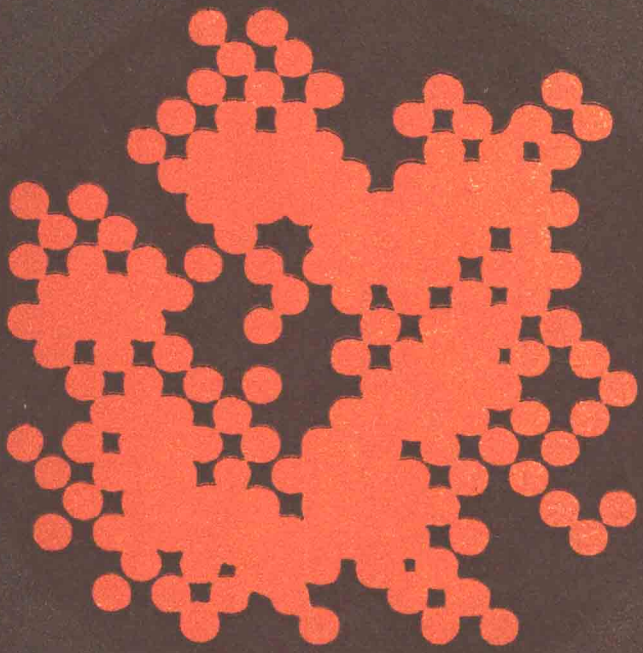


ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ

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-

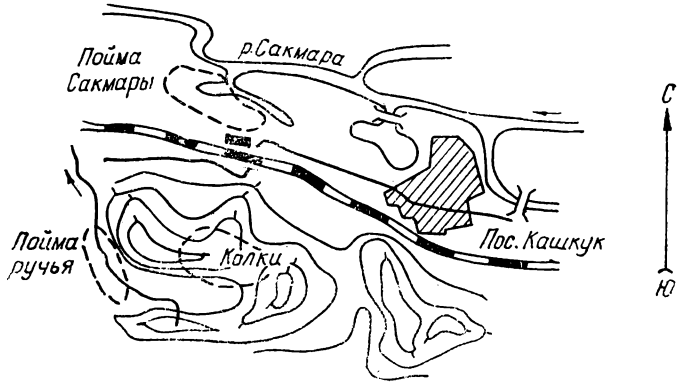


Рис. 1. Топографическая схема размещения изученных биотопов сакмарской популяции.

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-

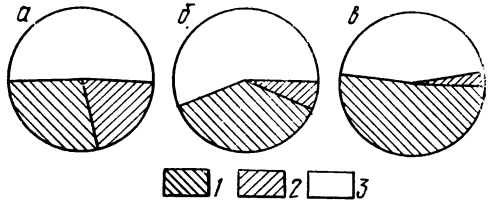


Рис. 2. Соотношение видов грызунов в различных биотопах, %.
а — колки; *б* — пойма ручья; *в* — пойма р. Сакмары.
1 — рыжая полевка; *2* — желтогорлая мышь; *3* — лесная мышь.

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.

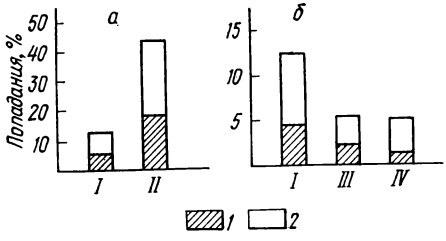


Рис. 3. Численность мелких млекопитающих в разных биотопах (на 100 ловушко-суток), шт.
а — численность в поймах Сакмары и Урала; *б* — численность в разных биотопах (пос. Кашкук). *I* — пойма Сакмары, *II* — пойма Урала, *III* — пойма ручья, *IV* — колки. *1* — численность рыжей полевки; *2* — прочих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

