тайге максимальный вес зверьков в возрасте 25—30 дней составлял 14—17 г, редко 18, больше он не увеличивался в течение всего лета. Это показало, как взвешивание меченых полевок, так и анализ распределения молодых по весовым группам (рис. 2).

Во вторичных смешанных лесах в годы «пики» лишь очень немногие молодые самки созревали и достигали веса 18—23 г. Самцы совсем не созревали и рост их прекращался так же рано, как и в черневой тайге.

В островных лесах ежегодно наряду с массовым созреванием зверьков наблюдался и усиленный, продолжительный их рост (рис. 2). Максимальный вес молодых самок достигал 29 г., самцов — 27,5 г. Кривые отображающие распределение молодых красных полевок разных популяций по весовым группам в летний период представляют собой совершенно разные фигуры: узкие остроконечные высокие пирамиды для таежных популяций и растянутые кривые с двумя или несколькими вершинами — для популяций островных лесов (рис. 2). Молодые и перезимовавшие полевки таежной популяции, отловленные в июле резко отличались друг от друга по весу; в островном же лесу в это время их невозможно было отличить без просмотра корней зубов, так как размеры зверьков обеих возрастных групп значительно перекрывались (рис. 2).

Не менее резко отличались сеголетки островных лесов и таежного массива по длине тела, как это показано на графиках соотношения веса и длины тела молодых красных полевок, пойманных в первой половине июля 1965 г. в разных популяциях (рис. 3). В это время максимальная длина молодых самок и самцов достигала 105 мм в островных лесах и 93—95 мм — в тайге. Вследствие чрезвычайно быстрого роста сеголеток в островных лесах длина тела большей части зверьков превышала там 90 мм. В тайге основная масса молодых зверьков имела длину от 83 до 90 мм, свыше чего вырастали лишь единичные экземпляры. Следовательно, в этих пределах рост сеголеток в тайге прекращался.

Анализ соотношения веса и длины тела молодых самок и самцов из разных популяций позволяет судить о степени упитанности зверьков. Предположение, что недостаточное питание и меньшая упитанность красных полевок в тайге могли обусловить задержку их созревания и роста не оправдалось. Коэффициент упитанности (отношение веса к длине тела) сеголеток в разных популяциях оказался очень близким. Так, летом 1965 г. в весовой группе красных полевок 11—15 г этот коэффициент составлял в тайге 0,17 и для самок и для самцов, а в

островном лесу соответственно 0,16 и 0,18. В более старшем возрасте среди зверьков весом 16—20 г, коэффициент упитанности сеголеток был равен 0,19 для зверьков обоего пола той и другой популяции. Таким образом, никакого истощения зверьков в тайге при высокой плотности популяции не наблюдалось.

По обоим показателям — и весу и длине тела, интенсивность роста сеголеток бывала максимальной в год депрессии численности и минимальной в год «пика» во всех популяциях. В островном лесу рост молодых зверьков всегда был наиболее интенсивным, варьируя по годам в сравнительно небольших пределах. Во вторичных смешанных лесах лишь в год депрессии (1964 г.) наблюдался не менее интенсивный рост молодняка, чем в островном лесу; в другие годы он резко снижался. В черневой тайге интенсивность роста сеголеток ежегодно была самой низкой. Для этой популяции по-видимому характерны более мелкие размеры сеголеток. Однако в размерах перезимовавших полевок разных популяций заметных отличий уловить не удается.

VI. ПОЛОВОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ

Соотношение полов особенно заметно варьирует среди молодых зверьков. Наиболее высокая доля самцов среди молодняка характерна для популяции островного леса, а самая низкая — для черневой тайги. В годы подъема и «пика» численности процент самцов среди сеголеток сокращался во всех популяциях, но соответствующие отличия между последними сохранялись. Например, в 1964 г. — год депрессии численности зверьков самцы преобладали в летних пробах из всех трех популяций, но наиболее резко в популяции островного леса (табл. 8). В период подъема численности летом 1965 г. среди добытых молодых зверьков в тайге преобладали самки, а в островном лесу — самцы. Эти различия в соотношении полов проявлялись среди половозрелого, и неполовозрелого молодняка (табл. 8). В группе перезимовавших красных полевок наблюдались аналогичные, но менее резкие отличия в соотношении полов. Так, среди старых зверьков, добытых в июне-июле 1965 г., самцы составляли 57,5% в черневой тайге, (добыто 129 экз.) и 64—65% в двух других популяциях (добыто 157 и 69 экз.).

