

УДК 591.526 : 599.323.4

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ЗАПАДНОГО САЯНА

О. А. Жигальский, Р. Л. Наумов, Е. Н. Жарикова

На основе многолетних наблюдений в горах Западного Саяна рассмотрены взаимоотношения красной и красно-серой полевок, обитающих на единой территории (около 25 км²). Вся населенная животными площадь заселена неравномерно, существуют участки, где преобладает один вид, на эти же области приходится и минимальная изменчивость их численности. Приrostы численности каждого вида максимальны в различные фазы сезона размножения. Регулирование численности красной полевки осуществляется посредством изменения интенсивности размножения, а красно-серой — посредством изменения смертности. Пищевые ниши полевок перекрываются на 98%. Изменения численности обоих видов синхронны. На основе анализа всего комплекса признаков сделано заключение о том, что основная причина разделения жизненного пространства — биологические особенности вида, а не конкурентные отношения.

Одним из факторов, определяющих численность и распределение животных, являются взаимоотношения близких видов, обитающих на одной территории (Дарман, 1985; Дымин, 1981; Кошкина, 1967, 1971; Лошаков и др., 1981; Мичурина, 1978; Окулова, 1983; Штильмарк, 1965; Tähka et al., 1984). Но в большинстве из опубликованных работ анализ взаимоотношений животных проводится, как правило, по одному или небольшому числу показателей. При этом рассматриваются ситуации, когда численность одного из обитающих на общей территории видов всегда выше, чем другого.

В настоящей работе изложены результаты анализа взаимоотношений двух видов — красной (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1779) и красно-серой полевок (*Clethrionomys rufocaninus* Sun., 1846) по комплексу популяционных характеристик в условиях, где имеются участки с преобладанием первого или второго вида, а также участки, где численность обоих видов высока и почти одинакова. Демографические и другие важные характеристики популяций могут зависеть от большого числа факторов. Реакция популяции на действие каждого из них может быть усиlena или ослаблена конкурентными отношениями видов. Анализ изменения наиболее существенных характеристик популяций близких видов поможет оценить взаимоотношения таких популяций.

Анализ взаимоотношений двух видов полевок проведен по материалам Саянской экспедиции ИМПиТМ имени Е. И. Марциновского за период с 1965 по 1983 г. (начальник и научный руководитель экспедиции Р. Л. Наумов), полученным на территории площадью около 25 км² с перепадом высот от 600 до 1400 м над ур. м. Линии из 25 ловушек Горо выставляли ежедневно с мая по август на одну ночь с интервалом между линиями по высоте 50 м. Данные, полученные на нескольких (от 12 до 24 м) линиях в течение месяца на отрезках высот со сходными ландшафтными характеристиками (600—790, 800—990, 1000—1190 и 1200—1390 м над ур. м.) объединяли в одну группу. Всего отработано около 200 тыс. ловушко-ночей и отловлено около 4,5 тыс. красных и 3,8 тыс. красно-серых полевок.

Отлов зверьков проводили на северном склоне Джойского хребта Западного Саяна в пределах пояса горной тайги: в подпоясе горно-черневых лесов и подпоясе горно-таежных лесов. Первые представлены пихтовыми с участием кедра, сосны и березы лесами с ягодными кустарниками и хорошо развитым крупнотравьем — высоты 600—800 м над ур. м. В подпоясе горно-таежных темнохвойных лесов на высотах 800—1000 м произрастают пихтовые и пихтово-кедровые разнотравные леса с умеренным развитием подлеска и травяного яруса. По мере дальнейшего увеличения высоты местности травяной покров замещается зеленомошно-черничным и исчезает пихта. Так, на высотах 1000—1200 м преобладают кедрово-пихтовые зеленомошно-черничные и разнотравные леса, на высотах 1200—1400 м — зеленомошно-черничные кедровники и кедровое редколесье, местами с зарослями рододендронов и злаковым разнотравьем по временным водотокам.

С увеличением высоты местности на 100 м сумма температур уменьшается примерно на 100°, средняя температура воздуха — на 0,5—0,6°, продолжительность вегетационного периода — на 5—8 дней (Протопопов, 1965; Наумов, 1975).

