

Динамика популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) восточной периферии ареала

Н. С. МОСКВИТИНА, Л. Б. КРАВЧЕНКО, Н. Г. СУЧКОВА

Томский государственный университет
634050 Томск, просп. Ленина, 36

АННОТАЦИЯ

Обобщены многолетние материалы о популяционных особенностях европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) на юго-востоке Западной Сибири. Показано активное внедрение данного вида в биоценозы исследуемой территории. Выявлены специфика экологической структуры популяций, сформировавшихся в разных условиях, и роль факторов внешней среды (в том числе биотических и антропогенных) в их динамике. Делается вывод об изменении экологической структуры восточной периферии ареала данного вида, которое обусловлено антропогенной трансформацией обследованной территории, потеплением климата, а также большой экологической пластичностью рыжей полевки.

Среди проблем популяционной экологии исследование краевых популяций как эволюционных форпостов вида [1, 2] представляет особый интерес. Изучение периферических популяций дает возможность оценить влияние факторов абиотической и биотической среды на формирование популяционной структуры в новых для вида условиях, проследить, как в процессе приспособления к таким условиям реализуются потенциальные возможности вида, и прогнозировать его дальнейшую судьбу. Европейская рыжая полевка в этом отношении представляет исключительно интересный объект. Во-первых, вид хорошо изучен на всем пределе ареала благодаря существовавшему в свое время проекту программы "Человек и биосфера" – "Вид и его продуктивность в ареале" [3]. Во-вторых, существуют детальные сводки, посвященные исследованию рыжей полевки как в оптимуме ареала, так и на его северо-западной периферии [4–6]. В-третьих, вид демонстрирует отчетливую тенденцию к увеличению численности в биоценозах юго-востока Западной Сибири, исследованиями которых мы занимаемся на протяжении многих лет [7].

В данном сообщении мы ставили своей целью обобщить и проанализировать материалы, собранные нами в последние 20 лет, с тем, чтобы дать представление о современном состоянии рыжей полевки в биоценозах исследуемой территории, об особенностях популяционной структуры вида, которая здесь практически не изучена.

Были поставлены следующие задачи: выявить биотопические особенности распределения рыжей полевки, динамику численности и структуры популяций, роль факторов внешней среды (в том числе и межвидовых отношений) в динамических процессах популяций. Мы исходили из того, что становление популяции и ее развитие есть результат взаимодействия широкого круга факторов как внутривидовой природы, так и находящихся вне ее [1, 7–9, 10], взаимосвязь которых в различных условиях среды имеет свой оттенок или специфику.

В основу данной статьи положены материалы, собранные преподавателями, аспирантами и студентами кафедры зоологии позвоночных и экологии Томского университета с 1965 по 1998 г. в пределах южной тайги и подтаежных

лесов Западной Сибири, преимущественно в трех географических провинциях: в Васюганье, в Барабинской и Приобской [11]. В восьми пунктах наблюдения проводились в течение 5–12 лет, в трех – по 3 года, в остальных (10) – 1–2 года, рыжая полевка составила в уловах около 2000 экз.

Особенности распространения. Первые находки рыжей полевки на данной территории относятся к 1928 г. [12,13]. В настоящее время этот вид населяет Западно-Сибирскую равнину от северной тайги до лесостепи [14], Салаир, Кузнецкий Алатау, Алтай (до южной оконечности Телецкого озера), встречается в предгорной части северного склона Западного Саяна и его центральной части [3]. Однако в указанной монографии не отмечены места встреч рыжей полевки на восточном пределе ареала, описанные позднее Е. А. Шварцем и др. (1987) со ссылкой на авторов соответствующих находок. Это – окрестности пос. Большой Кемчуг, территория бывшего Саянского заповедника, центральная часть Восточного Саяна (авторы сомневаются в достоверности этой находки) и енисейская пойма – как лево-, так и правобережная. Представляет интерес, что в самой северной точке (пос. Мирное) рыжая полевка стала попадаться в уловах лишь с 1976 г., в то время как работы на стационаре велись авторами с 1970 г. Численность ее в пойме Енисея низкая – от 3,6 особей на 100 цилиндро-суток на юге до 0,05 – на севере [15]. Однако, судя по более поздним материалам [16], численность имеет тенденцию к нарастанию. Вместе с тем следует заметить, что в заповеднике "Столбы", считавшемся ранее крайней восточной точкой обитания рыжей полевки [17], в течение

1981–1986, 1989–1992 гг. в летописи природы она в уловах не отмечалась.

В настоящее время рыжая полевка является непременным сочленом многих биоценозов Западно-Сибирской равнины, в ряде из них составляя значительную долю (табл. 1).