Таким образом, доля самцов в популяции снижается с повышением уровня численности зверьков. Вероятно это связано с усилением гибели самцов при высокой плотности населения. К такому заключению пришла Godfrey (1955). Путем меченья зверьков в двух популяциях *M. agrestis* она показала, что в год «пика» численности выживаемость молодых самцов бывает ниже, чем самок.

Существенные отличия наблюдаются в возрастном составе отдель-

ных популяций красной полевки, особенно в период подъема численности зверьков. Среди красных полевок, пойманных в июле и первой декаде августа 1965 г. перезимовавшие составляли в черневой тайге 21,5% (самцы) и 20% (самки), а в островном лесу соответственно 8,2 и 9,5%. Более резкая убыль в числе перезимовавших зверьков в островном лесу связана, видимо, не с повышенной смертностью этой группы, а с более интенсивным размножением и большим пополнением популяции молодым.

К концу лета становились заметными различия в возрасте сеголеток. В первой половине августа 1963 и 1965 гг. выход молодняка из нор был еще интенсивным в островном лесу, но прекращался в тайге. В это время в черневой тайге уже совсем не попадались маленькие зверьки, недавно вышедшие из нор, весом менее 10—11 г (в островном лесу их удельный вес в популяции составлял 20%); очень редко встречались

Таблица 8.

Соотношение полов среди сеголеток в разных популяциях красной полевки (по данным отлова с 21. VI. по 15. VIII).

Годы	Формации	Все сеголетки			В том числе неполодозрелые		
		самки %	самцы %	количество	самки %	самцы %	количество
1964	Черневая тайга	46,5	53,5	340	42,2	57,8	213
	Смешанный лес	42,3	57,7	310	36,2	63,8	141
	Островной пихтовый лес	39,2	60,8	121	36,0	64,0	39
1965	Черневая тайга	53,1	46,9	326	53,1	46,9	326
	Смешанный лес	48,5	51,5	233	45,7	54,3	221
	Островной пихтовый лес	44,6	55,4	285	40,5	59,5	148

зверьки, еще не линявшие или находившиеся в начальных стадиях линьки. Большинство молодых полевок принадлежало к более ранним выводкам — линька у них закончилась, начали появляться корни зубов. Однако в это время — первая декада августа 1965 г. — старые самки еще размножались в тайге. Из 15 добытых здесь перезимовавших самок 7 оказались беременными, остальные — преимущественно кормящими. Таким образом отсутствие полевок самого младшего возраста в конце лета в черневой тайге не соответствовало продолжающемуся размножению и, следовательно, могло быть связано лишь с повышенной их гибелью. Подобное отсутствие молодых возрастных

груп отмечает Zejda (1961) в популяции европейской рыжей полевки с наиболее высокой плотностью населения в лесах Чехословакии. Гибель эмбрионов на последних стадиях и молодняка в гнездах в изолированной естественной популяции *M. agrestis* описала Godfrey (1955) в период «пика» численности. По ее данным в это же время в соседней популяции *M. agrestis*, где численность зверьков была еще невысокой и «пик» наступил на следующий год, выживаемость молодняка была нормальной. Резкое усиление именно ювенильной смертности наблюдали в экспериментальных переуплотненных популяциях мышей и полевков (Christian, 1963; Petruszewicz, 1963 и др.).

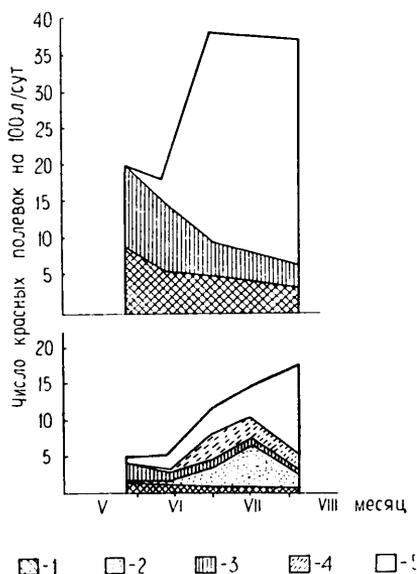


Рис. 4. Численность и возрастной состав популяции красной полевки летом 1965 г. 1 — перезимовавшие самки, 2 — молодые половозрелые самки, 3 — перезимовавшие самцы, 4 — молодые половозрелые самцы, 5 — неполовозрелый молодняк.