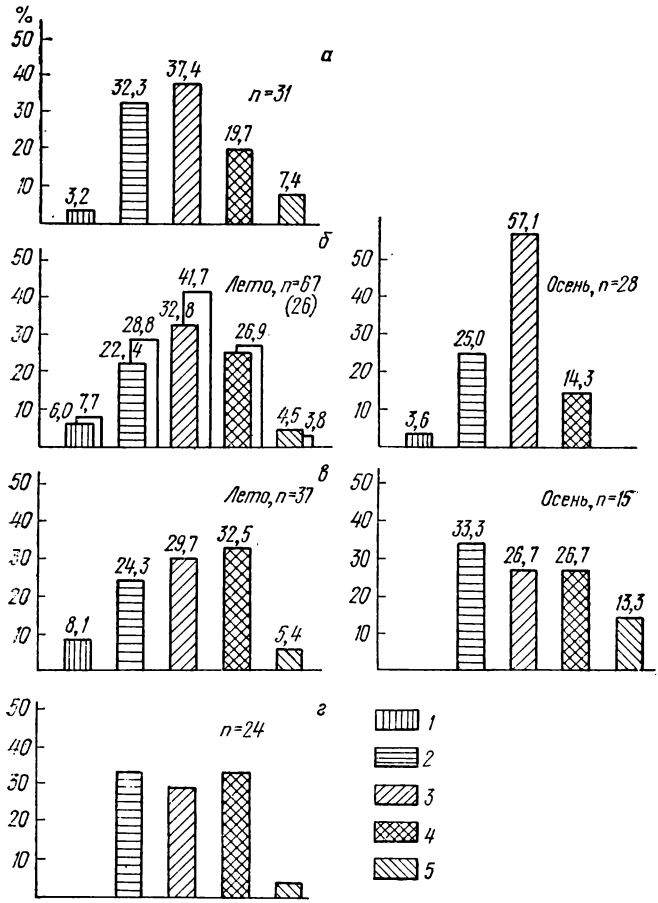


Рис. 4. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (верхнечелюстная кость).
а — пойма Урала; б — пойма Сакмары; *в* — колки; *г* — пойма ручья.
1 — одно отверстие; *2* — два отверстия; *3* — три отверстия; *4* — четыре отверстия; *5* — больше четырех отверстий.

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

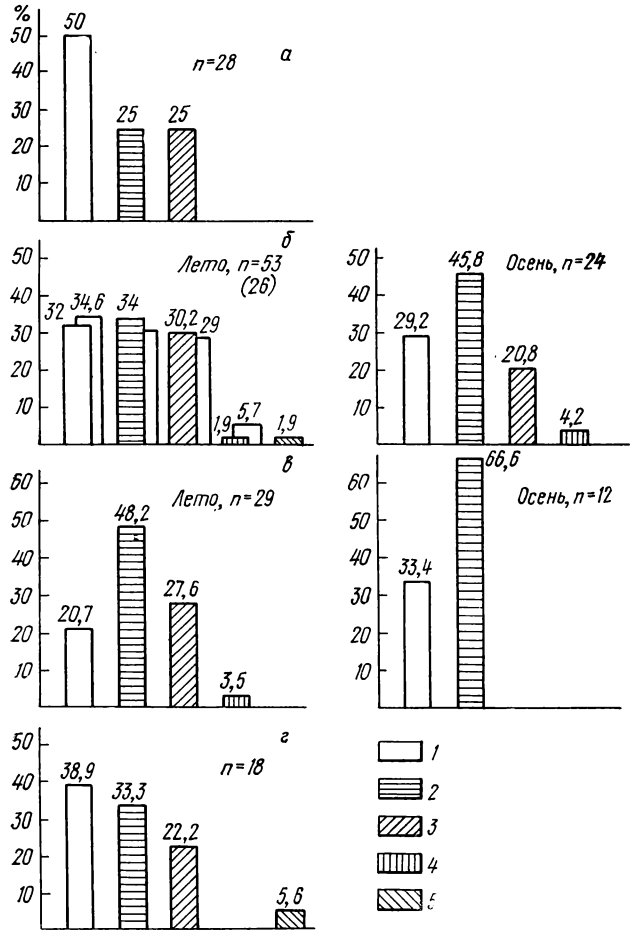


Рис. 5. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (лобная кость). Обозначения те же, что на рис. 4.