Надо сказать, что экспансия рыжей полевки проявляется и в интенсивном ее вселении в обедненные биоценозы периферийных городских парков, где в течение предыдущих лет исследований она не регистрировалась [18], а в настоящее время численность ее составляет 2,3–2,5 особей на 100 ловушко-суток. Более того, этот вид становится постоянным обитателем коллективных овощехранилищ и даже проникает в квартиры многоэтажных домов. Подобное усиление "синантропизма" отмечается рядом исследователей для южных видов грызунов при расселении их к северу [9,19,20], а Э. В. Ивантером [1] выход в стадии, затронутые деятельностью человека, подчеркивается как характерная черта всех видов грызунов, которые населяют тайгу у ее северных границ. Из анализа материалов табл. 1 видно, что максимум в уловах приходится на антропогенно нарушенные участки смешанных лесов подтаежной зоны, а также пойменные мелколиственные леса. Не последнюю роль в стабилизации высокой численности рыжей полевки на этих территориях играют температурные условия. По данным С. Н. Выдриной и В. И. Курбатского, вблизи промышленных предприятий (ТНХК) в растительных ассоциациях наблюдается парниковый эффект, обусловленный постоянным действием выбросов труб. В пойме р. Оби теплоэнергетические ресурсы должны быть значительно больше, чем теплоресурсы

Т а б л и ц а 1

Встречаемость (% в уловах) европейской рыжей полевки в различных местообитаниях юго-востока Западной Сибири

Географический пункт	Годы отлова	Биотопы		Встречаемость, пределы
		выделено/занято	с максимальной плотностью	
Бассейн р. Васюган	1968; 1979–1980	6/5	Пойменные мелколиственные леса с зарослями черемухи, ивы	8,9–50,6
Пойма средней Оби	1971–1972 1979–1983 1994–1998	10/9	Пойменные мелколиственные леса	4,2–48,3
Окрестности г. Томска	1973–1998	9/9	Пойменные заросли кустарников. Антропогенно-нарушенные сосново-березово-осиновые леса	8,6–58,5

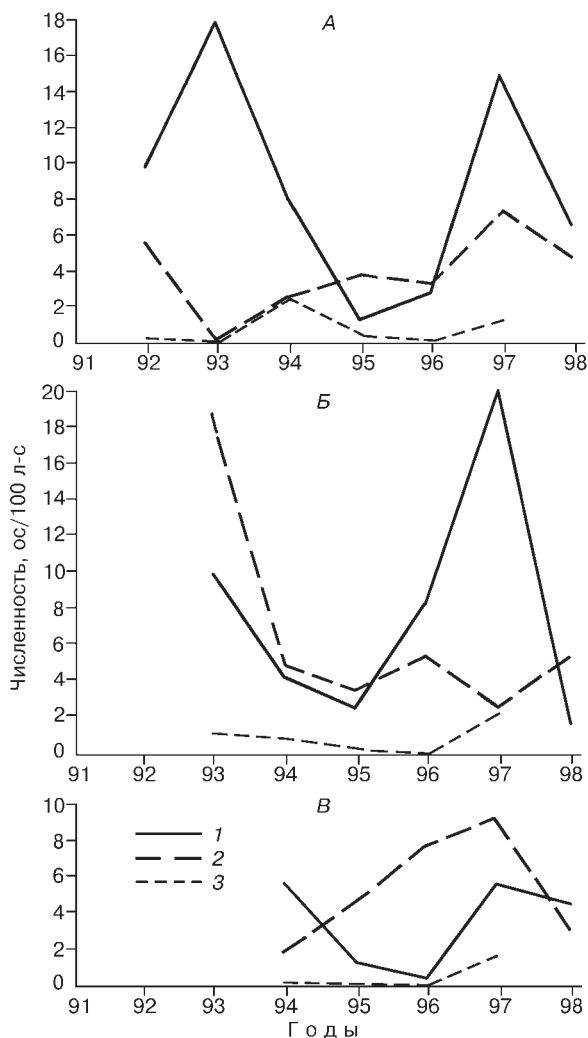


Рис. 1. Динамика численности фоновых видов в различных биоценозах. А – ТНХК, Б – Т-34, В – Киреевское.

1 – *Clethrionomys glareolus*, 2 – *Clethrionomys rutilus*, 3 – *Clethrionomys rufocanus*.

окружающих междуречных пространств [21]. По мнению Н. М. Окуловой [6], именно краткость теплого сезона не позволяет популяциям данного вида достигать в таких условиях высокой численности.

Численность. Ретроспективная оценка численности европейской рыжей полевки в восточной части ареала [3] говорит о низких, изменчивых показателях, в том числе и на территории Томской области (0–1,7 экз. на 100 ловушек-суток), при этом отмечалось, что интервалы между волнами крайне продолжительны (8–10 лет), а подъемы выражены слабо и кратковременны.

