АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 96 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1975

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

УДК 599.323.4+591.52

Популяционная изменчивость животных. Сб. статей. Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

В сборнике публикуются работы, освещающие различные вопросы меж- и внутрипопуляционной изменчивости животных. Особое внимание уделено изучению изменчивости морфологических и экологических признаков млекопитающих (грызунов, насекомоядных, хищных, копытных), структуре таксонов и изменчивости видов наземных моллюсков, экспериментальному изучению двух форм полевок и их гибридов.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, экологов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор **В. Н. Павлинин**

© УНЦ АН СССР, 1975.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ 1975

В. Н. Большаков, А. Г. Васильев

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Изучение пространственной структуры популяций и особенностей популяционной дифференциации — один из центральных вопросов как популяционной, так и эволюционной экологии (Шварц, 1969). С позиций современного учения популяция представляет собой биологическую систему, характеризующуюся комплексом специфических механизмов, обеспечивающих ее целостность и относительную устойчивость при постоянно изменяющихся условиях среды. Одной из сторон подобных механизмов является сохранение общего генофонда популяции и генетической разнокачественности составляющих ее особей (Шилов и др., 1973). Особый интерес в этом плане представляет изучение природных популяций с разной степенью изоляции по комплексу признаков. Нами сделана попытка на конкретном примере (рыжая полевка на южной границе ареала) выяснить особенности пространственной структуры популяции и изменчивость ее по ряду показателей (генетических, морфологических, экологических), исходя из теории С. С. Шварца (1969) о динамике пространственной структуры популяции как важнейшем механизме приспособления вида к условиям среды.

В основу работы положены материалы экспедиции лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Сборы проводились в июне — июле 1972 г. в Оренбургской области в районе г. Кувандык, пос. Кашкук и в районе г. Новотроицка (пойма р. Урал). Осенью этого же года материал собирался в районе пос. Кашкук на той же самой территории и в тех же биотопах, что и летом.

Всего было отловлено 1076 зверьков, из них 287 (26%) составила рыжая полевка. Отработано 8920 ловушко-суток. Определение относительной численности проводилось общепринятым

методом учета количества зверьков на 100 ловушко-суток. Для выяснения подвижности и распределения зверьков по территории проводилось их мечение. Зверьки, отловленные в живоловки, метились отрезанием фаланг пальцев на передних и задних лапках.

В качестве объективных показателей размножения в популяциях учитывалось число эмбрионов и степень их развитости, а также наличие и количество рубцов в матках самок, участвовавших в размножении.

Выделение возрастных групп проводилось по степени развитости корней зубов (Кошкина, 1955; Тупикова и др., 1970), а также по степени развития тимуса. Нами выделялись три возрастные группы полевок: I — молодые неполовозрелые; II — молодые половозрелые текущего года рождения; III — старые перезимовавшие (рождения предыдущего года).

Общие размеры тела и его частей, а также их пропорции сравнивались по общепринятым показателям. Для оценки различий в краниологии были взяты восемь промеров черепа. Окраска шкурок исследовалась методом объективного колориметрирования с помощью универсального фотометра ФМ-1, предназначенного для измерения коэффициентов яркости светорассеивающих объектов (Покровский и др., 1962).

Неметрические признаки (эпигенетический полиморфизм), являясь своеобразными генетическими маркерами, позволяют косвенно сравнивать генетическую структуру популяций и, что особенно важно, генетическую структуру внутрипопуляционных группировок. Нами проводилось изучение эпигенетического полиморфизма в строении черепа по числу отверстий для кровеносных сосудов и нервов в его различных частях. В работе широко применялся метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

Для статистической обработки материала брались естественные группы одного пола и возраста. Достоверность различий оценивалась по формуле $t=\frac{M_1-M_2}{\sqrt{m_1^2+m_2^2}}\geqslant 2$. При характеристике размаха изменчивости использовались, кроме коэффициента вариации (Cv, %), максимальный и минимальный пределы изменчивости (lim).

Распределение по биотопам и численность. В районе пос. Кашкук отлов рыжей полевки проводился в разных биотопах, условно обозначенных «пойма Сакмары», «пойма ручья» и «колки» (рис. 1). В районе г. Новотроицка рыжие полевки отлавливались в пойме р. Урал — биотопе, близком по составу к пойме Сакмары, — «пойма Урала».

Биотопы первой группы сильно отличаются друг от друга по жизненным условиям. Это хорошо видно по процентному соотношению численности доминирующих видов в разных биотопах

(рис. 2). Лесная мышь имеет достаточно высокую численность во всех трех биотопах, что говорит о большей ее эвритопности. Тем не менее лесная мышь предпочитает пойму ручья (средний по высоте местности биотоп), где ее численность достигает максимума. Рыжая полевка и желтогорлая мышь являются анта-

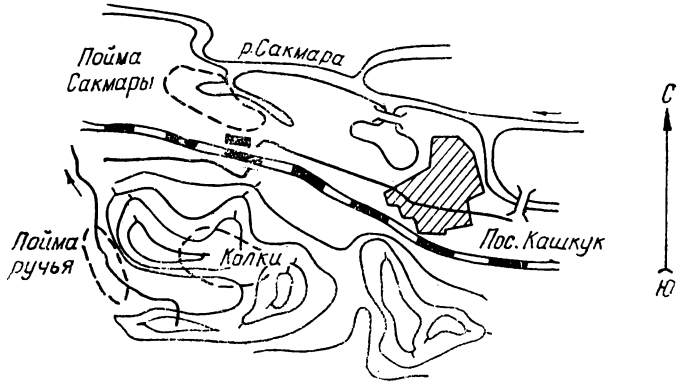

Рис. 1. Топографическая схема размещения изученных биотопов сакмарской популяции.

гонистами по требованию к жизненным условиям биотопа. Желтогорлая мышь предпочитает высокие участки местности с определенным типом растительности. Об этом свидетельствуют и результаты мечения. Рыжая полевка наиболее многочисленна в пойме рек Самары и Урала, т. е. предпочитает более влажные участки местности.

С. В. Кириков (1935), добывавший рыжую полевку примерно в том же районе, что и мы, пишет, что рыжие полевки «как на Саринском плато, так и Губерлинских горах ни разу не были встречены в степных стациях и попадались исключительно в черноольховой и ольхово-вязовой уреме по дну глубоких долов» (стр. 310). Нами также не было отловлено ни одного экземпляра рыжей полевки в степных стациях. Отличительная черта населения грызунов поймы Сакмары — наличие лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall., 1775), которых было отловлено 25 экз., и отсутствие поселений обык-

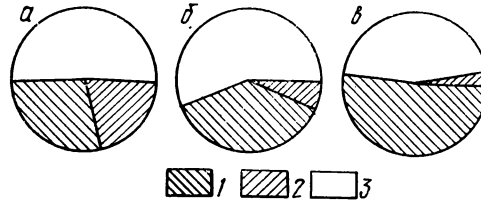

Рис. 2. Соотношение видов грызунов в различных биотопах, %.
а — колки; *б* — пойма ручья; *в* — пойма р. Сакмары.
1 — рыжая полевка; *2* — желтогорлая мышь; *3* — лесная мышь.

новенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall, 1770), обычной для колков. Нет поселений слепушонки и в пойме ручья. Таким образом, уже по распределению фауны ясно видно, что биотопы значительно отличаются друг от друга по жизненным условиям.

Пойма Сакмары — биотоп с густой растительностью. Ближе к руслу реки наблюдается сильная захламленность растительными остатками, возникшая в результате разливов Сакмары. Древесные породы первого яруса состоят из ольхи, вяза и липы, а второй и третий ярусы — из черемухи, рябины и различных кустарников. Травяной покров представлен густым высокотравьем.

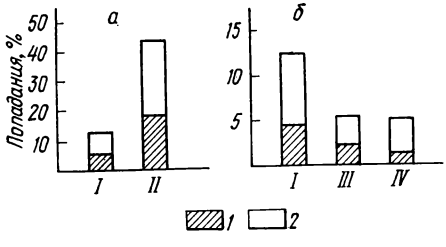

Рис. 3. Численность мелких млекопитающих в разных биотопах (на 100 ловушко-суток), шт.
а — численность в поймах Сакмары и Урала; *б* — численность в разных биотопах (пос. Кашкук). *I* — пойма Сакмары, *II* — пойма Урала, *III* — пойма ручья, *IV* — колки. *1* — численность рыжей полевки; *2* — прочих видов.