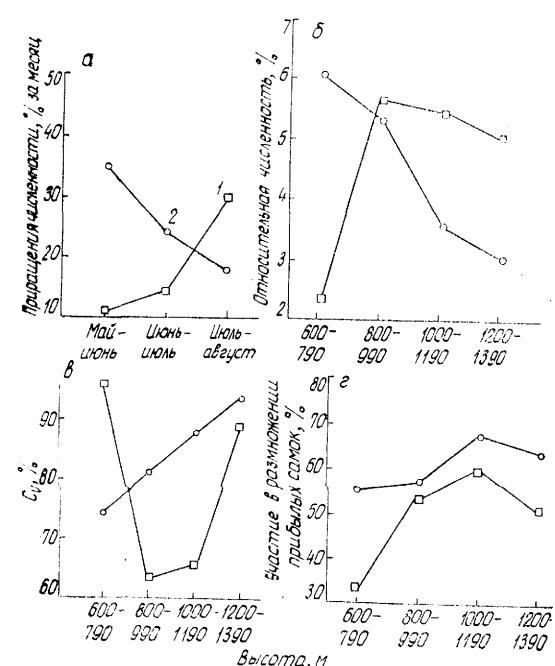
Все демографические показатели (численность, ее изменчивость, показатели размножения и др.) — средние многолетние относительные величины, рассчитанные на

100 ловушко-ночей. Оценка статистической значимости различий в значениях средних проведена с помощью критерия Стьюдента (Поллард, 1982). Уровень статистической значимости принят равным 0,5. Ширина ниш *B* оценена по формуле Левинса (Levins, 1968), степень перекрытия ниш *Q* — по формуле Пианки (Pianka, 1973).

Темпы нарастания численности. Численность красной и красно-серой полевок закономерно изменяется в течение сезона размножения: она низка в его начале (средняя для всех лет исследований и разных местообитаний — 3,7 на 100 ловушко-ночей для красно-серой полевки и 4,8 — для красной), постепенно возрастает и к концу размножения достигает значений 6,4% для красно-серой и 7,0 для красной полевок. Максимальная численность красно-серой полевки отмечена в первой

половине августа, а красной — в конце августа — начале сентября. Сходная картина сдвига сезонного пика численности наблюдается у этих видов на Дальнем Востоке (Дымин, 1981) и Салаирском Кряже (Кошкина, 1967). Это, вероятно, отражает видовую специфику, а не особенности местообитаний.

Наибольшие приrostы численности красно-серой полевки (около 35%) зарегистрированы в начале сезона размножения и снижаются к августу (до 17%). У красной полевки наоборот: с мая по июнь численность возрастает лишь на 10%, а в июле—августе — на 30% (см. рисунок, а). Тот факт, что максимальные приращения численности у полевок обоих видов приходятся на разное время сезона размножения, хорошо



Пространственно-временные изменения основных популяционных характеристик красной (1) и красно-серой (2) полевок Западного Саяна.

согласуется с различиями в сроках начала размножения: у красно-серой полевки оно начинается почти на месяц раньше, чем у красной. В конце июня, когда у перезимовавших красных полевок появляются молодые первого помета, у красно-серой полевки перезимовавшие зверьки дают уже второй помет и первый помет — прибыльный этого года. У красной полевки подобное совпадение сроков появления второго помета перезимовавших зверьков и первого помета прибыльных происходит лишь в конце июля — начале августа. На это время приходится и наименьшее приращение численности. Подобное явление отмечал в Западном Саяне в 1961—1962 гг. Ф. Р. Штильмарк (1965).

Регулярно наблюдаемые различия в темпах роста численности двух симпатических видов позволяют сделать заключение о временной разобщенности в интенсивности работы механизмов, отвечающих за формирование численности, которые, скорее всего, определяются видовой спецификой, а не конкурентными отношениями красной и красно-серой полевок. Хотя возможно, что эволюционным толчком для такого разобщения могла послужить конкуренция.