Несколько большая численность (0,2–3,5 экз. на 100 л.-суток), 10–20-кратные колебания и наличие 3–4-годичных циклов отмечались для Центрального Салаира, Кузнецкого Алатау и Западного Саяна [3]. По всей вероятности, ситуация сохраняется на самом востоке ареала и в настоящее время, о чем говорят приведенные выше сведения по заповеднику "Столбы". На большей части рассматриваемой территории современное состояние численности может быть оценено как относительно высокое (рис. 1, 2). Пределы колебаний, цикличность численности и ее соотношение у разных видов лесных полевок в разных биоценозах обнаруживают заметные различия. Для большинства популяций характерны 3–4-летние циклы (авторы выражают признательность Л. Н. Ердакову за произведенные расчеты). Кроме того, выявляются циклы большей (5–7-летней) и меньшей (2 года) продолжительности. А. А. Максимов и Л. Н. Ердаков [22] для рыжей полевки в Западной Сибири отмечают 3–4-летнюю цикличность.

В пределах рассматриваемого участка ареала можно выделить популяции рыжей полевки, отличающиеся очень низкой изменчивой численностью (средний показатель за ряд лет составляет 0,9; 3,5; 1,97 зверьков на 100 ловушек-суток, а размах колебаний соответственно 1 : 25; 1 : 19; 1 : 45); низкой малоизменчивой численностью (2,3; 4,8; 1 : 3; 1 : 4); средней

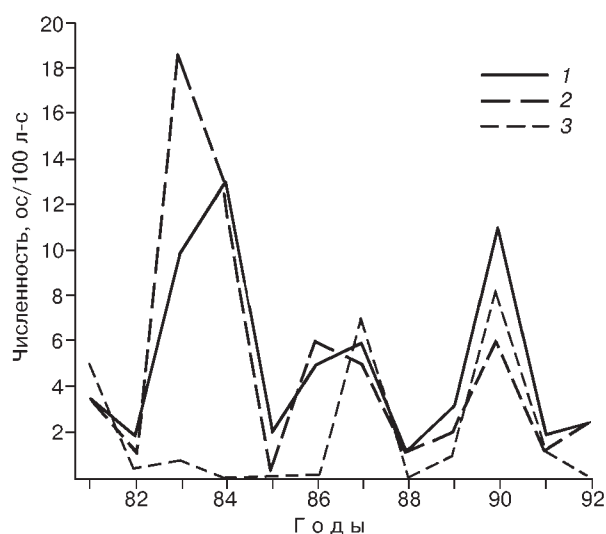


Рис. 2. Динамика численности лесных полевок в мелколиственном лесу поймы средней Оби.

1 – *Clethrionomys rutilus*, 2 – *Clethrionomys glareolus*, 3 – *Clethrionomys rufocanus*.

численностью (7,8; 8, 0; 8,8 с амплитудой колебаний 1 : 8; 1 : 15; 1;13) и высокой малоизменчивой численностью (14,1; 1 : 2,6).

Таким образом, показатели численности характерны как для пессимума, так и оптимума ареала [1], что еще раз подчеркивает размах популяционной изменчивости [23], а также, на наш взгляд, способность рыжей полевки активно находить оптимальные местообитания и заселять их с высокой плотностью.

Биоценотические отношения. В разных биоценозах значение и положение рыжей полевки различны. Так, в пойменном мелколиственном лесу средней Оби ее доля в уловах на протяжении 12 лет изменялась менее чем в 2 раза – от 25,7 до 48,3 %. В то же время в другом сообществе (район Томского нефтехимического комбината, деятельность которого началась в начале 80-х годов) анализ крайних его вариант (1987–1997 гг.) по данным учетов канавками (табл. 2) говорит о значительном изменении статуса вида – от полного отсутствия до вхождения в число доминирующих на фоне резкого изменения всего сообщества. Безуслов-

но, определенную роль здесь сыграл фактор преобразования территории, в результате чего рыжая полевка, предпочитающая осветленные места с густым травянистым покровом, получила явное преимущество перед типично таежным видом – красной полевкой. Складывающиеся между ними отношения в данном биоценозе, судя по динамике численности каждого из видов (см. рис. 1), а также по данным корреляционного анализа частоты попаданий особей разных видов в определенные ловушки на трансектах (по расчетам аспирантки О. А. Прохан), можно рассматривать как конкурентные.

Многие исследователи [6, 19, 24–29] отводят конкуренции заметную роль во взаимоотношениях симпатрических видов грызунов. В частности, потенциальными конкурентами рыжей полевки могут быть красно-серая, красная полевки и полевая мышь. В биоценозах юго-востока Западной Сибири красно-серая полевка немногочисленна и с большей плотностью заселяет, как правило, иные биотопы, нежели предпочитаемые рыжей. При подъемах численности в оптимальных местообитаниях этот вид обнаружива-

Т а б л и ц а 2

Динамика сообщества мелких млекопитающих в районе ТНХК (по данным учетов канавками)