Таким образом популяции полевков с более высокой плотностью населения обычно бывают старше по возрасту. В наших условиях население красной полевки тайги было значительно старше населения островного леса как по относительному обилию перезимовавших полевков, так и по преобладанию среди сеголеток зверьков более ранних выводков.

Большие отличия наблюдались в динамике половозрелой части отдельных популяций красной полевки (рис. 4). В тайге в течение лета происходило резкое — с мая по июль в 2,5 раза — сокращение числен-

ности половозрелой части популяции, состоящей исключительно из перезимовавших зверьков. В островном лесу большая убыль перезимовавших полевок с избытком компенсировалась ускоренным массовым созреванием молодняка, в связи с чем к середине лета численность зверьков, участвующих в размножении, здесь в 2,6 раза возросла. Если в конце мая 1965 г. относительная численность размножающихся полевок в островном лесу была в 5 раз ниже, чем в тайге, то уже к концу июля она почти сравнялась в обеих популяциях, а в июле стала выше в островном лесу (рис. 4). В июле половозрелая часть населения красной полевки судя по данным отлова составляла 21,3% в черневой тайге и 72,4% в островном лесу.

VII. ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ И СМЕРТНОСТЬ ЗВЕРЬКОВ

Отличия в возрастном составе населения и интенсивность размножения зверьков определяют огромный диапазон изменчивости воспроизводительной способности популяции. Это наглядно показывают данные подсчета потомства одной перезимовавшей самки за сезон размножения. Учитывая все необходимые показатели, мы определили, что при отсутствии смертности в течение сезона 1965 г. одна старая самка должна была принести 17 детенышей в черневой тайге и около 190 — в островном лесу. Соответственно во столько же раз могла бы увеличиться численность красной полевки. В действительности попадаемость полевок в тайге увеличилась лишь в 1,6 раза, а в островном лесу в 3,5. Сопоставив эти цифры, найдем, что коэффициент смертности красной полевки летом 1965 г. составил 10,6 в популяции черневой тайги и 54,6 — в популяции островного леса. Следовательно, летом 1965 г. смертность красной полевки в островном лесу была в 5 раз выше, чем в тайге. Хотя эти цифры весьма относительны, они все же достаточно хорошо характеризуют резкие отличия между двумя популяциями.

Чрезвычайно высокую воспроизводительную способность популяции красной полевки островного леса надо считать адаптивной, обеспечивающей выживание вида в условиях высокой смертности.

VIII. АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Рассмотрим адаптивное значение отдельных явлений, наиболее характерных для таежных популяций красной полевки.

Отсутствие созревания сеголеток в годы высокой численности по-

левов имеет значение не только как регуляционный механизм, направленный на резкое сокращение репродуктивной способности популяции. Известно, что при созревании и размножении повышается энергетический обмен животных, в то же время смертность размножавшихся зверьков в последующий осенне-зимний период бывает очень высокой, переживают его в основном лишь неполовозрелые зверьки (Наумов, 1948; Шварц, 1959; Оленев, 1964 и др.). Поэтому успешность перезимовки популяции в целом в значительной мере зависит от достаточного накопления в ее составе к концу лета неполовозрелого молодняка. Таким образом, сохранение молодняка в неполовозрелом состоянии до весны следующего года создает полезную экономию в популяции: предотвращает чрезмерный рост численности в летний сезон, уменьшает внутривидовую конкуренцию, снижает уровень энергетического обмена зверьков, способствует их выживаемости в течение осенне-зимнего периода.

Такое явление, как ранняя приостановка роста молодых зверьков в популяции высокой плотности, также адаптивно. При более мелких размерах зверьков становится возможным более высокая их численность при той же биомассе. Нарастание численности полевков в течение лета сопровождается заменой отмирающих крупных перезимовавших зверьков мелкими молодыми. Это задерживает увеличение биомассы популяции, препятствуя возникновению значительного несоответствия между биомассой животных и ресурсами местообитания.