Распределение по территории. Всю заселенную полевками площадь на высотах от 600 до 1400 м, расположенную в пределах горной тайги,

можно разделить на области с явным преобладанием того или иного вида и область, в которой численность обоих видов высока. Как видно из рисунка, б, в горно-черневых лесах на высотах от 600 до 800 м явно преобладает красно-серая полевка; здесь ее численность в 2,3 раза выше, чем красной. В подлопае горно-таежных темнохвойных лесов на высотах от 800 до 1000 м численность обоих видов существенно не различается. В кедрово-пихтовых зеленомошных лесах (от 1000 до 1200 м) и в зеленомошных кедровниках и кедровом редколесье (от 1200 до 1400 м) численность красной полевки превышает численность красно-серой в 1,7 раза.

Ширина пространственной ниши несколько большая у красно-серой полевки, хотя ее значения для обоих видов достаточно высоки (табл. 1) и перекрываются на 90%.

Таблица 1
Степень перекрытия ниш красной и красно-серой полевок

Вид	Ширина ниши (B)			
	простран- ственной	временной	пищевой (общ.)	пищевой (зеленые корма)
Красная полевка	0,91	0,94	0,54	0,57
Красно-серая полев- ка	0,94	0,91	0,36	0,80
Степень перекрытия ниш Q	0,90	0,99	0,98	0,79

Изменения численности животных на разных участках отличаются значительной вариабельностью по годам. Причем на диапазоны высот, где численность полевок наиболее высока, приходятся малые значения коэффициентов ее вариации и, наоборот, диапазонам с малой численностью соответствует высокая ее изменчивость (см. рисунок, в). Местообитания с высокой численностью населения полевок и достаточно стабильной на протяжении многих лет можно считать областями оптимальных условий для жизни каждого вида. Область оптимума красной полевки расположена в подлопае горно-таежных темнохвойных лесов на высотах 800—1200 м, а красно-серой — в горно-черневых лесах на высотах от 600 до 800 м. В подлопае кедрового редколесья на высотах от 1200 до 1400 м численность обоих видов снижается, а ее изменчивость возрастает. В нижней части горно-таежных темнохвойных лесов в диапазоне от 800 до 1000 м численность обоих видов высока, но ее колебания в разные годы у красной полевки почти на 20% ниже, чем у красно-серой, т. е. красная полевка всегда многочисленна, а условия ее жизни в этих местах близки к оптимальным.

Наличие областей оптимума и несовпадение их расположения позволяют сделать заключение о разделении всего обитаемого пространства между красной и красно-серой полевками, причем это разделение обусловлено, скорее всего, различиями в требованиях вида к среде обитания, а не конкурентными отношениями видов.

Участие в размножении и смертность. Численность (см. рисунок, б) и процент участвующих в размножении молодых красных полевок (см. рисунок, г) изменяются параллельно. У красно-серой полевки численность на высотах более 800 м снижается, а доля размножающихся молодых самок возрастает. Подобная картина может наблюдаться лишь в том случае, когда смертность зверьков различна в разных местообитаниях (интенсивная миграция полевок по территории маловероятна, так как ни в одной из точек не отмечено высоких приращений численности, не пропорциональных процессам размножения). В противном

случае увеличение доли участвующих в размножении молодых самок должно было бы привести к возрастанию численности популяции, т. е. начиная с высот 600 м численность должна расти и лишь на высотах более 1200 м можно было бы ожидать некоторого ее снижения. Поскольку этого не наблюдается, остается единственный вывод о том, что различия в численности красно-серой полевки в разных обитаниях связаны с изменением смертности зверьков. Параллельность этих процессов у красной полевки позволяет думать, что смертность животных этого вида постоянна на всей территории, а изменения численности связаны с изменением репродуктивной активности молодых самок (перезимовавшие самки обоих видов практически все участвуют в размножении).

Причин изменения смертности может быть несколько. Одна из них — увеличение смертности соподчиненного вида при высокой численности доминирующего как результат конкуренции за жизненное пространство (Кошкина, 1967, 1971). В таком случае на высотах более 800 м красная полевка может снижать численность красно-серой (за счет увеличения смертности последней), а на высотах от 600 до 800 м должна снижаться численность красной полевки, а ее смертность увеличиваться (численность красно-серой полевки в этой области значительно выше). На самом деле рост численности красной полевки сопровождается увеличением гибели зверьков красно-серой, а не наоборот. Поэтому вполне возможно, что красная полевка выступает как вид-доминант по отношению к красно-серой.