Вид	1987 г.			1997 г.		
	абс.	на 100 л.-суток	% в уловах	абс.	на 100 л.-суток	% в уловах
<i>Asioscalops altaica</i>	4	1,6	2,9	1	0,3	0,8
<i>Sorex araneus</i>	16	6,4	11,7	38	11,7	31,4
<i>S. isodon</i>	22	8,8	16,2	3	0,9	2,5
<i>S. minutissimus</i>	0	0	0	1	0,3	0,8
<i>S. minutus</i>	2	0,8	1,5	4	1,2	3,3
<i>S. caecutiens</i>	28	11,2	20,6	0	0	0
<i>S. roboratus</i>	0	0	0	2	0,6	1,7
<i>Neomys fodiens</i>	2	0,8	1,5	7	2,2	5,8
<i>Crocidura sibirica</i>	0	0	0	3	0,9	2,5
<i>Sicista betulina</i>	15	6	11	13	4	10,7
<i>Apodemus agrarius</i>	0	0	0	3	0,9	2,5
<i>A. peninsulae</i>	0	0	0	1	0,3	0,8
<i>Cricetus cricetus</i>	0	0	0	1	0,3	0,8
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	0	0	9	2,8	7,4
<i>Cl. rutilus</i>	7	2,8	5,1	3	0,9	2,5
<i>Cl. rufocanus</i>	5	2	3,7	2	0,6	1,7
<i>Arvicola terrestris</i>	5	2	3,7	7	2,2	5,8
<i>Microtus agrestis</i>	0	0	0	8	2,5	6,6
<i>M. oeconomus</i>	29	11,6	21,3	14	4,3	11,6
<i>M. gregalis</i>	0	0	0	1	0,3	0,8
Σ	136	54,4	100	121	37,2	100,0

ет конкурентные отношения с красной полевкой [30]. Вместе с тем в рассматриваемых нами биоценозах отношения между близкими видами далеко не однозначны. В представленном выше сообществе (район ТНХК) доминирует рыжая полевка, а на смежном участке территории (на расстоянии 6–8 км) происходит попеременная смена доминантов – красной и рыжей полевок. В пойменном мелколиственном и смешанном сосново-березово-осиновом лесу надпойменной террасы средней Оби явно доминирует красная полевка, лишь в отдельные годы уступающая по численности рыжей (см. рис. 1, 2).

Об иерархическом статусе рыжей полевки в разных сообществах можно судить по структуре поведения, которое заметно различается в разных ситуациях. Более жестко структурировано поведение у животных в популяции, где численность значительно изменяется по годам, а в сообществе преобладает *Cl. rutilus* (рис. 3).

Более детально межвидовые отношения рыжей, красной и красно-серой полевок рассмотрены нами в сообществе пойменного леса, где колебания численности этих видов синхронны (см. рис. 2), что говорит о стабильности их взаимоотношений, основанной, по предварительным предположениям, на сегрегации их экологических ниш [31, 32].

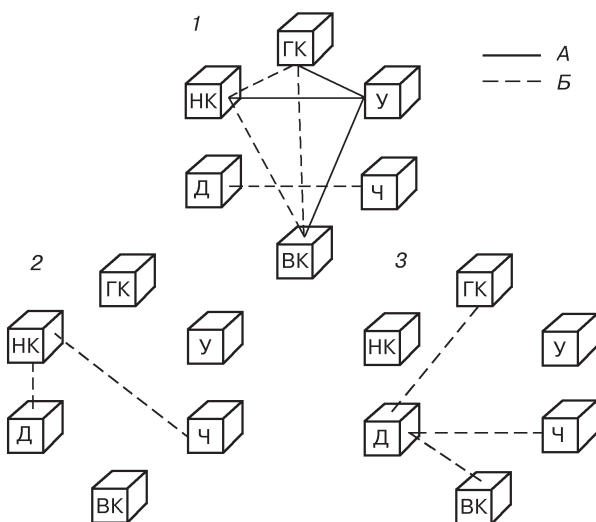


Рис. 3. Корреляционные связи между экологическими показателями поведения (А – средняя связь, Б – слабая связь).

1 – Киреевское, 2 – ТНХК, 3 – Т-34.

ГК – горизонтальный компонент, ВК – вертикальный компонент, НК – норковый компонент, У – уринация, Д – дефекация, Ч – чистка.

Путем многолетних исследований на площадке мечения (6 га) получены популяционные характеристики каждого из видов, позволившие дать оценку пространственной, временной и трофической составляющих экологических ниш видов.

Показано, что рыжая полевка в данном биотопе предпочитает освещенные места с развитым травостоем, причем с преобладанием видов, произрастающих в открытых биотопах – бобовых, норичниковых, осок, а также с толстым слоем травяной ветоши. В то же время красная полевка, с которой пространство ниши рыжей перекрывалось больше всего, занимает сухие затененные места с хорошо развитым кустарниковым ярусом, значительной захламенностью и слаборазвитым травостоем. С красно-серой полевкой, приуроченной в данном биотопе к освещенным высокоствольным, крупнотравным участкам леса со слаборазвитым кустарниковым поясом и высокой захламенностью, рыжая пространственно более разобщена, что, вероятно, обусловлено большим их экологическим сходством как по типу питания, так и по микроклиматическому оптимуму. По мнению П. Джиллера [32], степень перекрывания ниши меньше у видов, являющихся потенциальными конкурентами. Лесные полевки потребляют растительные корма, обнаруживая при этом некоторую видовую специфику структуры рациона [1, 3, 28, 33–36]. В районе совместного обитания, как было установлено нами, максимальную ширину трофической составляющей экологической ниши имеет красная полевка (1,33), меньшую (1,07) – рыжая и минимальную (0,73) – красно-серая. Степень перекрывания наибольшая у двух последних видов (0,8), у рыжей и красной полевок – 0,6, а наибольшие различия спектров питания отмечены для красной и красно-серой полевок (0,45).