Пойма Урала очень близка по составу растительности к пойме Сакмары, но отличается большей пышностью и густотой травянистого покрова и большей захламленностью растительными остатками.

Пойма ручья — болотистый биотоп с богатым, но редким травянистым покровом и высоким древостоем того же состава, что и в пойме Сакмары. Почва сырая, местами зыбкая.

На южных склонах холмов расположены широколиственные колки. Расстояние между ними от 30 до 100 *м*. Каждый колок окружен барьером из кустарника (шиповник, дикая вишня и др.). В нижней части колков травостой высокий, где преобладают злаковые; встречаются и степные виды растений: мордовник, василек угольный, степная гвоздика. В центре колка большой толщины достигает лиственный опад. В верхней части колков обычно растет осина, ниже начинают появляться береза, дуб и липа. В нижней части обычны черемуха и ольха, а также рябина. Таким образом, наибольший биотопический контраст наблюдается между поймой Сакмары и колками.

Поймы рек Сакмары и Урала разобщены расстоянием в 60—70 *км*. При учете рельефа местности и ландшафта (степь) можно говорить о значительной географической изоляции населения лесных грызунов.

Между населяющими колки, пойму ручья и пойму Сакмары мелкими млекопитающими имеется связь, что установлено на основе опытов с мечеными животными.

Численность рыжих полевок в пойме Урала в год нашей работы была выше, чем в пойме Сакмары (рис. 3). В свою очередь в пойме Сакмары численность этого вида значительно вы-

ше, чем в сухих колках. Это свидетельствует о том, что рыжая полевка на южной границе ареала становится стенотопным видом, что в свое время отмечал и С. В. Кириков (1935).

Таким образом, территориальное распределение рыжей полевки в указанном районе характеризуется полной (поймы рек Сакмары и Урала) или частичной (пойма Сакмары — колки — пойма ручья) изоляцией. Подобная особенность распределения грызунов позволяет изучать некоторые вопросы, связанные с проблемой изоляции, с генетико-автоматическими процессами и пространственной структурой популяции.

Первый вопрос, который встал перед нами — это вопрос о популяционной дифференциации рыжей полевки. Для проведения исследований важно было понять— представляет ли собой население отдельных биотопов самостоятельные популяции или это внутрипопуляционные территориальные группировки (микропопуляции).

В последнее время интерес многих экологов прикован к изучению так называемого эпигенетического полиморфизма. Д. Г. Крылов и А. В. Яблоков (1972, стр. 576) определяют эпигенетический полиморфизм, как «прерывистые, обычно неметрические вариации в выражении наследственных признаков». Высокая наследственная обусловленность эпигенетического полиморфизма позволяет использовать подобные признаки в качестве генетических маркеров совокупности особей (изучение внутрипопуляционного и популяционного генофонда). Генетическая характеристика популяций вполне возможна с помощью признаков, обусловленных эпигенетическим результатом автогенетических процессов, что было проверено на целом ряде примеров (Berry, 1963; Крылов, Яблоков, 1972; и др.). Наиболее удобен для изучения эпигенетического полиморфизма скелет, как более консервативный морфологический объект, нежели другие органы и части организма (Berry, Searle, 1963). Именно особенности строения черепа были взяты Д. Г. Крыловым и А. В. Яблоковым (1972) за основу при изучении эпигенетического полиморфизма скелета рыжей полевки. Авторы исследовали встречаемость разного числа отверстий для кровеносных сосудов и нервов на различных частях черепа рыжих полевок, обитавших на соседних участках. Полученные результаты показывают большую перспективность использования методов популяционной морфологии для обнаружения мелких генотипических особенностей внутрипопуляционных группировок (микропопуляций), а также установления степени их изоляции.

Нами проводился сходный анализ эпигенетического полиморфизма в исследуемых группировках рыжей полевки. Изучение было проведено по трем признакам, подверженным эпигенетическому полиморфизму: числу отверстий на верху левой глазницы лобной кости, на внешней стороне левой нижней че-

люсти под альвеолами коренных зубов и на правой верхнечелюстной кости перед альвеолами коренных зубов. Эти признаки очень мало подвержены возрастной изменчивости (Крылов, Яблоков, 1972), что позволяет применить данный метод во всех возрастных группах полевок.

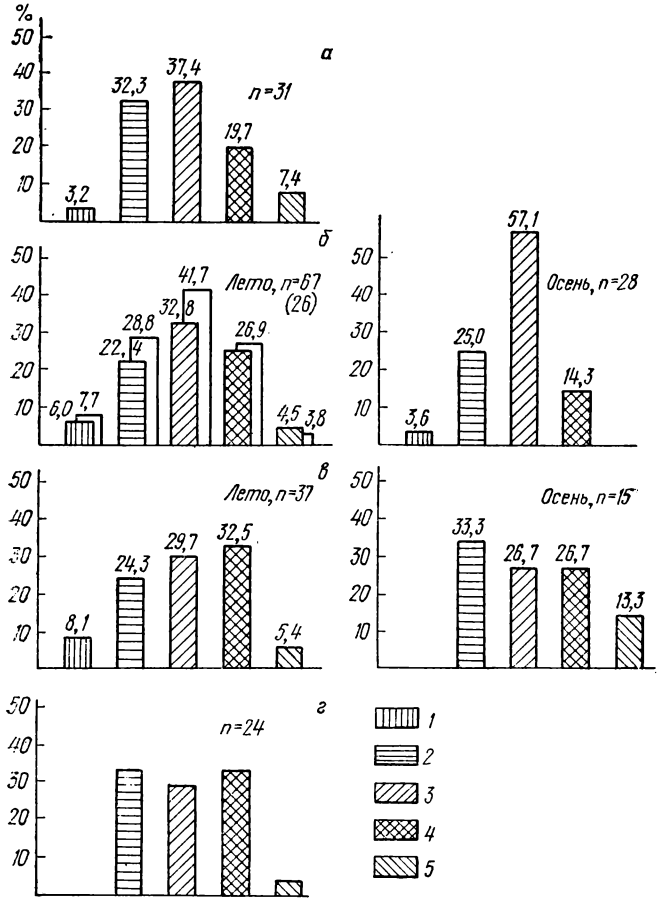

Рис. 4. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (верхнечелюстная кость).
а — пойма Урала; б — пойма Сакмары; *в* — колки; *г* — пойма ручья.
1 — одно отверстие; *2* — два отверстия; *3* — три отверстия; *4* — четыре отверстия; *5* — больше четырех отверстий.

Д. Г. Крылов и А. В. Яблоков (1972) при сравнении взяли средние показатели по каждому признаку. Нами дополнительно используются гистограммы сравнения вариантов с различным количеством отверстий. Применение гистограмм позво-

Таблица 1

Среднее количество отверстий на отдельных участках черепа рыжих полевок

Признаки	Показатель	Пойма Урала	Пойма Сакмары	
			Лето	Осень
Нижняя челюсть	$M \pm m$ n	2,05±0,162 40	2,13±0,264 71	1,68±0,301 31
Лобная кость	$M \pm m$ n	1,75±0,331 28	2,08±0,285 53	2,0±0,408 24
Верхнечелюстная кость	$M \pm m$ n	2,94±0,170 31	3,0±0,116 67	2,82±0,157 28

Признаки	Показатель	Колки		Пойма ручья
		Лето	Осень	
Нижняя челюсть	$M \pm m$ n	1,71±0,267 41	2,23±0,618 13	2,09±0,435 23
Лобная кость	$M \pm m$ n	2,14±0,393 29	1,67±0,481 12	2,0±0,471 18
Верхнечелюстная кость	$M \pm m$ n	3,03±,173 37	3,2±0,270 15	3,08±0,186 24

ляет обнаружить тонкие различия генетической структуры при одинаковых средних арифметических. Из гистограммы (рис. 4), на которой представлены частоты вариантов с различным количеством отверстий на правой верхнечелюстной кости перед альвеолами зубов, видно четкое различие между полевками поймы Сакмары и поймы ручья по частотам сравниваемых вариантов ($p<0{,}01$). И напротив, из табл. 1 видим: по количеству отверстий эти выборки не различаются ($t=0{,}08$).

Таким образом, имеющееся между выборками различие в их генетической структуре, косвенно указываемое эпигенетическим полиморфизмом, устанавливается более тонко с помощью предложенных гистограмм (сравнение по частотам). Это, конечно, не исключает возможности использовать средние арифметические показатели для сравнения указанных признаков.