Другая причина изменения смертности — это биологические особенности вида. Красно-серую полевку можно отнести к видам, регулирующим свою численность по *r*-типу, так как высокой репродуктивной активности сопутствует более высокая смертность. У красной полевки увеличение числа размножающихся самок происходит при постоянных значениях смертности.

Третья причина изменения смертности — различные требования каждого вида к условиям среды обитания. На одни и те же изменения внешних условий (погодных или климатических) вид может реагировать сообразно своей биологии в зависимости от того, какие местообитания он заселяет (оптимальные или неоптимальные). Оценить действие каждой из перечисленных составляющих смертности на нашем материале не представляется возможным, но влияние конкуренции на смертность кажется весьма вероятным.

Пищевые предпочтения и условия местообитаний. Одной из возможных причин разделения территории между красной и красно-серой полевками могут быть различия в пищевом спектре и приуроченности предпочитаемых полевками растений к условиям каждого диапазона высот. Списки растений, употребляемых в пищу красной и красно-серой полевками, приведены в работах Ф. Р. Штильмарка (1965), Л. Р. Мицуриной (1975) — Западный Саян, В. С. Суркова (1976) — остров Сахалин, Г. Е. Короленко (1979) — Северо-Восток Западной Сибири. По материалам этих работ рассчитаны ширина ниши и степень перекрытия ниш для обоих видов. Лесные полевки питаются (по данным микроскопического анализа содержимого желудков) зелеными частями растений, орехами кедра, семенами различных растений, ягодами и грибами. Поскольку оба вида обитают на одной территории, можно было ожидать, что и спектры их питания довольно близки. Однако по встречаемости зеленых частей растений содержимое желудков красной и красно-серой полевок различается на 40%, семян — на 19%, ягод — на 25%, орехов кедра — на 44%. (Удельный вес орехов в общем объеме корма мал (около 10%), и поскольку они встречаются в основном в осенне-зимний период, то вряд ли могут оказывать большое влияние на энергообеспечение животных в период сезона размножения.) Несмотря

на то, что списки используемых в пищу растений у обоих видов в значительной степени перекрываются, о чем свидетельствуют и значения Q (см. табл. 1), у каждого вида существуют наиболее предпочитаемые корма. Красная полевка при этом ближе к эврифагам, так как она не специализирована к каким-либо определенным кормам, а красно-серая ближе к стенофагам, поскольку ширина ее ниши значительно уже.

Основные количественные различия в содержимом желудков у полевок приходятся на зеленые части растений. Из предложенных 75 видов зеленых кормов (Мичурина, 1975) красно-серая полевка использовала в пищу 80%, красная — только 57%, но вместе с тем спектры потребления зеленых частей растений перекрываются на 79%. Отсюда следует, что оба вида достаточно хорошо приспособлены в горах Западного Саяна к широкому флористическому разнообразию (по числу растений, используемых в пищу) и, вероятно, питаются в основном теми растениями, которые преобладают в тот или иной сезон в местах их обитания.

Наличие широкого спектра кормовых растений, довольно высокая их продуктивность и практически полное перекрытие пищевых ниш свидетельствуют о том, что пространственно-временное разобщение красной и красно-серой полевок не может быть следствием пищевой конкуренции этих животных.

Синхронность изменения численности. Как уже отмечалось выше, территориально-временное разделение жизненного пространства между красной и красно-серой полевками может происходить в результате конкурентных отношений между этими видами или являться следствием различных требований каждого вида к среде обитания. Если справедливо первое положение, то в те моменты, когда численность одного вида высока, численность другого должна быть низкой, изменения локальных внешних условий должны приводить к еще большим контрастам в численности. Если справедливо второе положение, то численность обоих видов должна изменяться независимо друг от друга, а погодные и климатические условия могут выступать как факторы, синхронизирующие эти изменения. Проверка территориального и времененного разделения жизненного пространства между обоими видами проведена с помощью корреляционного анализа: коэффициенты корреляции отражают степень синхронности изменений численности полевок. Для каждой анализируемой пары рассчитывали коэффициенты корреляции Спирмена, корреляционное отношение, показатель криволинейности и статистическую достоверность этих показателей (Поллард, 1982). В табл. 2 приведены только статистически достоверные коэффициенты корреляции. Уровень статистической значимости 0,05.