Качественное отличие рациона рыжей полевки на участке пойменного леса состоит в достоверно большей ($p \leq 0,05$), чем у красной, зеленоядности. Меньше, чем красная и красно-серая полевки, она поедает ягодных кормов, за исключением черемухи в особо урожайные годы. Отмеченная высокая степень перекрывания пищевых ниш рыжей и красно-серой полевок обусловлена исключительной зеленоядностью последней. В период активной вегетации растений зеленые корма не могут быть предме-

том конкуренции, но зимой, при ограниченности в данном биотопе таких объектов питания, как грибы, ягоды, мхи и лишайники, кормовая база резко сужается, что может провоцировать обострение межвидовых отношений. Возможно, именно эта ситуация заставила рыжую и красно-серую полевку разойтись в занимаемом ими пространстве. Суточная активность лесных полевок, рассчитанная по среднесуточным данным, полученным на площадке мечения при круглосуточной проверке с 2-часовым интервалом, как и в других точках ареала, имеет полифазный круглосуточный характер с тенденцией к преобладанию ночной активности. Ширина временных составляющих экологической ниши у всех трех видов приблизительно одинакова, и межвидовые различия не превышают межсуточных колебаний этого показателя у каждого отдельного вида. Степень перекрытия временных ниш весьма значительна, поэтому особое значение имеет то, что пики активности у рассматриваемых видов в дневное время несколько смещены относительно друг друга, а кривые среднесуточной активности в нескольких точках имеют достоверные ($p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$) отличия (рис. 4).

Таким образом, в данном сообществе имеют место определенные различия в предпочтении экологических условий каждым из симпатрических видов. С другой стороны, значительная степень перекрытия ниш при длительном со-

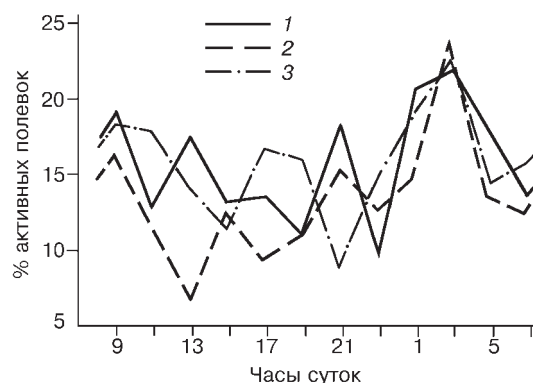


Рис. 4. Хронограмма суточной активности лесных полевок в пойме средней Оби.

1 – *Clethrionomys rutilus*, 2 – *Clethrionomys glareolus*,
3 – *Clethrionomys rufocanus*.

вместном стабильном сосуществовании не исключает вероятности формирования между особями разных видов единой социальной структуры [37].

Размножение. Средний размер выводка в популяциях по многолетним данным довольно изменчив как по пределам колебаний, так и по средним значениям (табл. 3). Изменчивость выводков укладывается в те рамки, которые приведены для вида в пределах Западной Сибири, за исключением того, что нижний предел выводка не бывает меньше 3, а верхний отодвинулся до 12 (вместо 10). Таким образом, плодовитость рыжей полевки на восточном пределе ареала высокая, что вполне согласуется с вы-

Т а б л и ц а 3
Величина выводка у самок рыжей полевки в различных популяциях

Место	Число самок	Величина выводка		Характер антропогенных нагрузок
		пределы	среднее	
Бассейн Васюгана	11	3–7	5,5 ± 0,23	
Средняя Обь, пойменный лиственный лес	53	3–10	6,3 ± 0,19	
То же, смешанный лес (Поздняково)	13	4–8	6,1 ± 0,34	
То же, Киреевское	47	3–12	5,9 ± 0,34	Рекреационная, химическая (ДДТ) нагрузка
Пойма Томи у г. Томска	12	5–8	6,3 ± 0,68	
Окрестности г. Томска, смешанные леса с различной антропогенной нагрузкой				
А	38	3–9	+6,1 ± 0,23	Антропогенная агломерация
В	22	3–7	-5,3 ± 0,23	ТНХК*
С	19	4–8	-5,9 ± 0,23	ТНХК + СХК
Д	17	3–8	+5,4 ± 0,27	СХК**
Е	8	5–12	7,5 ± 0,92	Рекреационная нагрузка
Σ	232			

* Томский нефтехимический комбинат.