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-

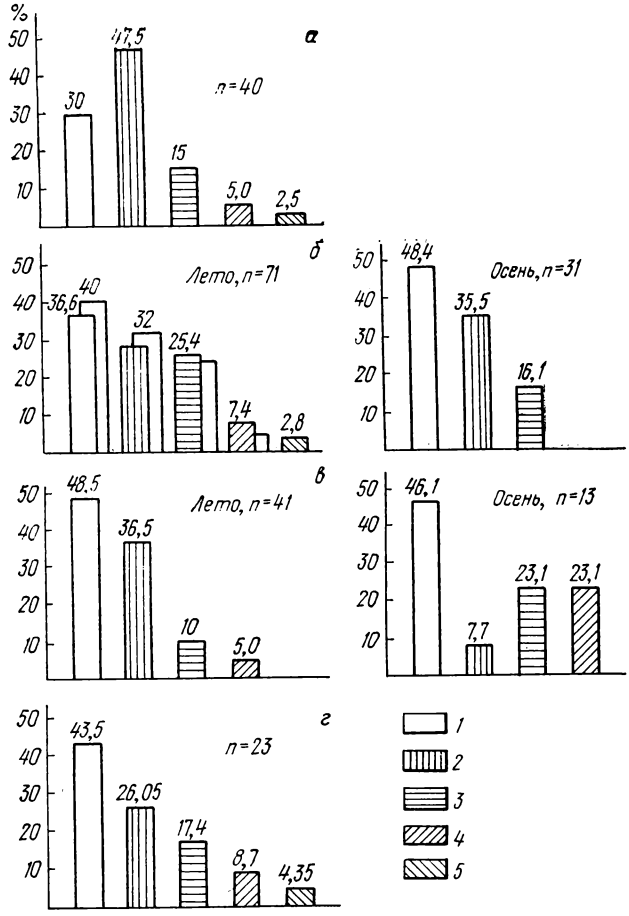


Рис. 6. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки (нижняя челюсть). Обозначения те же, что на рис. 4.

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.

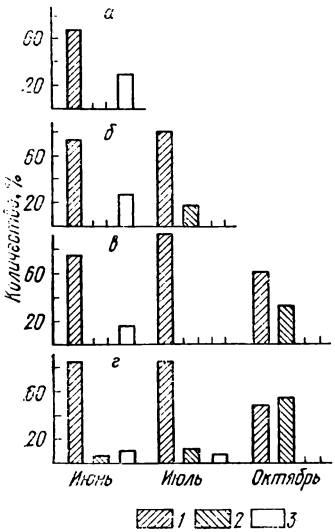


Рис. 7. Динамика возрастной структуры микропопуляций в разных биотопах.
а — пойма Урала; *б* — пойма ручья; *в* — колки; *г* — пойма Сакмары.
1 — первая возрастная группа; *2* — вторая возрастная группа; *3* — третья возрастная группа.

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	87—115	39—54	18—20,5
		$M \pm m$	95,3±1,55	45,3±0,86	18,2±0,14
		Cv	7,79±1,14!	8,88±1,339	3,64±0,537
		ind, %	—	45,65±0,691	18,43±0,347
Пойма Сакмары	Лето	lim	83—113	41—58	15—20
		$M \pm m$	96,2±0,86	47,2±0,50	18,2±0,14
		Cv	6,78∓0,635	7,85±0749	5,99±0,561
		ind, %	—	49,04±0,467	18,89±0,229
	Осень	lim	81—92	38—48	17—18
		$M \pm m$	86,6±0,81	43,9±0,73	17,7±0,10
		Cv	3,72±0,657	6,67±1,80	2,42±0,428
		ind, %	—	50,64±0,689	20,00±0,186
Колки	Лето	lim	86—13	41—55	17,0—19,5
		$M \pm m$	97,5±1,60	46,7±0,83	17,9±0,15
		Cv	7,51±1,159	8,13±1,254	3,79±0,585
		ind, %	—	48,05±0,989	18,41±0,322
	Осень	lim	75—95	36—49	17—18
		$M \pm m$	85,9±3,03	42,9±1,97	17,3±0,15
		Cv	9,33±2,492	12,14±3,245	2,31±0,618
		ind, %	—	49,93±1,327	20,25±0,722
Пойма ручья	Лето	lim	86—106	37—54	16—22
		$M \pm m$	97,1±1,14	44,6±1,09	18,6±0,34
		Cv	5,52±0,833	10,62±1,722	8,67±1,307
		ind, %	—	45,91±1,131	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	21,35—25,75	12,5—14,75	8,9—11,5
		$M \pm m$	23,60±0,32	13,37±0,19	10,66±0,19
		Cv	5,42±0,959	5,69±1,006	5,69±1,006
		ind, %	—	56,60±0,610	43,27±0,459
		n	16	16	16
Пойма Сакмары	Лето	lim	20,85—25,45	12,00—14,40	8,65—11,45
		$M \pm m$	23,23±0,15	13,21±0,08	10,03±0,09
		Cv	4,45±0,459	4,10±0,423	6,27±0,647
		ind, %	—	56,86±0,120	43,16±0,141
		n	47	47	47
	Осень	lim	22,0—24,40	12,70—13,80	9,0—10,60
		$M \pm m$	23,22±0,148	13,29±0,68	9,94±0,098
		Cv	2,84±0,449	2,28±0,360	4,43±0,70
		ind, %	—	57,22±0,282	42,78±0,285
		n	20	20	20
Колки	Лето	lim	19,25—24,30	11,00—13,50	8,25—10,20
		$M \pm m$	22,38±0,37	12,67±0,18	9,73±0,22
		Cv	6,61±1,168	5,78±1,021	8,88±1,570
		iud, %	—	56,60±0,227	43,46±0,263
		n	16	16	16
	Осень	lim	19,75—24,251	11,40—14,10	8,35—11,35
		$M \pm m$	22,29±0,416	12,76±0,25	9,53±0,185
		Cv	6,46±1,320	6,77±1,38	6,72±1372
		ind, %	—	57,26±0,202	42,74±0,205
		n	—	12	12
Пойма ручья	Лето	lim	21,45—24,20	12,05—14,15	9,20—10,75
		$M \pm m$	22,88±0,30	13,07±0,23	9,81±0,17
		Cv	4,12±0,921	5,50±1,230	5,41±1,209
		ind, %	—	57,13±0,248	42,87±0,249
		n	10	10	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.