Отмеченную более высокую гибель самцов, особенно среди молодняка в переуплотненной популяции, также можно считать адаптивной — сокращение популяции не сопровождается снижением ее репродуктивной способности. Меньшая доля самцов в популяции высокой плотности не сказывается отрицательно на размножении полевков, вследствие их полигамии. Кроме того, зимой обычно усиливается гибель самок; поэтому нарушения в соотношении полов среди сеголетов, возникшие в течение лета, должны выравниваться к весне следующего года.

Возрастание ювенильной смертности к концу лета в популяции высокой плотности также адаптивно. Гибель детенышей последних выводков наблюдается в том случае, когда снижение интенсивности размножения и усиление гибели самцов бывает недостаточным для предотвращения чрезмерного нарастания численности красной полевки. Таким образом в средние или конце лета рост численности зверьков прекращается, что сохраняет жизненные возможности для благополучного существования полевков первых поколений.

IX. АНАЛИЗ ОТЛИЧИТЕЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОПУЛЯЦИЙ И ФАКТОРОВ ИХ ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ

Изучение трех территориально близких популяций красной полевки на протяжении 4 лет позволило выявить ряд существенных экологических отличий между ними.

Роль климата в определении различий изучаемых популяций исключена ввиду их близкого расположения и практической однородности климатических особенностей на всей территории стационара. Экологические отличия между популяциями обусловлены разными факторами, связанными либо непосредственно с условиями местообитания, либо с адаптивными регуляторными механизмами популяций, выработавшимися в процессе их длительной эволюции в конкретных условиях среды. В первом случае наблюдается ясная прямая зависимость отличительных признаков популяций от условий внешней среды. Так, оптимальный и максимальный уровни плотности популяции определяются емкостью местообитания, зависящей, главным образом, от кормовых ресурсов, количества и качества убежищ. Изменчивость емкости местообитания по сезонам и годам соответственно отражается на колебаниях численности населения. Отличия в размерах смертности зверьков в значительной мере обусловлены степенью защитности местообитания и в связи с этим доступностью полевков хищникам и устойчивостью микроклиматических условий.

Однако, многие другие отличительные признаки популяций не находятся в прямой зависимости от условий местообитания. Например, плодовитость и интенсивность размножения зверьков, скорость роста и полового созревания молодняка бывают выше в более суровых условиях среды в местообитаниях с худшими защитными условиями, а иногда и более бедных в кормовом отношении. Эти признаки являются частью лабильных регуляторных механизмов, специфичных для каждой популяции и выработавшихся в процессе приспособления вида к местным условиям существования.

Отдельные отличия между популяциями, входящие в комплекс адаптивных регуляторных механизмов, могут иметь фенотипический или генотипический характер. Отличия популяций по таким высоко лабильным показателям, как скорость роста и полового созревания молодняка по-видимому относятся в основном к разряду фенотипической изменчивости. В пользу этого говорят, в частности следующие факты: амплитуда колебания этих показателей по годам, притом даже в два соседние года, в одной и той же популяции нередко значительно превышает таковую при параллельном одновременном сравнении разных популяций. Так например, для популяции красной полевки черне-

вой тайги, в отличие от островного леса, характерна задержка развития молодняка. Но, это не наследственно закрепленный признак данной популяции. В течение краткого периода минимальной численности зверьков, имевшего место весной и в начале лета 1964 г., скорость созревания молодняка и степень участия его в размножении в тайге стали такими же высокими, как и в островном лесу. Таким образом, таежная популяция полевок, для которой характерна устойчивая высокая численность зверьков, сохранила способность быстрого восстановления обилия вида после редких и неглубоких депрессий. Для популяции островного леса, напротив, характерно ежегодное ускоренное развитие молодняка, родившегося весной и в начале лета. Но мы не знаем, сохранилась ли в этой популяции, как и в тайге, возможность торможения развития всех молодых зверьков и полного прекращения их созревания в год рождения. Для этого в данной популяции не было условий: вследствие высокой смертности зверьков здесь ни разу не возникало переуплотнения населения, а весной и в первую половину лета уровень численности полевок, видимо, всегда бывал значительно ниже оптимального, допустимого для данного местообитания.