** Сибирский химический комбинат.

сказанным ранее мнением [1, 3, 38] о том, что наибольшая величина выводка соответствует более суровым условиям обитания, в то время как в оптимуме ареала этот показатель имеет меньшие значения. Однако если сопоставить средние значения плодовитости на северо-западной и восточной периферии ареала [3] (значения практически одинаковые) и степень суровости условий [1], придется признать, что на юго-востоке Западной Сибири и по климатическим, и по трофическим параметрам условия обитания более благоприятны. Кроме того, отмечаемая изменчивость среднего размера выводков у рыжей полевки имеет отчетливый популяционный характер, вполне сопоставимый с географической изменчивостью.

Анализ распределения самок по числу эмбрионов в выводке показывает, что в двух популяциях имеет место процесс отбора на увеличение в них плодовитости, о чем свидетельствуют коэффициенты асимметрии [39, 40], указывающие на наличие умеренной (+0,41) или сильной (+0,89) асимметрии. При рассмотрении потенциальной плодовитости обнаруживаются еще большие значения этого показателя (0,99, 1,21 и -0,76), что, несомненно, говорит о том, что в двух из этих популяций идет отбор на повышение плодовитости, в третьей – на снижение этого показателя (средний размер выводка в этих популяциях составляет соответственно 5,3; 5,9 и 5,9).

Практически все вариационные кривые (рис. 5), кроме того, отличаются островершинностью (положительный эксцесс), когда данные по распределению в большей мере группируются возле средних значений, чем это бывает при нормальном распределении, что говорит о тенденции отбора именно этих вариантов. В большинстве случаев можно говорить лишь о тенденциях распределения, поскольку при значимых показателях коэффициента эксцесса из-за величины статистических ошибок его значение оказывается недостоверным. По мнению Н. М. Окуловой [6], для получения достоверных цифр необходимо 300–600 данных.

В тех популяциях, где очевидна асимметрия, изменение средней в сторону увеличения обусловлено разными механизмами. Так, при условно среднем классе 5 эмбрионов сдвиг в сторону увеличения происходит за счет преимущественной концентрации вариант 6–8 эмбрио-

нов. В других популяциях асимметрия возникает из-за роста верхнего предела выводка (8–12 эмбрионов при среднем классе – 6), отклонения в меньшую сторону (3–5 эмбрионов) также существенны.

Наиболее вероятной причиной направленного изменения плодовитости является смертность животных на разных стадиях онтогенеза [1, 41, 42]. По нашим данным, размеры гибели эмбрионов до имплантации довольно велики у самок из популяций, находящихся в зоне техногенного воздействия (или сильно загрязненной инсектицидами). Здесь встречается от 14,3 до 42,8 % самок с доимплантационными потерями, при этом гибель эмбрионов составляет 9,5–12,5 %, что близко к приводимым в литературе или превышает верхние пределы этого показателя [3, 43–45].

Следует заметить, что каких-либо закономерностей гибели эмбрионов до имплантации, связанных с изменениями численности в популяциях рыжей полевки, как это отмечает Ю. Т. Артемьев [46], нам выявить не удалось. Вполне возможно, что эти процессы в большей мере связаны с изменениями эмбриотоксичности среды, обусловленной залповыми и аварийными выбросами промышленных предприятий [47].

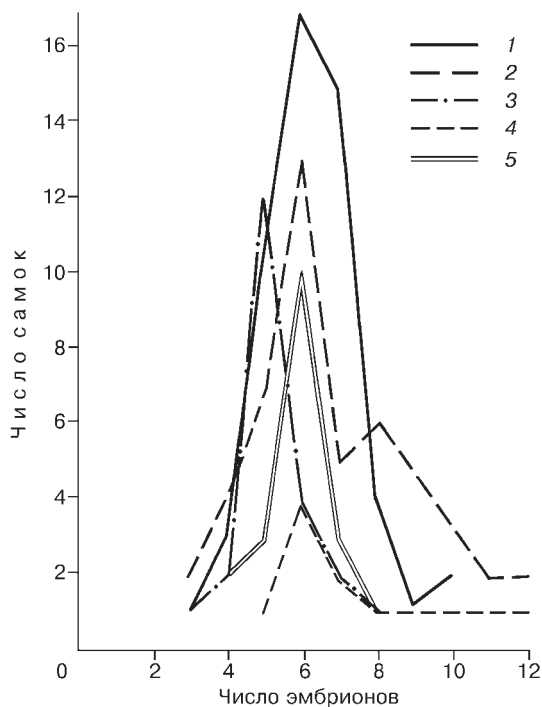


Рис. 5. Распределение частоты встреч эмбрионов у самок *Clethrionomys glareolus* в разных популяциях.

1 – Монатка, 2 – Киреевское, 3 – ТНХК,
4 – Аникино; 5 – Т-34.