Две сравниваемые изолированные группы рыжей полевки обнаруживают достоверно различное распределение частот неметрических вариантов по всем признакам: нижняя челюсть ($p<0{,}01$), лобная кость ($p<0{,}01$), верхнечелюстная кость ($p<0{,}01$). Различия по проявлению эпигенетического полимор-

физма между этими группами свидетельствуют о том, что они имеют различную генетическую структуру. Это становится понятным, если учесть изолированность населения рыжих полевок пойменных биотопов. Отмеченное различие генетической

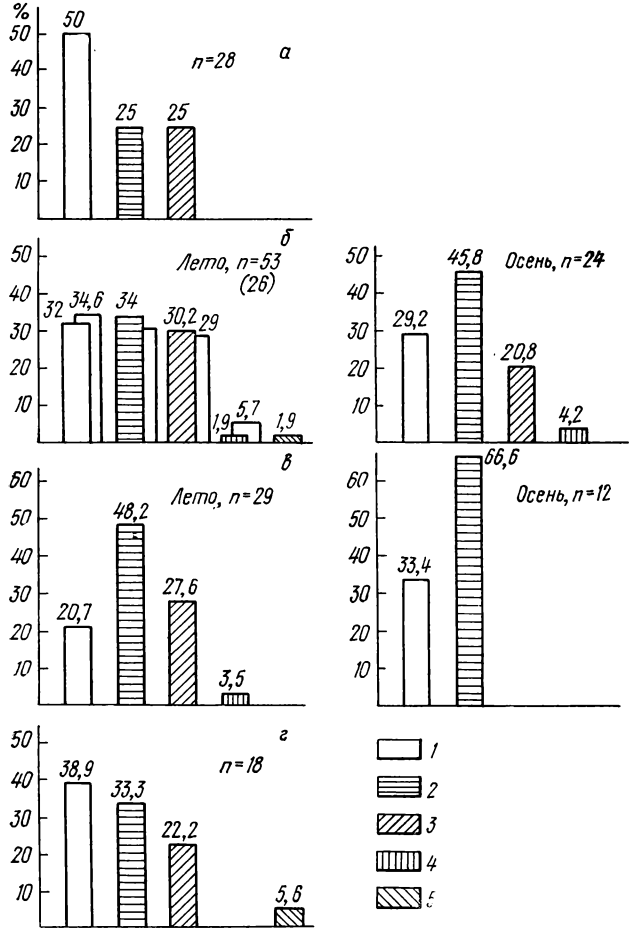

Рис. 5. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (лобная кость). Обозначения те же, что на рис. 4.

структуры популяций особенно важно учитывать на южной границе ареала вида. Именно здесь, на периферии ареала, изменение условий среды может вызвать процессы дифференциации популяций, появление необратимых приспособлений, приводящих к микроэволюционным сдвигам.

Для того чтобы выяснить, насколько эпигенетический полиморфизм в строении черепа является тонким генетическим маркером внутрипопуляционных групп, мы провели сравнение двух соседних поселений поймы Сакмары. Эти поселения разделе-

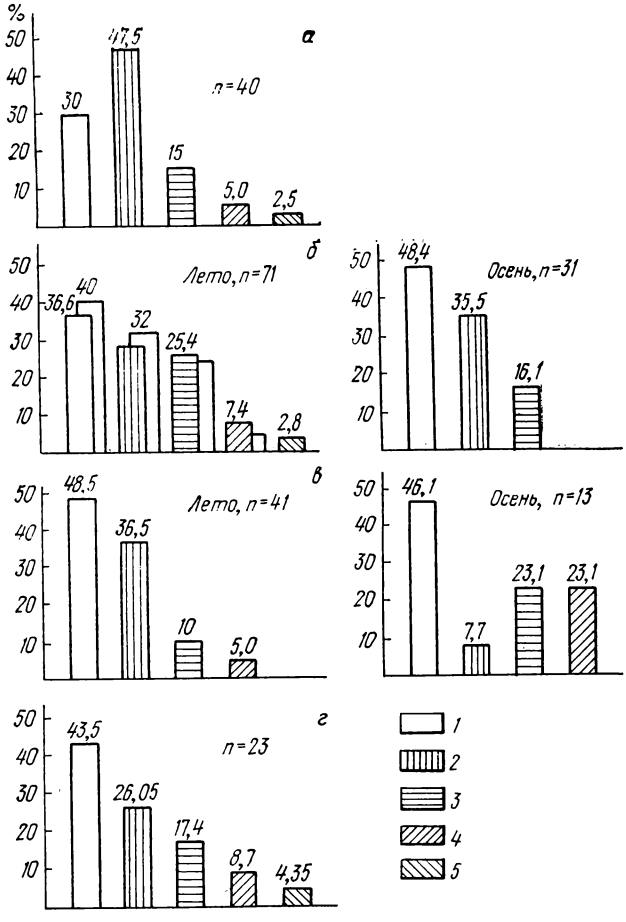

Рис. 6. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (нижняя челюсть). Обозначения те же, что на рис. 4.

ны почти полностью одной из стариц Сакмары, но соединяются тонким перешейком. Сравнение эпигенетического полиморфизма в этих поселениях (рис. 5, *б*) показывает единство их генетической структуры ($p<0{,}05$). Объяснить это можно тем, что данные поселения являются временными (Сакмара весной раз-

ливается и затапливает эту территорию) и имеют недавнее общее происхождение. Сходство генетической структуры мы видим и при сравнении этих поселений по другим признакам: лобная кость ($p>0,05$); верхнечелюстная кость ($p>0,05$). В сакмарской популяции поселения различных биотопов не обнаруживают ни такого постоянного различия по частотам неметрических вариантов, какое наблюдается между разными популяциями, ни такого постоянного сходства, как в двух поселениях одной и той же микропопуляции.

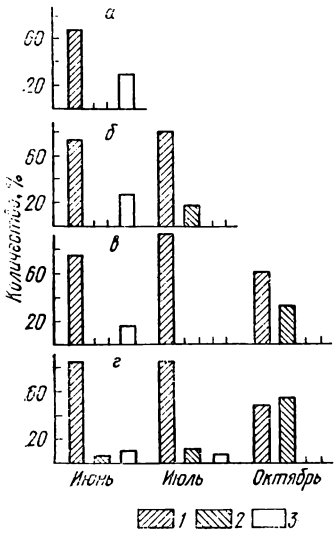

Рис. 7. Динамика возрастной структуры микропопуляций в разных биотопах.
а — пойма Урала; *б* — пойма ручья; *в* — колки; *г* — пойма Сакмары.
1 — первая возрастная группа; *2* — вторая возрастная группа; *3* — третья возрастная группа.

Грызуны поймы р. Сакмары в одном случае обнаруживают сходство с населением колков (верхнечелюстная кость $p>0,05$), в двух других (рис. 5, 6) — с населением поймы ручья (нижняя челюсть и лобная кость $p>0,05$). Однако наряду с этим по ряду признаков между этими группами проявляются и четкие различия. Следовательно, в нашем случае можно говорить о большей близости генетической структуры частей одной популяции, чем двух разных популяций, отмечая при этом некоторую степень изоляции этих внутрипопуляционных группировок. При сопоставлении эпигенетического полиморфизма летних и осенних группировок (колки и пойма Сакмары) по всем трем признакам наблюдается достоверное различие в распределении частот вариантов. Динамика частот по сезонам у животных поймы Сакмары по всем трем признакам показывает сохранение общей картины распределения к осени, несмотря на то, что различия между летним и осенним распределениями не случайны ($p>0,01$). Например, частота варианта с одним отверстием на внешней стороне нижней челюсти преобладает и летом и осенью, с двумя отверстиями и летом и осенью занимает промежуточное положение между вариантами с одним и тремя отверстиями. Показательно, что, несмотря на общее увеличение, частоты этих признаков сохраняют пропорцию своего распределения по сезонам. Сохранение преобладания частот отдельных вариантов легко обнаружить и при сравнении черепов с разным числом отверстий на верхнечелюстной кости: по сезонам сохраняется преобладание частоты с тремя отверстия-

ми. Доминирование по сезонам признака — два отверстия на лобной кости — выражено несколько меньше.

Все сказанное говорит об относительно плавном изменении генетической структуры по сезонам. В том, что генетическая структура в группировке поймы Сакмары изменилась, сомневаться не приходится: нижняя челюсть $p<0{,}01$; лобная кость $p<0{,}01$; верхнечелюстная кость $p<0{,}01$. Нужно отметить относительно плавное изменение генетической структуры по сезонам (сохранение картины распределения к осени, а также преобладания частот отдельных вариантов) и ее осеннюю стабилизацию (уменьшение общего числа вариантов, увеличение частоты преобладающих по сезонам вариантов к осени).