Таблица 2
Синхронность изменения численности красной и красно-серой полевок
(коэффициенты корреляции Спирмена)

Высота, м	Май	Июнь	Июль	Август	Суммарно за лето
600—790	—	0,60	—	0,55	0,39
800—990	—	—	0,64	0,84	0,51
1000—1190	—	0,66	0,50	—	0,33
1200—1390	—	—	—	—	0,28

Как видно из табл. 2, отрицательной корреляции между изменениями численности полевок не обнаружено, а это означает, что увеличение численности одного вида не приводит к ее уменьшению у другого ни в одном из приведенных случаев. Но обнаружены положительные связи, свидетельствующие о синхронности динамики численности полевок.

Можно было ожидать, что в горно-таежных темнохвойных лесах (высоты 800—1000 м), где численность животных обоих видов достаточно высока и близка по значению, возникнут конкурентные отношения (выразившиеся в противоположных изменениях численности). Но именно на этих высотах численность обоих видов изменяется наиболее согласованно. Это позволяет думать, что совместное обитание двух видов приводит не к обострению отношений, а к разделению жизненного пространства между красной и красно-серой полевками сообразно биологическим особенностям каждого вида.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР
ИМПиТМ имени Е. И. Марциновского
Московский госуниверситет
имени М. В. Ломоносова

Поступила в редакцию
19 июня 1986 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Дарман Ю. А. Материалы по размножению мышевидных грызунов в Хинганском заповеднике. — В кн.: Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985, с. 26—27.
- Дымин В. А. Динамика численности мышевидных грызунов Верхнего Приамурья. — В кн.: Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 27—44.
- Короленко Т. И., Короленко Г. Е. О питании красной полевки в горно-таежных редколесьях Северо-Востока Сибири. — В кн.: Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток, 1979, с. 77—85.
- Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности. — В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1967, вып. 8, с. 5—27.
- Кошкина Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов. — Бюл. МОИП, 1971, т. 76, вып. 1, с. 50—62.
- Лошаков В. Е., Кошкин С. М., Алленов Б. В. Закономерности изменения численности и размножения фоновых видов грызунов на юге Приморья. — В кн.: Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. Владивосток, 1981, с. 45—50.
- Мичурин Л. Р. Характеристика потребления кормов и энергии лесными полевками в таежных лесах Западного Саяна. — В кн.: Экология питания лесных животных. Новосибирск, 1978, с. 36—49.
- Наумов Р. Л. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы, его определяющие. Сообщ. З. Развитие личинок и nimf и состав клещей разных генераций в популяции имаго. — Мед. паразитол., 1975, № 1, с. 10—16.
- Окулова Н. М. Продуктивность грызунов в предгорной тайге юга Западной Сибири и основные факторы, воздействующие на колебания продуктивности. — В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. М., 1983, с. 30—36.
- Поллард Д. Справочник по основным методам статистики. М., 1982, 344 с.
- Протопопов В. В. Биоклимат темнохвойных горных лесов Южной Сибири. М., 1965, 96 с.
- Сурков В. С. К экологии красно-серой полевки острова Сахалин. — В кн.: Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1976, с. 75—87.
- Штильмарк Ф. Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна. — В кн.: Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., 1965, с. 5—52.
- Levins R. Evolution in changing environments some theoretical explorations. New Jersey: Press Princeton, 1968, 120 p.
- Pianka E. R. The structure of lizard communities. — Ann. Kew. Syst., 1973, 4, p. 53—74.
- Tähkä K., Wallgren H., Vuorinen M. Endocrine aspect of population regulation in the genus *Clethrionomys*. — Mem. Soc. fauna et flora Fenn., 1984, 60, № 3, p. 93—106.