Частота эмбриональных нарушений в популяциях рыжей полевки (1—промзона, 2—контроль)

Встречаемость эмбрионов (на 1 самку)						Число эмбрионов	
средняя		с патологиями		с патологиями последа		1	2
1	2	1	2	1	2	из них с патологиями, %	
5,9 ± 0,28	5,8 ± 0,4	2,5 ± 0,53	0,28 ± 0,16	2,6 ± 0,49	0,28 ± 0,16	42,0	4,8

Резорбция эмбрионов в популяциях также довольно значительна и составляет по многолетним данным 6,0–8,8 % от числа эмбрионов в разных популяциях. Характерно, что число самок с резорбирующимися эмбрионами довольно велико в промзоне (7,1–10,5 %), и нередки случаи, когда у одной самки гибнет 2–5 эмбрионов. Полученные нами данные значительно выше характеристик постэмбриональной смертности, упоминающихся для Западной Сибири: от 0,7 до 4,2 % эмбрионов [3, 6].

Для мелких млекопитающих, в том числе и рыжей полевки, характерно наличие многочисленных нарушений эмбрионального развития [48–51], частота которых особенно увеличивается в районах, загрязненных выбросами различных предприятий (табл. 4).

Интересно отметить, что тяжесть эмбриональных патологий достоверно увеличивается на участках, подвергающихся комплексному загрязнению, а характер загрязнения влияет на появление того или иного количества нарушений, чреватых летальным исходом в постнатальный период. Так, у рыжей полевки в северной промзоне г. Томска размер вероятных репродуктивных потерь (вместе с постимплантационной гибелью) составляет 41,7 % от числа имплантировавшихся эмбрионов, а в южном пригороде – 90,0 %, причем исключительно за счет потенциально летальных патологий эмбрионов. На фоновой территории этот показатель составляет 14,6 %, из которых 4,9 % – за счет резорбции эмбрионов, а 9,7 % – эмбриональных нарушений. Как отклик на повышенную смертность увеличивается показатель реализации репродуктивного потенциала (75,8–89,7%), причем в отдельные годы за счет не только включения в процесс размножения большого количества сеголеток, но и увеличения размера выводков (6,5–7,5 эмбрионов), что для Сибири в целом не характерно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Европейская рыжая полевка активно внедряется в биоценозы юго-восточной части Западной Сибири. Наибольшую численность и стабильность при этом проявляют популяции, сформировавшиеся в условиях утепляющего эффекта поймы р. Оби, а также в условиях техногенного воздействия, приводящего к удлинению безморозного периода, что способствует реализации репродуктивного потенциала и наращиванию численности. Заметную роль в регуляции численности популяций рыжей полевки играют межвидовые отношения с красной и красно-серой полевками, причем острота их и результат взаимодействия обусловлены степенью оптимальности биотопа для того или иного вида. В субоптимальных для всех видов биотопах стабильные отношения складываются путем частичного расхождения пространственной, трофической и временной составляющей их экологических ниш, в большей мере – с красно-серой полевкой. Оценка роли внутрипопуляционных и внешних факторов в регуляции плотности данной популяции позволяет говорить о большой зависимости рыжей полевки от состояния доминирующего в данном сообществе вида – красной полевки. Ретроспективная оценка динамических характеристик популяций дает основание считать, что данный участок ареала рыжей полевки не может быть отнесен полностью к экологическому пессимуму. Общее потепление климата, антропогенная трансформация территории в сочетании с потенциальными экологическими возможностями рыжей полевки позволяют прогнозировать сохранение наметившейся тенденции перестройки экологической структуры ареала вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Э. В. Ивантер, Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1975.
2. А. В. Яблоков, Популяционная биология, М., Высш. шк., 1987.
3. Европейская рыжая полевка, М., Наука, 1981.
4. Н. М. Окулова, С. А. Хелевина, Мелкие лесные млекопитающие Ивановской области и ее окрестностей, Иваново, 1989.
5. Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, О. А. Жигальский, Экология наземных позвоночных, Петрозаводск, 1991, 86–116.
6. Н. М. Окулова, Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах, М., Наука, 1986.
7. Н. С. Москвитина, Н. Г. Сучкова, Млекопитающие Томского Приобья и способы их изучения, Томск, 1988.
8. Н. П. Наумов, *Зоол. журн.*, 1967, **46**: 10, 1470–1487.
9. Н. В. Башенина, Пути адаптаций мышевидных грызунов, М., Наука, 1977.
10. И. А. Шилов, Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных, М., Изд-во МГУ, 1977.
11. Западная Сибирь, М., Изд-во АН СССР, 1963.
12. А. П. Разоренова, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1938, **47**: 2, 174–175.