Население одного из колков было в начале лета истреблено полностью. Был создан так называемый экологический вакуум, который заполнялся в последующие месяцы до октября.

В популяции обычно основная доля мигрантов приходится на молодых зверьков. Микропопуляция колков к осени сформировалась в основном за счет молодых мигрантов, о чем ясно говорит специфика динамики возрастной структуры (рис. 7).

Таким образом, к осени экологическая (в данном случае возрастная) структура изменилась. Важно поэтому проследить, изменилась ли генетическая структура микропопуляции в результате изменения ее экологической структуры.

Сравнение распределения частот по сезонам в микропопуляции колков позволяет сделать следующие заключения. Распределение частот вариантов по сезонам в микропопуляции колков различно. Резкое различие в частотах (количественное различие) дополняется различием и в количестве вариантов (качественное различие). Необходимо отметить уменьшение числа вариантов с различным количеством отверстий на лобной кости (лето — 4 варианта, осень — 2 варианта), что касается различия по частотам, то довольно нечеткие распределения можно отметить в осенней выборке для нижней челюсти и лобной кости. Частоты вариантов отверстий на нижней челюсти соотносятся по сезонам следующим образом (см. рис. 6), %: лето — 48,5; 36,5; 10,0; 5,0; осень — 46,1; 7,7; 23,1; 23,1, а на лобной кости (см. рис. 5): лето — 20,7; 48,2; 27,6; 3,5; осень — 33,4; 66,6. Следовательно, осенью генетическая структура в микрополуляции колков отличается от летней. Здесь уже нельзя говорить о плавном ее изменении, какое мы наблюдали в микропопуляции поймы Сакмары. Другими словами, осенью в колках генетическая структура создалась заново молодыми мигрантами. Вполне возможно, что генетическая структура микропопуляции колков осенью еще не вполне сбалансирована для этого биотопа, так как она не очень давно сформировалась. Напротив, можно сказать, что генетическая структура микропопуляции поймы Сакмары к осени показывает закономерную стабилизацию и, очевидно, вполне сбалансирована.

Следует обратить внимание еще на одну интересную особенность, связанную с сезонным различием генетической структуры в микропопуляции колков. При сравнении распределения частот вариантов отверстий на верхнечелюстной кости не обнаруживаются различия между летними микропопуляциями колков и поймы Сакмары ($p>0{,}05$). Совпадение распределения частот неметрических вариантов в этих микропопуляциях несомненно говорит об их генотипической близости по этому признаку. Вариант с одним отверстием на верхнечелюстной кости есть и в пойме Сакмары (6,0%) и в колках (8,1%), тогда как в пойме ручья этого варианта нет. Летнее и осеннее распределение частот в колках достоверно различаются ($p<0{,}01$), но осеннее распределение для колков соответствует распределению частот поймы ручья летом, более того — осенью в колках, так же как и в пойме ручья, нет варианта с одним отверстием.

Важно отметить, что в пойме Сакмары и летом и осенью вариант с одним отверстием имеется, несмотря на общее уменьшение количества вариантов к осени.

Эти качественные сопоставления вариантов позволяют высказать предположение, что осенью микропопуляция колков формировалась в большей мере за счет мигрантов из поймы ручья, чем из поймы Сакмары. Следовательно, если летом обмен особями происходил чаще между микропопуляциями колков и поймы Сакмары (наличие в обеих выборках относительно большого процента варианта с одним отверстием на верхнечелюстной кости), то осенью колки заселялись преимущественно зверьками поймы ручья (отсутствие в выборках этого варианта). Если колки могут заселяться мигрантами из поймы Сакмары и поймы ручья, то генетическая структура микропопуляции колков представляет собой суммирование генофонда обеих пойменных микропопуляций. Доля генофонда каждой пойменной микропопуляции в разные сезоны, вероятно, может быть различной. Такое суммирование генофонда нескольких микропопуляций в одной вновь создающейся в условиях особого биотопа (колки) на юге ареала вида имеет определенное значение как фактор, потенциально способствующий микроэволюционным сдвигам (Шварц, 1969).

Таким образом, использование эпигенетических признаков в качестве маркеров генетической структуры популяций позволяет считать, что в конкретном случае речь может идти о двух изолированных популяциях: пойма р. Сакмары, колки, пойма ручья — «сакмарская популяция» и пойма р. Урал — «новотроицкая популяция». Внутри сакмарской популяции можно различить несколько территориальных группировок с различной степенью изоляции. Сравнительное изучение межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости ряда признаков проводилось нами в дальнейшем именно с учетом этого.

Таблица 2

Количество эмбрионов, приходящихся на самку

Показатель	Колки	Пойма ручья	Пойма Сакмары	Пойма Урала
$M \pm m$	7,0±0,27	7,67	6,52±0,31	7,0±0,3
Cv	10,20	—	21,01	15,31
lim	6—8	7—8	3—10	5—10
n	8	3	21	14

Размножение. Летом в сакмарской популяции плодовитость рыжих полевок довольно высока и по биотопам достоверно не отличается (табл. 2). Следует отметить очень незначительное варьирование количества эмбрионов у полевок, обитающих в колках (по сравнению с поймой р. Сакмары). При равном количестве эмбрионов на самку, интенсивность размножения в новотроицкой популяции несколько выше, чем в сакмарской (см. табл. 3). В июне в новотроицкой популяции основная масса самок, участвующих в размножении, состоит из перезимовавших зверьков. В сакмарской популяции все самки, уже давшие пометы, представлены только перезимовавшими зверьками.

Таблица 3

Интенсивность размножения рыжей полевки в разных биотопах, % от общего количества отловленных

Биотоп	Всего самок	Из них беременных	Неразмножавшихся	Давших пометы
Пойма Сакмары	35,85	36,84	50,0	13,16
Пойма Урала	44,19	73,68	26,32	—
Пойма ручья	21,82	66,6	33,4	—
Колки	36,73	44,4	55,6	—
Колки (осень)	42,85	16,6	83,4	—
Пойма Сакмары (осень) . . .	46,66	—	100	—

Размножающиеся полевки первой весенней генерации появились в пойме Сакмары только 27 июня. В июле наблюдалось размножение наиболее крупных самок I группы, которые уже достигли половой зрелости. В середине июля попалась самка с минимальным для беременных весом 16,8 г. Эти факты свидетельствуют о быстром половом созревании летних зверьков. Соотношение количества беременных самок с июнем в июле несколько понизилось, что объясняется отмиранием перезимовавших самок (табл. 4).

Таблица 4

Беременные самки в разных биотопах в июне и июле, % от общего числа отловленных

Биотопы	Июнь	Июль
Колки	50	—
Пойма ручья	75	50
Пойма Сакмары . . .	46,6	30,4
Пойма Урала	73,6	—

Нужно отметить, что в колках размножение, по-видимому, полностью прекратилось, так как ни одной беременной самки в июле не было отловлено. Отсюда понятно, что в колках основными производителями в июне были перезимовавшие зверьки (это подтверждается и динамикой возрастной структуры). Узкие временные рамки отлова не позволили нам отметить начало весеннего размножения с большой точностью, но по времени появления зверьков II возрастной группы можно предположить, что размножение началось во второй половине апреля. В октябре размножение в пойменном биотопе полностью прекратилось. В колках осенью попалась только одна самка с пятью эмбрионами, что говорит о затухании размножения и в этом биотопе.

Таким образом, период размножения в пойменных биотопах (т. е. основных биотопах), по-видимому, длится со второй половины апреля по октябрь.

Возрастная структура и ее динамика. О возрастной структуре популяций часто судят по результатам изучения одной микропопуляции. Но подобный подход не всегда приемлем, ибо отдельные микропопуляции могут образовываться временно и формироваться в основном за счет мигрирующих молодых зверьков. Ясно, что в этих условиях представление о возрастной структуре по таким микропопуляциям будет искаженным (Шварц, 1960). Судить о возрастной структуре и ее динамике у всей популяции возможно лишь на основе одновременного изучения этих показателей у отдельных микропопуляций, формирующих население в целом. В сакмарской популяции нами были выбраны три микропопуляции, занимающие соответственно три разных типичных биотопа.

Так как здесь отлов нами проводился близкий к абсолютному, то соотношение между возрастными группами достаточно близко к естественному. Для удобства проанализируем возрастную структуру микропопуляций сначала летом, а затем осенью (см. рис. 7).