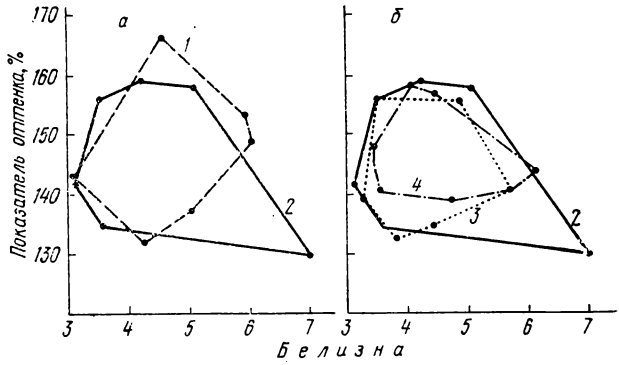


Рис. 8. Колориметрическая характеристика окраски рыжих полевок.
а — межпопуляционная изменчивость окраски; *б* — внутрипопуляционная изменчивость окраски.
1 — пойма р. Урал; *2* — пойма р. Сакмары; *3* — пойма ручья, *4* — колки.

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.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

Н. Г. Евдокимов

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛЕСНОЙ И ЖЕЛТОГОРЛОЙ МЫШЕЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Лесная (*Apodemus sylvaticus* L.) и желтогорлая (*Apodemus flavicollis* Melch.) мыши — близкие виды и слабо отличаются друг от друга, особенно на юге нашей страны (Кавказ, Закавказье). Это подтверждается в какой-то мере наличием гибридов между этими видами в природе и получением таковых в лабораторных условиях (Ларина, 1957, 1961). В литературе сведений о гибридизации данных видов на Южном Урале нет.

В 1972 г. нами выполнялась работа по изучению лесной и желтогорлой мыши в Оренбургской области (Кувандыкский район) на границе ареала желтогорлой мыши в широколиственных колках на холмах Губерлинских гор, в поймах рек Сакмары и Урала [1]. Отлов грызунов проводился в июне, июле и октябре ловушками Геро. Добыто 535 животных (430 лесных и 105 желтогорлых мышей).

Материал обрабатывался с применением метода морфофизиологических индикаторов. Перед статистической обработкой все мыши были разбиты на три группы (выделены по методике Новикова, 1953): молодые, полувзрослые и взрослые. Все выводы основаны на самцах группы взрослых зверьков.

По данным некоторых авторов (Гептнер, 1940; Ларина, 1954), размещение лесной мыши зависит от ее конкуренции с желтогорлой (последняя вытесняет первую). Во время нашей работы на Южном Урале мы такой картины не наблюдали. При повторном заселении в экспериментальном колке лесной и желтогорлой мыши (после полного истребления летом, т. е. создания «экологического вакуума») к осени восстановилось прежнее соотношение (Большаков и др., 1973). Так, на холмах Губерлинских гор лесной и желтогорлой мыши в эксперимен-

[1] Описание биотопов дается в статье В. Н. Большакова и А. Г. Васильева (см. настоящий сборник).

тальном колке летом было 72,5 и 27,5%, а осенью 66,7 и 33,3% соответственно; в контрольном колке летом соотношение 64,8 и 35,2%, а осенью 65,6 и 34,4%.

В районе исследований желтогорлая мышь ведет себя как стенотопный вид, т. е. приурочена главным образом к лесным колкам на остепненных холмах (32,6% от общего количества мышей). Небольшой процент попадания (6,8) желтогорлой мыши в пойме маленького ручья связан скорее всего с миграцией, так как ручей протекает между холмами, которые являются ее основным местообитанием. Еще реже желтогорлая мышь встречается в пойме р. Сакмары (2,8%), удаленной от холмов. В пойме же р. Урала она не отлавливалась совсем, тогда как лесная мышь была многочисленна.