Некоторые адаптивные отличительные признаки популяций, по-видимому, носят отчасти и генотипический характер. Так, в тайге не бывает таких больших выводов, крупных зверьков и продолжительного периода размножения как в островном лесу. Отсутствие перекрытия этих показателей, даже при сопоставлении структуры популяций за несколько лет, позволяет предположить, что в процессе эволюции популяций произошло частичное генетическое закрепление некоторых фенотипических отличий, имеющих существенное адаптивное значение в данных условиях среды. Наиболее резко отличия популяций красной полевки черневой тайги и островных лесов, относящихся к разным ландшафтам. Резко различные условия местообитаний, а также изоляция популяций черневой тайги и островных лесов должны способствовать закреплению специфических адаптаций и возникновению генетического расхождения. Слабее выраженные отличия смыкающихся популяций красной полевки единого таежного массива — одного ландшафта, по-видимому, в большей мере являются фенотипическими.

Х. ХАРАКТЕРИСТИКА И АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ РЕГУЛЯЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ

Сочетание многих особенностей размножения, смертности, динамики возрастной, половой и пространственной структуры населения, конкретных взаимоотношений животных, их поведения и физиологии

определяет лабильные адаптивные регуляционные механизмы популяций. К сожалению нам удалось исследовать лишь некоторые из этих особенностей. Каждой популяции свойственен особый тип регуляции, чем обеспечивается большее или меньшее приближение к оптимальной в данных условиях плотности. Рассмотрим действие этих адаптивных механизмов для каждой из изучавшихся популяций в отдельности.

1. Популяция красной полевки черневой тайги. Сопrotивляемость среды здесь минимальна, емкость местообитаний наиболее велика и постоянна. Условия обитания красной полевки оптимальны на обширной территории.

Эти условия определяют низкую смертность зверьков, высокую и устойчивую их численность, сравнительно равномерное распределение по территории, что исключает возможность свободной эмиграции зверьков из перенаселенных участков.

Действие адаптивных механизмов в таких условиях направлено большей частью на торможение нарастания численности и на предотвращение вредного для вида перенаселения. Характерны низкая плодовитость и интенсивность размножения зверьков. Однако потенциально высокая репродуктивная способность популяции сохраняется, проявляясь в тех случаях, когда смертность зверьков возрастает и численность снижается, что обеспечивает очень быстрое восстановление плотности популяции до прежнего оптимального уровня. Благодаря внутрипопуляционным регуляторным адаптациям в тайге поддерживается относительно устойчивый высокий уровень численности при котором не происходит заметного истощения кормов и зависящих от них зверьков. Таким образом достигается известная сбалансированность размеров популяции с богатыми и сравнительно постоянными ресурсами данного местообитания. Поэтому здесь не бывает «краха» популяции вследствие перенаселения. Снижение численности, закономерно наступающее после «пика», бывает неглубоким и кратковременным.

2. Популяция красной полевки вторичных смешанных лесов. В популяции красной полевки вторичных смешанных лесов наблюдаются подобные же закономерности, что и в черневой тайге. Отличия заключаются в большей амплитуде колебания экологических признаков по годам и по территории в худших защитных условиях. В связи с разнообразием и мозаичностью условий местообитания данная популяция складывается из отдельных элементарных популяций, каждая со своими особенностями. Они отличаются размерами смертности, проявлением регуляционных механизмов, скоростью нарастания численности. Именно в этой формации леса наиболее существенное значение имеет обмен населения полевок из разных местообитаний. В участках с наилучшими защитными условиями при низкой

смертности численность красной полевки восстанавливается очень быстро и дальнейшее ее нарастание тормозится резким подавлением размножения и эмиграциями. В участках с худшими защитными условиями и более высокой гибелью зверьков росту численности способствуют размножение и приток мигрантов. Действие внутрипопуляционных адаптивных механизмов, а также обмен населения путем миграций приводят к выравниванию плотности и экологического состояния различных микропопуляций. К году «пика» население красной полевки становится довольно однородным в разных стациях на всей территории вторичных смешанных лесов. Обмен населения разных местообитаний, сочетаясь с внутрипопуляционными закономерностями, составляет единый механизм регуляции численности популяции красной полевки вторичных смешанных лесов.