Во второй половине июня во всех биотопах встречаются молодые неполовозрелые сеголетки (I группа) и старые перезимовавшие (III группа). В конце июня начинают появляться половозрелые зверьки (II группа). Это, вероятно, сеголетки ранневесенней генерации, но они отлавливались в малом количестве и только в пойме Сакмары. Возрастная структура микропопуляции в пойме Сакмары характеризуется большим

количеством молодых особей первой группы (88,3%) и очень небольшим — старых, перезимовавших (8,8%). В микропопуляции колков процент старых особей почти в два раза больше, чем в пойме Сакмары, а в пойме ручья в три раза больше. Такая разница может объясняться тем, что отлов зверьков в пойме Сакмары проводился в низинной части поймы реки, а не на более возвышенной, где зверьки, по-видимому, зимуют. Высокий процент перезимовавших в пойме ручья объясняется более ранним отловом зверьков (с 13 по 20 июня). Понятной становится в этой связи и разница в возрастной структуре между близкими по составу биотопами поймы Сакмары и поймы Урала.

Следует отметить, что более южная популяция поймы Урала в конце июня характеризуется наибольшим количеством перезимовавших особей. Это, возможно, говорит о более позднем начале весеннего размножения в пойме Урала по сравнению с поймой Сакмары.

Следовательно, возрастная структура микропопуляций сакмарской популяции в разных биотопах существенно отличается от возрастной структуры обеих популяций в сходных биотопах. В июле возрастная структура микропопуляций заметно изменилась. В пойме Сакмары наряду с высокой численностью I группы увеличилось количество половозрелых сеголеток (II группа) и уменьшилось количество перезимовавших особей (III группа). В пойме ручья число молодых неполовозрелых особей (I группа) несколько возросло, и появилось много зверьков II группы, состоящих в основном из животных ранневесенней генерации, но полностью исчезли перезимовавшие. В колках все отловленные зверьки относятся к I возрастной группе. Отсутствие в колках представителей ранневесенней генерации и перезимовавших можно объяснить двумя причинами: во-первых, поздним началом весеннего размножения, во-вторых, элиминирующим действием неблагоприятного биотопа на группу перезимовавших зверьков. В пойме ручья отсутствие в июле перезимовавших особей можно объяснить, вероятно, тем же элиминирующим действием биотопа на эту группу. Таким образом, в июле наблюдается общее отмирание перезимовавших зверьков, особенно в относительно неблагоприятных для жизни рыжей полевки биотопах.

В октябре проводился повторный отлов на той же территории, что и летом,— в пойме Сакмары и колках. Возрастная структура осенью отличается высоким процентом зверьков II возрастной группы и уменьшением относительного количества I возрастной группы. Осенью II группа состоит из сеголеток, родившихся в июне — июле, а I — из сеголеток, родившихся в августе — сентябре. В пойме Сакмары зверьки III группы численно преобладают над I группой, в отличие от колков, где зверьки I возрастной группы по-прежнему превалируют в чис-

ленности. Высокий процент молодых зверьков I группы в колках объясняется изменением возрастной структуры микропопуляции в результате проведенного летом отлова.

Механизм этого изменения заключается, по-видимому, в следующем. Рыжая полевка была почти поголовно истреблена в колках летом. После прекращения летнего отлова свободная территория заполнялась расселяющимися молодыми зверьками. Заселение колков молодыми мигрантами продолжалось, вероятно, в течение августа и начала сентября. За счет этой миграции и последующего размножения подросших зверьков II группы в колках и наблюдается значительное преобладание первой группы над второй.

Так как размножение в пойме Сакмары к этому времени прекратилось, то можно ожидать в конце осени формирования более или менее однородной возрастной структуры популяции, состоящей преимущественно из молодых зверьков II группы (родившихся в августе — сентябре), способных перенести зимние условия (Шварц, 1962).

Таким образом, разные микропопуляции обнаруживают специфическую сезонную динамику возрастной структуры, обусловленную конкретными условиями занимаемого биотопа. Тем не менее к осени в популяции достигается возрастная однородность, отражающая приспособление популяции в целом к переживанию зимних условий.

Морфофизиологические особенности популяций. Вес тела самцов сакмарской популяции больше, чем в новотроицкой ($t=2{,}4$). Но это объясняется, по всей вероятности, более поздним началом размножения в новотроицкой популяции. В разных биотопах сакмарской популяции вес тела рыжих полевок обладает различной изменчивостью (табл. 5). Меньшая изменчивость веса тела у самцов наблюдается в пойме Сакмары и колках, тогда как у самок вес тела несколько больше варьирует в колках ($t=1{,}4$). Самки в пойме Сакмары имеют меньший вес тела по сравнению с самцами ($t=2{,}98$), в то время как в колках между полами в весе тела нет разницы ($t=0{,}3$). Средний вес зверьков в разных биотопах существенно не отличается. Вес самцов осенью иной, чем летом, во всех биотопах, тогда как у самок не наблюдается никакого изменения веса тела по сезонам (см. табл. 5).

Сравнение индексов сердца и печени в микропопуляциях разных биотопов показывает большую чувствительность этих индикаторов к условиям обитания. Рассмотрим сначала относительный вес сердца. Заметное увеличение индекса сердца наблюдается в пойменных биотопах обеих рек и ручья по сравнению с колками, что связано, очевидно, с высокой двигательной активностью зверьков пойменных биотопов (см. табл. 5). Важно подчеркнуть полное соответствие индекса сердца в обеих популяциях.

Особый контраст по величине индекса сердца виден из сравнения зверьков поймы ручья и колков. Индекс сердца у самок в пойме ручья выше, чем в колках ($t=2{,}88$). У самцов эта разница несколько меньше ($t=1{,}87$).Такая разница может объясняться происхождением микропопуляций. В результате затопления весной низин пойменных участков они были заселены в начале лета мигрирующей частью популяций, что и повлияло на величину индекса сердца в этих биотопах. После летнего сплошного отлова наблюдается, по-видимому, та же тенденция заселения свободных участков мигрантами, что подтверждается высоким индексом сердца у осенних зверьков (см. табл. 5).

Относительный вес печени так же чутко отражает разницу условий обитания микропопуляций, что и индекс сердца.

Самцы отличаются высоким индексом печени. Между самцами обеих популяций наблюдается большое сходство по индексу печени. В пойме Сакмары индекс печени у самцов достоверно выше, чем в колках ($t=2{,}96$), тогда как в пойменных биотопах такого различия нет ($t=0{,}2$). Самки тоже характеризуются высоким индексом печени, но по биотопам его величина не отличается ($t=0{,}4$). Осенью в сакмарской популяции наблюдается значительное уменьшение индекса печени, что связано, очевидно, с наступлением неблагоприятных осенних условий. Изменчивость индекса печени к осени в пойменных биотопах уменьшается, а в колках увеличивается, что может свидетельствовать о более равномерной обеспеченности кормами микропопуляции поймы Сакмары осенью.

У зверьков сакмарской и новотроицкой популяций нет различий в относительной длине кишечника и слепого отдела, что указывает на тождественность кормовой базы в этих популяциях.

Внутри сакмарской популяции относительная длина слепого отдела кишечника в колках достоверно больше, чем в пойменном биотопе (у самцов $t=3{,}26$, а у самок $t=2{,}86$). Это говорит о разной кормовой специализации животных разных биотопов и, по-видимому, более жестком и грубом составе корма в колках. Различия в относительной длине кишечника и его слепого отдела между полами отсутствуют. Следует отметить высокую изменчивость относительной длины слепого отдела как у самок, так и у самцов (см. табл. 5).

Размеры тела и его частей. Сравнение полевок по изученным экстерьерным признакам представлено в табл. 6.