13. И. П. Лаптев, Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири, Томск, 1958.
14. Ю. С. Равкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 1996, **3**: 4, 307–317.
15. Е. А. Шварц, Б. И. Шефтель, М. А. Жуков, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1987, **92**: 2, 17–26.
16. S. Dmitriev, V. Zakharov, B. Sheftel, Abstracts Euro-American Mammal Congress, Santjago de Compostella, 19–24 July, Spain, 1998, 311.
17. Г. Д. Дулькейт, В. В. Козлов, Тр. заповедника "Столбы", 1958, **2**, 168–189.
18. Заповедники России. Сборник материалов летописей природы за 1991–1992 годы, М., Росагросервис, 1994.
19. Н. С. Москвитина и др., Природокомплекс Томской области, Томск, 1990, 118–121.
20. А. Н. Формозов, Фауна и экология грызунов, М., 1948, **3**, 3–110.
21. Н. Г. Соломонов, Опыт изучения популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии, Автореф. ... д-ра биол. наук, Томск, 1971.
22. А. А. Максимов, Л. Н. Ермаков, Циклические процессы в сообществах животных. (Биоритмы, сукцессии), Новосибирск, 1985.
23. Биологические ресурсы поймы средней Оби: динамика и прогноз, Томск, 1996.
24. Н. В. Башенина, А. Д. Бернштейн, В. Н. Большаков и др., Материалы к II Всес. сов. "Вид и его продуктивность в ареале", Вильнюс, 1976, 13–16.
25. Т. В. Кошкина, Фауна и экология грызунов, М., 1957, **5**, 3–65.
26. Т. В. Кошкина, Там же, М., 1967, **8**, 5–27.
27. Ф. Р. Штильмарк, Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование, М., 1965, 5–52.
28. Н. М. Окулова, Т. В. Кошкина, Экология млекопитающих и птиц, М., 1967, 243–252.
29. L. Hansson, *Oikos*, 1969, **20**: 2, 431–450.
30. R. Andrzejewski, H. Wroclawek, *Acta theriologica*, 1961, **13**, 173–184.
31. Н. С. Москвитина, Н. Г. Сучкова, Природные ресурсы Сибири, Томск, 1977, 99–105.
32. П. Джиллер, Структура сообществ и экологическая ниша, М., Мир, 1988.
33. Э. Пианка, Эволюционная экология, М., Мир, 1981.
34. Ю. В. Ревин, Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии, Якутск, 1968, 5–86.
35. Л. Р. Мичурина, Экология популяций лесных животных Сибири, Новосибирск, 1974, 103–118.
36. Б. С. Юдин, В. Г. Кривошеев, В. Г. Беляев, Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока, Новосибирск, 1976.
37. И. И. Мордосов, Млекопитающие таежной зоны Западной Якутии, Якутск, 1997.
38. О. В. Осипова, М. А. Сербенюк, Поведение, коммуникация и экология млекопитающих, М., 1998, 51–66.
39. С. С. Шварц, Эволюционная экология животных, Свердловск, 1960.
40. С. С. Шварц, В. Н. Смирнов, Л. Н. Добринский, Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных, Свердловск, 1968.
41. Э. В. Ивантер, А. В. Коросов, Основы биометрии, Петрозаводск, 1992.
42. И. И. Шмальгаузен, Факторы эволюции, М., Наука, 1968.
43. С. С. Шварц, Экологические закономерности эволюции, М., 1980.
44. R. R. Coutts, I. W. Rowlands, *Zoology*, 1969, **158**: 1, 1–25.
45. Р. А. Амантаева, *Зоол. журн.*, 1974, **53**: 12, 1865–1868.
46. И. П. Казанцев, Микроэволюция, Казань, 1981, 80–164.
47. Ю. Т. Артемьев, Там же, Казань, 31–40.
48. Экология Северного промышленного узла г. Томска (проблемы и решения), Томск, 1994.
49. Т. В. Крылова, Л. Н. Скурат, В. А. Долгов, *Биол. науки*, 1992, **10**, 109–118.
50. Н. С. Москвитина, С. В. Савельев, В. Н. Куранова, Фундаментальные и прикладные проблемы охраны окружающей среды, тезисы докл. междунар. конф., т. 2, Томск, 1995, 82.
51. С. В. Савельев, Н. С. Москвитина, Б. Д. Куранов, В. Н. Куранова, Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека, Томск, 1996, 388–391.
52. N. S. Moskvitina, S. V. Savelyev, Abstracts Euro-American Mammal Congress, Santjago de Compostella, 19–24 July, Spain, 1998, 314.

Time Course of European Red Vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber) Populations in the Eastern Periphery of the Areal

N. S. MOSKVITINA, L. B. KRAVCHENKO, N. G. SUCHKOVA

Long-term materials on population peculiarities of European red vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb) in the south-east of West Siberia are summarized. An active invasion of biocenoses of the territory under study by this species is demonstrated. Specificity of ecological structure of populations formed under different conditions, and the role of environmental factors (including biotic and anthropogenic ones) in their time course is elucidated. The conclusion is made of change of the ecological structure of the eastern periphery of the areal determined by anthropogenic alteration of the territory under study, warming of the climate, as well as by the high ecological plasticity of the red vole.