3. Популяция красной полевки островного леса. Высокая смертность в бесснежный период в этом местообитании определяется плохими защитными условиями, окружением небольшой площади леса открытыми стациями, участки которых есть и в пределах лесной территории, обилием хищных птиц и благоприятностью условий охоты для них. Убыль в популяции может усиливаться также за счет эмиграции полевок из наиболее населенных участков леса в соседние открытые стаии, где они обречены на гибель. Вследствие ограниченности кормов и убежищ емкость данной формации леса в сравнении с тайгой мала.

Условия местообитания островного леса предопределяют низкую плотность популяции доминирующей красной полевки. По сравнению с тайгой колебания численности по годам значительны, высокие подъемы ее отсутствуют. Однако, на характере размножения красной полевки более суровые условия ее существования в островных лесах отрицательно не сказались. Напротив, для популяций островных лесов характерны очень высокие и сравнительно мало изменчивые по годам скорость роста и созревания молодняка и интенсивность размножения зверьков. Таким образом, большие потери популяции компенсируются чрезвычайно высокой репродуктивной способностью.

Более быстрое созревание и высокие темпы размножения красной полевки в островном лесу следует считать популяционными адаптациями, обеспечивающими возможность существования вида в условиях высокой смертности зверьков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Исследовано 6295 красных полевок добытых в весенне-летние сезоны 1962 — 1965 гг. на многолетнем стационаре площадью около 50 кв. км в предгорьях Салаирского кряжа. Изучались три экологические популяции этого домини-

рующего вида населяющие разные формации леса: 1) черневую тайгу, 2) вторичные смешанные леса и 3) островной лес среди культурного ландшафта. Черневой тайге свойственны наибольшая емкость местообитаний и наилучшие защитные условия. В островном лесу емкость местообитаний и защитные условия самые низкие.

2. В черневой тайге с ее оптимальными условиями уровень численности красной полевки наиболее высок и постоянен (в конце лета популяция колебалась по годам от 34,5 до 38‰). В островном лесу численность красной полевки всегда была самой низкой при большей амплитуде колебания (в конце лета 7,8—17,5‰ попаданий); смертность зверьков летом была не менее, чем в 5 раз выше в островном лесу по сравнению с тайгой.

3. Плодовитость и интенсивность размножения зверьков, скорость роста и полового созревания молодняка ниже всего в черневой тайге (особенно в годы «пика» численности) и выше всего в островном лесу; таким образом репродуктивная способность популяции выше в местообитаниях с худшими защитными условиями, в более суровых условиях среды.

Выявлена четкая обратная зависимость как в пространстве, так и во времени между показателями репродуктивной способности популяции красной полевки и плотностью ее населения.

4. В процессе длительной эволюции популяций выработались специфические адаптивные регуляционные механизмы. Возрастание убыли в популяции в известных пределах компенсируется увеличением пополнения, что достигается определенным взаимодействием смертности, размножения и миграциями зверьков. В каждой популяции действие этих лабильных механизмов направлено на поддержание соответствующего динамического равновесия между населением зверьков и ресурсами местообитания. Степень сбалансированности населения со средой обитания наиболее велика и постоянна в оптимальных условиях среды, в местообитаниях с наилучшими защитными условиями (черневая тайга) и бывает наименьшей в более суровых условиях среды, в местообитаниях со слабыми защитными условиями (островной лес).

В оптимальных условиях черневой тайги эти механизмы обеспечивают торможение нарастания численности, предотвращение вредного для вида перенаселения; в островном лесу популяционные адаптации создают возможность существования вида при высокой смертности зверьков.

5. Ландшафтные популяции красной полевки — таежного массива и островных лесов, хорошо отличались друг от друга все годы наблюдений. В пределах же одного ландшафта — в тайге Салаира — экологические отличия между отдельными местными и элементарными популяциями, будучи четкими в одни годы, сглаживаются в другие; в год «пика» наступает выравнивание численности и экологического состояния популяций красной полевки по всей территории таежного массива.

6. При изучении популяционной структуры вида все экологические признаки отдельных популяций следует рассматривать в сочетании и в их динамике по годам. Это позволит выявить характер взаимоотношений популяций со средой, а также специфику и роль регуляционных механизмов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Громов И. М., 1963: Грызуны (в книге: «Млекопитающие СССР» под ред. И. И. Соколова). Изд. АН СССР, 1: 551. Москва - Ленинград.