Различия по длине тела между популяциями обнаружены только у самок ($t=3{,}8$). Самки новотроицкой популяции вообще крупнее самцов. Внутри сакмарской популяции в разных биотопах зверьки обоих полов не обнаруживают различий по длине тела. Пределы изменчивости длины тела в пойме ручья и колках полностью укладываются в пределы микропопуля-

Биотопы		Показатель	Вес тела, *г*		Относительный вес сердца, ‰	
			Самцы	Самки	Самцы	Самки
Пойма р. Урала	Лето	lim	16,2—23,7	—	5,05—9,28	—
		$M \pm m$	18,94±0,75	—	7,50±0,42	—
		Cv	12,51±2,61	—	17,79±3,79	—
		n	11	—	11	—
Пойма Сакмары	Лето	lim	16,4—27,8	17,3—24,0	5,08—10,91	5,38—9,89
		$M \pm m$	21,30±0,35	19,12±0,64	7,20±0,21	7,29±0,45
		Cv	11,82±1,16	10,57±2,25	18,54±2,02	19,53±4,16
		n	52	11	42	11
	Осень	lim	17,25—19,70	16,05—23,17	6,11—8,70	6,01—8,10
		$M \pm m$	18,50±0,18	18,98±0,58	7,24±0,19	6,98±0,17
		Cv	4,92±0,87	11,02±2,08	10,16±1,80	8,79±1,66
		n	16	14	16	14
Колки	Лето	lim	18,05—24,5	17,6—24,5	4,31—9,97	4,63—6,57
		$M \pm m$	20,93±0,47	21,52±2,08	6,83±0,41	5,53±0,41
		Cv	8,47±1,54	19,35±6,12	23,47±4,15	14,98±4,74
		n	16	5	16	5
	Осень	lim	13,5—19,9	14,5—24,8	6,53—8,20	5,65—8,25
		$M \pm m$	17,32±0,97	19,08±2,21	7,10±0,56	7,34±0,25
		Cv	13,69±3,66	23,17±7,33	19,02±5,08	6,89±2,18
		n	7	5	7	5
Пойма ручья	Лето	lim	18,5—25,1	—	5,36—16,51	—
		$M \pm m$	21,71±0,42	—	7,67±0,22	—
		Cv	8,5±1,34	—	12,06±1,96	—
		n	19	—	19	—

Таблица 5

рыжих полевок

Относительный вес печени, ‰		Относительная длина кишечника, %		Относительная длина слепого отдела кишечника, %	
Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
54,22—81,63 73,62±2,84 12,20±2,60 11	— — — —	534,1—791,2 628,4±36,2 18,2±3,9 11	— — — —	72,4—116,5 84,96±4,75 17,7±3,8 11	— — — —
4,86—9,52 72,94±1,65 14,64±1,60 42	50,0—89,45 70,83±3,94 17,58±3,75 11	500—845,2 673,6±12,7 11,8±1,3 40	505,6—818,2 651,6±31,2 15,1±3,2 11	52,6—121,7 83,7±2,5 19,1±2,1 40	58,1—136 87,0±7,8 28,4±6,1 11
46,79—67,20 59,25±1,49 9,77±1,73 16	54,38—72,19 60,36±1,06 6,35±1,20 14	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
54,79—77,29 66,04±1,65 9,66±1,71 16	65,2—88,53 73,49±5,0 13,62±4,31 5	565,2—744,9 649,1±13,2 7,9±1,4 16	525,9—719,7 648,9±41,6 12,8±4,1 5	58,8—151,9 107,4±6,8 24,6±4,3 16	69,8—140 104,8±15 28,9±9,2 5
52,58—75,38 61,14±3,45 13,82±3,69 7	55,86—72,19 62,18±3,50 11,26±3,56 5	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
48,13—95,81 72,21±3,05 17,92±2,91 19	— — — —	422,7—806,5 671,3±24,5 15,5±2,5 19	— — — —	40,7—130,4 86,4±5,7 28,2±4,6 19	— — — —

Биотопы		Показатель	Самцы		
			Длина тела	Длина хвоста	Длина задней ступни
Пойма Урала	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, %	87—115 95,3±1,55 7,79±1,14! —	39—54 45,3±0,86 8,88±1,339 45,65±0,691	18—20,5 18,2±0,14 3,64±0,537 18,43±0,347
Пойма Сакмары	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, %	83—113 96,2±0,86 6,78∓0,635 —	41—58 47,2±0,50 7,85±0749 49,04±0,467	15—20 18,2±0,14 5,99±0,561 18,89±0,229
	Осень	lim $M \pm m$ Cv ind, %	81—92 86,6±0,81 3,72±0,657 —	38—48 43,9±0,73 6,67±1,80 50,64±0,689	17—18 17,7±0,10 2,42±0,428 20,00±0,186
Колки	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, %	86—13 97,5±1,60 7,51±1,159 —	41—55 46,7±0,83 8,13±1,254 48,05±0,989	17,0—19,5 17,9±0,15 3,79±0,585 18,41±0,322
	Осень	lim $M \pm m$ Cv ind, %	75—95 85,9±3,03 9,33±2,492 —	36—49 42,9±1,97 12,14±3,245 49,93±1,327	17—18 17,3±0,15 2,31±0,618 20,25±0,722
Пойма ручья	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, %	86—106 97,1±1,14 5,52±0,833 —	37—54 44,6±1,09 10,62±1,722 45,91±1,131	16—22 18,6±0,34 8,67±1,307 19,16±0,621

Таблица 6

рыжих полевок, *мм*

	Самки			
Длина уха	Длина тела	Длина хвоста	Длина задней ступни	Длина уха
11—15 12,0±0,24 9,05±1,397 12,09±0,247	97—119 108,4±1,79 6,19±1,170 —	43—57 51,5±1,14 8,29±1,567 47,56±1,051	19—20,5 19,9±0,12 2,30±0,434 18,42±0,311	11,5—14,5 13,2±0,25 6,94±1,312 12,23±0,298
8—16 13,1±0,24 13,43±1,293 13,59±0,254	85—117 99,6±1,49 8,06±1,058 —	38—57 46,8±0,89 10,18±1,337 48,59±0,653	17—20 18,3±0,14 4,12±0,540 18,50±0,299	8—15,5 13,05±0,35 14,47±1,899 13,29±0,344
12—14 12,9±0,15 4,51±0,798 14,95±0,177	80—96 86,3±1,30 5,66±1,069 —	41—57 44,9±1,30 10,83±2,046 52,05±0,954	17—18 17,5±0,11 2,33±0,440 20,31±0,204	12—14 13,1±0,17 4,77±0,935 15,7±0,239
9—15 12,2±0,40 18,89±2,315 12,63±0,429	86—116 101,9±3,25 10,08±2,253 —	42—53 47,5±1,19 7,93±1,77 46,81±1,083	16—19 17,5±0,33 5,87±1,311 17,43±0,885	10—13 10,9±0,33 9,41±2,104 10,86±0,640
12—14 13,4±0,30 5,97±1,595 15,72±0,851	80—95 89,8±3,22 8,02±2.535 —	37—49 43,8±2,58 13,15±4,157 48,71±1,656	16—18 17,2±0,43 5,58±1,764 19,18±0,327	12—14 12,8±0,43 7,52±2,377 14,28±0,539
8—13 11,6∓0,32 12,05±1,954 12,03±0,484	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —

ции поймы Сакмары. Длина тела осенних зверьков достоверно меньше, чем у летних. Биотопические различия по длине тела осенью отсутствуют, так же, как и летом. Различия по абсолютной длине хвоста между самцами сакмарской и новотроицкой популяций близки к достоверным ($t=1{,}94$); это ведет к достоверному увеличению индекса данного признака у самцов сакмарской популяции ($t=4{,}1$). Внутри этой популяции наибольшую относительную длину хвоста имеют самцы поймы Сакмары, а наименьшую — самцы поймы ручья.

У самцов сакмарской популяции длина хвоста осенью уменьшается. Более крупные самки новотроицкой популяции имеют и большую абсолютную длину хвоста, не отличаясь по пропорции частей тела от самок сакмарской популяции. Самки сакмарской популяции не обнаруживают биотопических различий ни по абсолютным размерам, ни по индексу длины хвоста. Если между самками колков по сезонам нет различий в пропорциях длины хвоста (аналогично с самцами), то самки поймы Сакмары осенью характеризуются более высоким индексом этого признака (лето — $48{,}59\pm0{,}65$, осень — $52{,}05\pm0{,}95$).

Между самцами сравниваемых популяций нет различий ни по абсолютным, ни по относительным размерам длины задней ступни. В сакмарской популяции как абсолютные, так и относительные размеры задней ступни самцов сходны во всех биотопах.

Самки новотроицкой популяции наряду с увеличением размеров тела имеют и увеличенную абсолютную длину ступни, однако пропорции сохраняются такими же, как и у самок сакмарской популяции. В свою очередь в различных биотопах сакмарской популяции пропорции длины ступни постоянны, несмотря на некоторую разницу в абсолютных значениях.

Осенью у обоих полов абсолютные размеры длины ступни уменьшаются, а относительные размеры возрастают. Исключение составляют самки колков, у которых абсолютные размеры длины ступни не меняются по сезонам ($t=0{,}6$), тогда как относительные размеры показывают незначительное увеличение ($t=1{,}9$).

Как видно из табл. 6, длина уха у полевок летом значительно варьирует в обеих популяциях. Осенью наблюдается уменьшение ее изменчивости. Осенние зверьки имеют меньшую по сравнению с летними длину тела, поэтому, при сохранении в ряде случаев тех же абсолютных размеров, что и летом, осенью происходит увеличение относительных размеров уха.

Причины подобных различий становятся понятными, если учесть, что осенью группу взрослых полевок, выделяемую по степени развития моляров, могут составлять животные разных генераций, отличающихся скоростью роста тела и его частей. Подобные отличия выявлены у разных полевок в разные сезоны в Воронежской области (Голикова, 1973).

Краниологические признаки. В табл. 7 приведены данные промеров черепа рыжей полевки сакмарской и новотроицкой популяций. Так как половой диморфизм по этим признакам практически не выражен, мы рассматриваем данные по самцам и самкам вместе. Сравнивая абсолютные размеры черепа обеих популяций, можно отметить только одно различие — по длине мозговой части ($t=2{,}98$). Оно дополняется различием по индексу скуловой ширины ($t=3{,}1$).

Таким образом, из шестнадцати показателей по абсолютным и относительным размерам черепа только два в этих популяциях оказываются различными. Следовательно, несмотря на изоляцию этих популяций, можно говорить об их большом сходстве по краниологическим признакам.

Проанализируем теперь краниометрию полевок разных биотопов сакмарской популяции. Большое сходство краниологических признаков наблюдается между населением пойменных биотопов (пойма Сакмары и пойма ручья). Полевки пойменных биотопов не отличаются ни по абсолютным, ни по относительным размерам черепных признаков. И напротив, между зверьками поймы Сакмары и колков наблюдается четкое различие по пяти признакам из восьми (абсолютные размеры), что говорит о заметном различии в краниологии этих микропопуляций. По абсолютным размерам ширины межглазничного промежутка и высоты черепа нет достоверной разницы, но пропорции этих признаков существенно различаются (соответственно $t=2{,}4$ и $2{,}03$). Иначе говоря, почти все краниологические признаки в микропопуляциях колков и поймы Сакмары оказываются различными. Единственное сходство между зверьками этих биотопов наблюдается по длине мозговой части. Единственное же различие по абсолютным размерам между популяциями было отмечено именно по длине мозговой части.

Итак, между разными популяциями, сравниваемыми по выборкам из сходных биотопов, краниологические различия незначительны, тогда как в пределах одной популяции между зверьками разных биотопов наблюдаются существенные различия по большинству признаков. Другими словами, биотопическая изменчивость в одной и той же популяции превосходит межпопуляционные различия.

Если сравнить зверьков из поймы Урала (новотроицкая популяция) со зверьками колков (сакмарская популяция), то окажется, что по всем краниологическим признакам, кроме высоты черепа, различия достоверны. Рассмотрим в этой связи высоту черепа как признак, нарушающий это общее правило.

Высота черепа, по-видимому, является строго фиксированным признаком в обеих популяциях. Выше уже отмечалось сходство высоты черепа животных в пойменных биотопах. В микропопуляции колков при меньших абсолютных значениях кондилобазальной длины ($t=2{,}13$) высота черепа сохраняется

Биотопы		Показатель	Кандилобазальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части
Пойма Урала	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, % n	21,35—25,75 23,60±0,32 5,42±0,959 — 16	12,5—14,75 13,37±0,19 5,69±1,006 56,60±0,610 16	8,9—11,5 10,66±0,19 5,69±1,006 43,27±0,459 16
Пойма Сакмары	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, % n	20,85—25,45 23,23±0,15 4,45±0,459 — 47	12,00—14,40 13,21±0,08 4,10±0,423 56,86±0,120 47	8,65—11,45 10,03±0,09 6,27±0,647 43,16±0,141 47
	Осень	lim $M \pm m$ Cv ind, % n	22,0—24,40 23,22±0,148 2,84±0,449 — 20	12,70—13,80 13,29±0,68 2,28±0,360 57,22±0,282 20	9,0—10,60 9,94±0,098 4,43±0,70 42,78±0,285 20
Колки	Лето	lim $M \pm m$ Cv iud, % n	19,25—24,30 22,38±0,37 6,61±1,168 — 16	11,00—13,50 12,67±0,18 5,78±1,021 56,60±0,227 16	8,25—10,20 9,73±0,22 8,88±1,570 43,46±0,263 16
	Осень	lim $M \pm m$ Cv ind, % n	19,75—24,251 22,29±0,416 6,46±1,320 — —	11,40—14,10 12,76±0,25 6,77±1,38 57,26±0,202 12	8,35—11,35 9,53±0,185 6,72±1372 42,74±0,205 12
Пойма ручья	Лето	lim $M \pm m$ Cv ind, % n	21,45—24,20 22,88±0,30 4,12±0,921 — 10	12,05—14,15 13,07±0,23 5,50±1,230 57,13±0,248 10	9,20—10,75 9,81±0,17 5,41±1,209 42,87±0,249 10

Таблица 7

рыжих полевок, *мм*

Длина зубного ряда	Диастема	Межглазничная ширина	Скуловая ширина	Высота черепа
5,4—6,0 5,65±0,04 3,11±0,549 23,99±0,23 66	6,05—7,30 6,78±0,09 5,40±0,954 28,72±0,285 16	3,70—4,00 3,88±0,02 2,27±0,40 16,49±0,180 16	11,60—14,35 13,24±0,21 6,20±1,132 55,76±0,410 15	8,50—9,90 9,33±0,11 4,48±0,82 39,36±0,34 15
5,25—6,00 5,60±0,03 3,06±0,636 24,14±0,158 47	5,85—7,70 6,74±0,06 6,17±0,636 29,61±0,162 47	3,55—4,10 3,83±0,02 3,22±0,332 16,52±0,091 47	11,65—14,50 12,94±0,10 4,98±0,525 54,38±0,173 45	8,35—9,80 9,13±0,05 3,65±0,403 39,35±0,229 41
5,20—6,15 5,66±0,058 4,62±0,731 24,35±0,158 20	6,45—7,0 6,69±0,034 2,26±0,358 28,81±0,180 20	3,75—4,25 3,90±0,035 3,68±0,631 17,02±0,389 17	12,30—4,25 12,75±9,066 2,14±0,367 54,95±0,237 17	8,65—9,25 8,99±0,040 1,89±0,315 38,70±0,296 18
4,90—5,65 5,42±0,06 4,06±0,718 24,26±0,255 16	6,15—7,0 6,35±0,06 3,92±0,693 30,22±0,276 16	3,65—3,95 3,79±0,02 2,24±0,41 17,08±0,212 15	10,75—13,10 12,37±0,20 6,39±1,17 55,48±0,278 15	8,65—10,0 9,12±0,10 4,42±0,81 40,56±0,550 15
5,35—6,20 5,58±0,079 4,88±0,996 25,09±0,344 12	5,75—7,0 6,28±0,116 6,37±1,301 28,18±0,22 12	3,65—4,0 3,88±0,035 2,99±0,637 17,45±0,350 11	11,35—13,40 12,34±0,174 4,70±1,001 55,34±0,452 11	8,30—9,40 8,80±0,102 4,0±0,817 39,55±0,463 12
5,35—6,0 5,63±0,07 3,95±0,884 24,61±0,245 10	6,10—7,10 6,55±0,11 5,23±1,168 29,64±0,269 10	3,60—4,00 3,79±0,04 3,59±0,802 16,58±0,341 10	11,80—13,85 12,77±0,31 6,43±1,717 56,29±0,708 7	8,90—9,60 9,16±0,09 3,03±0,757 39,66±0,614 8

такой же, как и в пойменных биотопах ($t=0{,}11$). Это приводит к закономерному увеличению относительных размеров высоты черепа в колках по сравнению со зверьками пойменных биотопов. Следовательно, постоянство размеров высоты черепа в разных биотопах достигается разными путями.

Существенных изменений абсолютных и относительных размеров черепа, за исключением некоторых показателей, к осени не происходит. Биотопические различия в краниологии осенью сохраняются, так же, как и летом, по пяти признакам из восьми, что свидетельствует о сохранении этих различий по сезонам. Но в краниологии осенних зверьков есть и серьезные изменения по сравнению с летними.