2. Кошкина Т. В., 1957: Сравнительная экология рыжих полевков в северной тайге. В сб. «Фауна и экология грызунов». Изд. МГУ, 5: 3—65. Москва.
3. Кошкина Т. В., 1965: Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 1: 5—19. Москва.
4. Наумов Н. П., 1948: Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд. АН СССР: 1—203. Москва - Ленинград.
5. Наумов Н. П., 1963: Экология животных. Изд. «Высшая школа», 1—618. Москва.
6. Оленев В. Г., 1964: Сезонные изменения структуры популяций грызунов и динамика их численности. В сб. «Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных». Изд. АН СССР: 124—126. Москва.
7. Пантелеев П. А., 1963: О популяционной структуре видового населения. В сб. «Зоогеография суши». Тезисы 3-го Всес. Совецания по зоогеогр. суши. Изд. Ташкентского Гос. Ун-та: 23—25. Ташкент.
8. Шварц С. С., 1959: О возрастной структуре популяций млекопитающих. Изд. Уральск. отд. МОИП, 2: 3—22. Свердловск.
9. Chitty D., 1952: Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936—39. Philos. Trans. Royal Soc. Lond., B, 236: 505—552.
10. Christian J. J., 1963: Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. [In »Physiological mammalogy«.]. Acad. Press, 1: 189—353. New-York — London.
11. Godfrey G. K., 1955: Observation on the nature of the decline in numbers of two *Microtus* populations. J. Mamm., 36, 2: 209—214.
12. Kalela O., 1957: Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). Suomalais. tiedeskat. toimituks., sar. A-4, 34: 1—60.
13. Petrusewicz K., 1963: Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population. Ekol. Pol., A, 11, 3: 87—125. Warszawa.
14. Zejda J., 1961: Věkové složení populaci nornika rudého, *Cl. glareolus* (Schreb.). Zool. Listy, 10, 3: 249—264.

Received, December 9, 1966.

Institute of Poliomyelitis
and Viral Encephalitides
AMS, USSR, Moscow, B-27.

Authoress' address:

T. V. Koshkina,
Moscow K-31,
Kuzneckij Most 9/22.

T. V. KOSHKINA

EKOLOGICZNE RÓŻNICOWANIE SIĘ GATUNKU NA PRZYKŁADZIE NORNICY

Streszczenie

Obiektem badań była nornica, *Clethrionomys rutilus salairicus* (Egorin, 1936), łowiona w okresach wiosenno-letnich — 1962—65 (n = 6295 okazów), na podgórzu Grzbietu Salairskiego. Badano trzy ekologiczne populacje, zasiedlające: 1 — tajgę, 2 — wtórne lasy mieszane i 3 — lasy wyspowe w krajobrazie zagospodarowanym. Warunki środowiskowe były zróżnicowane od najlepszych w tajdze do najgorszych w lasach.

Liczebność populacji nornicy była najwyższa i stała w tajdze, najniższa i wykazująca obszerne wahania — w lasach wyspowych (Rys. 1, Tabela 2). Potencjał rozrodczy nornicy był wyższy w środowisku o gorszych warunkach bytowania, a więc w lesie wyspowym (Tabele 4—7, Ryc. 2—4). Wykazano wyraźną zależność między wskaźnikami rozrodu a zagęszczeniem populacji nornicy.

W procesie długotrwałej ewolucji populacji wytworzyły się specyficzne mechanizmy regulacyjne, skierowane na podtrzymanie dynamicznej równowagi między zasobami środowiska a liczebnością zwierząt. Najwyższy stopień zrównowżenia populacji nornicy ze środowiskiem obserwowano w tajdze, najniższy w surowych warunkach lasów wyspowych. W optymalnych warunkach mechanizmy te zapobiegają przegęszczeniu, a w lasach stwarzają możliwość istnienia gatunku przy wysokiej śmiertelności.

Populacje nornicy z różnych ekosystemów leśnych wyraźnie różniły się. W granicach jednego ekosystemu, w tajdze, stwierdzono w poszczególnych latach wyraźne zróżnicowania między populacjami lokalnymi i elementarnymi. Różnice te zacierają się w latach masowego pojawu, kiedy następowało wyrównanie liczebności i sytuacji ekologicznej poszczególnych populacji.