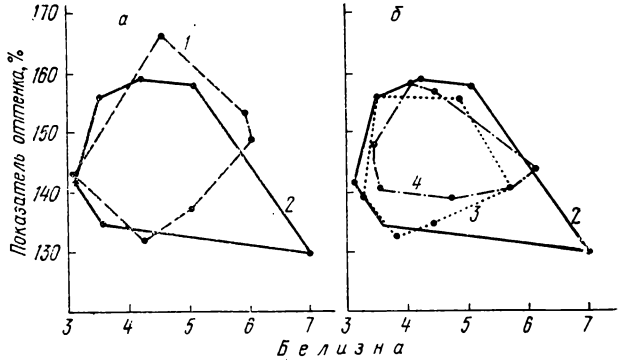

Рис. 8. Колориметрическая характеристика окраски рыжих полевок.
а — межпопуляционная изменчивость окраски; *б* — внутрипопуляционная изменчивость окраски.
1 — пойма р. Урал; *2* — пойма р. Сакмары; *3* — пойма ручья, *4* — колки.

Абсолютные размеры высоты черепа осенью в обоих биотопах достоверно меньше, чем летом, но, как и летом, этот признак не обнаруживает биотопических различий. Наряду с этим у полевок осенью уменьшаются относительные размеры диастемы, зубного ряда, скуловой ширины и лицевой части черепа.

Окраска. С. И. Огнев (1950) считал, что на большей части территории Южного Урала обитают два подвида полевок: *C. g. suecicus* Miller, 1909 и *C. g. istericus* Miller, 1909. При этом автор ссылался на материалы С. В. Кирикова (1935), собравшего большие серии рыжей полевки в Южной Зауральской степи на Саринском плато и в Губерлинском мелкосопочнике (к западу от Орска). Зверьки подвида *C. g. suecicus* были обнаружены им на хребте Шайтантау, несколько севернее Кувандыка, к востоку от Оренбурга, а на Залаире и в пойме

Таблица 8

Колориметрическая характеристика окраски рыжих полевок

Признак	Показатель	Пойма Урала	Пойма Сакмары	Колки	Пойма ручья
Белизна	$M \pm m$ lim n	4,54±0,147 3,09—6,0 26	4,30±0,148 3,1—6,97 37	4,39±0,130 3,41—6,12 28	4,31±0,165 3,24—5,71 19
Оттенок	$M \pm m$ lim n	147±1,72 132—166 26	143±1,10 130—159 37	145±0,91 139—158 28	143±1,50 133—156 18

Сакмары (окрестности Кувандыка) встречались преимущественно *C. g. istericus*. Первый подвид характеризуется темной окраской, тогда как второй подвид — более светлой.

Нами были изучены серии рыжей полевки из того же района и из биотопов, близких по составу к тем, в которых С. В. Кириков проводил отлов (колки на холмах и пойма Сакмары), а также из поймы Урала.

Окраска зверьков внутри сакмарской популяции не обнаруживает каких-либо существенных различий.

В пойме Сакмары окраска варьирует от 3,1 до 6,97 по белизне и от 130 до 159% по показателю оттенка. Границы изменчивости окраски двух других микропопуляций полностью укладываются в эти пределы (табл. 8). Диапазон этой изменчивости в пойме Сакмары больше, чем в остальных микропопуляциях. Это подтверждается и сравнением диаграмм разброса (рис. 8). Оказалось, что 96% особей из колков и 94% из поймы ручья сходны по окраске с особями поймы Сакмары.

Средние значения по белизне в пределах сакмарской популяции также практически не различаются (см. табл. 8). Показатель оттенка в микропопуляции колков несколько больше по сравнению с двумя другими микропопуляциями, но эти различия статистически не достоверны (колки — пойма Сакмары $t=1{,}3$; колки — пойма ручья $t=1{,}4$).

При сравнении окраски полевок сакмарской и новотроицкой популяций видно, что диапазон изменчивости по белизне в сакмарской популяции шире, чем в новотроицкой (см. табл. 8). Однако показатель оттенка в новотроицкой популяции превышает максимальное значение предела сакмарской популяции (соответственно 132—166 и 130—159). Другими словами, окраска зверьков новотроицкой популяции отличается большей насыщенностью охристо-рыжими тонами. Это подтверждается некоторым различием средних значений показателя оттенка

между популяциями ($t=2{,}03$). Важно отметить, что 85% особей новотроицкой популяции по окраске располагаются в зоне изменчивости сакмарской популяции. Различий подвидового ранга, отмеченных С. В. Кириковым для этого района, мы не обнаружили.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные нами популяции рыжей полевки на южной границе видового ареала в силу ландшафтных особенностей региона и распределения пригодных для обитания биотопов находятся в условиях четкой изоляции друг от друга. В то же время отдельные поселения, приуроченные либо к пойменным лесам, либо к колкам среди степных участков, могут рассматриваться как частично изолированные, но потенциально контактирующие микропопуляции. С. С. Шварц, толкуя значение пространственной структуры популяций как фактора микроэволюции, указывал, что «сложность пространственной структуры популяций имеет следствием различный ход динамики численности отдельных микропопуляций, способствует сохранению единства популяции и стабилизации ее генетического состава» (1969, стр. 100). При анализе экологических и морфологических особенностей обеих популяций (сакмарской и новотроицкой) становится очевидным, что эти две отличающиеся по генетической структуре группы, не имеют существенных межпопуляционных различий по целому ряду важных признаков.

Так как обе популяции обитают в сходных биотопах (пойменных лесах), можно говорить о том, что отбор на устойчивые адаптивные особенности действует здесь в одном направлении. В этом плане можно провести аналогию с закономерностями, полученными при изучении изолированных популяций полевки-экономки (Шилов и др., 1973). Однако важно подчеркнуть, что сходный фенооблик популяций рыжей полевки базируется на разной генетической основе.

В отдельных микропопуляциях также можно отметить некоторые генетические различия. Они, очевидно, в значительной степени могут быть обусловлены заселяющими участки мигрирующими особями (принцип основателя), о чем убедительно свидетельствуют наши опыты по заселению колка с уничтоженным населением. Однако известно, что изоляция немногих случайных особей не обязательно приводит в дальнейшем к изменению генетической структуры образованной ими популяции или микропопуляции (Шварц и др., 1966). Отдельные микропопуляции рыжей полевки показывают четкую связь между собой по частотам встречаемости эпигенетических признаков, хотя можно отметить и некоторые генетические различия между ними. Аналогичные пространственные различия генетической

структуры микропопуляций были отмечены и для центра ареала (Крылов, Яблоков, 1972). Наши данные свидетельствуют о том, что зачастую морфофизиологические и морфологические различия микропопуляций могут быть значительнее межпопуляционных. Различия между полевками разных биотопов хорошо объясняются в этом случае фенотипической изменчивостью. Отличия в генетической структуре микропопуляций отчетливо проявляются по сезонам с характерными закономерностями изменений внутри каждой микропопуляции.

Необходимым условием поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды является сохранение генетической разнородности (Шварц, 1969), что обеспечивается различиями в экологических особенностях как популяций, так и микропопуляций.

ЛИТЕРАТУРА

Голикова В. Л. Популяционная изменчивость рыжей полевки в Усманском массиве Воронежской области. — Физиологическая и популяционная экология животных, вып. 1 (3). Изд-во Саратовского ун-та, 1973.

Кириков С. В. О прерывистом распространении *Evotomys glareolus* Schreber.— Бюлл. МОИП, 1935, т. 46, вып. 5.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения. — Зоол. ж., 1955, т. 39, вып. 3.

Крылов Д. Г., Яблоков А. В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber).— Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 4.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны, т. 7. М., 1950.

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в связи с проблемой гибридных популяций. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок. — Материалы к познанию фауны и флоры СССР, вып. 45. М., 1970 (МОИП).

Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 21.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих. — Вопросы экологии, т. 4. М., «Высшая школа», 1962.

Шварц С. С. Эволюционная экология. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 65.

Шварц С. С., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. Экспериментальное исследование принципа основателя. — Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск, 1966.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 58.

Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. П., Солдатова А. Н. Сравнение морфофизиологических показателей двух популяций полевок-экономок в Дарвинском заповеднике.— Труды Дарвинского гос. заповедника, вып. 9. Вологда, 1973.

Berry R. I. Epigenetic polymorphism in wild populations of Mus musculus.— Genet. Res. Cambridge, 1963, vol. 4.

Berry R. I., Searle A. G. Epigenetic polimorfism of the rodent skeleton.— Proc. Zool. Soc. London, 1963, vol. 140, N 4.