Таким образом, в данном районе доминирующим видом является лесная мышь. По-видимому, никаких антагонистических конкурентных отношений между двумя этими видами не существует.

Летом в популяциях лесной и желтогорлой мыши (в колках холмов) преобладали самцы (63,8 и 65,8%). К осени соотношение самцов и самок было практически 1 : 1.

По возрастной структуре наблюдалась следующая картина (табл. 1).

Таблица 1

Возрастной состав мышей в колках холмов

Вид	Лето				Осень		
	Молодые	Полувзрослые	Взрослые	*n*	Полувзрослые	Взрослые	*n*
Лесная мышь .	20,4	33,0	46,6	94	78,0	22,0	86
Желтогорлая мышь	26,7	17,8	55,5	45	40,4	59,6	44

Летом прирост популяции у лесной и желтогорлой мыши (в колках) составлял соответственно 85,1 и 63,7%, в то время как в поймах рек Сакмары и Урала у лесной мыши прирост популяций был соответственно 105,1 и 244, 1%.

Невысокий процент прироста популяции лесной и желтогорлой мыши в колках свидетельствует о стабильности популяций, обусловленной, очевидно, ограниченной площадью обитания и сложившимся соотношением данных видов.

Молодые желтогорлые и взрослые лесные мыши, обитающие совместно в широколиственных колках, по размерам и окраске очень близки. Диагностика их проводится главным образом по признакам, выделяемым Н. И. Лариной (1958): длина тела, задней ступни, черепа и верхнего зубного ряда.

Таблица 2

Морфологические признаки желтогорлой и лесной мышей

Признак	Желтогорлая мышь	Лесная мышь
Вес тела, *г* . .	10,0—80,4	3,9—35,1
Длина тела, *мм*	68—142	52—106
Длина хвоста, *мм*	61—130	38—100
Длина задней ступни, *мм* .	21—29	17—23
Кондилобазальная длина черепа, *мм* .	21,3—30,7	17,0—24,1

О трудности разделения лесной и желтогорлой мыши можно судить по лимитам морфологических признаков (табл. 2).

Наложение данных признаков у двух видов мышей хорошо видно на рис. 1, где в площадь наложения входят 47,0% желтогорлых и 78,1% лесных мышей.

Для диагностики лесной и желтогорлой мыши в районе наших исследований хорошим индикатором послужила совокупность двух признаков—длины задней ступни и верхнего зубного ряда. Длина верхнего зубного ряда у лесной мыши варьирует от 3,0 до 3,7 *мм* (средняя величина 3,45 *мм*), у желтогорлой от 3,9 (один экземпляр) до 4,7 *мм* (средняя 4,39 *мм*). Совокупность данных признаков позволяет различать не только взрослых особей (рис. 3), но и полувзрослых (рис. 2); определение совсем молодых особей затруднено.

При рассмотрении экстерьерных и интерьерных показателей у видов лесной и желтогорлой мышей (табл. 3, 4) наблюдается большой разрыв (хиатус) в величинах всех абсолютных средних показателей. В то же время относительные показатели их близки, но это говорит только о сходстве условий существования.

Для более полного изучения изменчивости лесной мыши в связи с проблемой гибридных популяций были использованы материалы по лесной мыши из поймы Сакмары невдалеке от холмов (400—500 *м*) и из поймы Урала в 40 *км* от двух выше указанных биотопов (см. табл. 3, 4).

Интересно проследить экстерьерные и интерьерные показатели у лесных мышей из трех различных биотопов попарно. Сравнивая лесную мышь из колков на холмах и в пойме Сакмары, мы не находим существенных различий, кроме среднего показателя абсолютного веса почки (0,17±0,01 *г* и 0,22±0,01 *г*

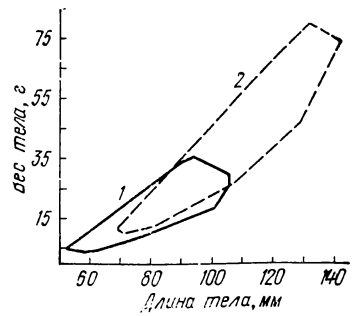


Рис. 1. Изменчивость лесной и желтогорлой мышей по весу и длине тела (взрослые, полувзрослые и молодые особи):
1 — лесная мышь (n=160); *2* — желтогорлая мышь (n=100).

соответственно, $t=3,5$) и индекса этого же показателя ($8,14\pm0,24‰$ и $10,29\pm0,32‰$, $t=5,37$).

Сравнительные данные у мышей из колков и из поймы Урала имеют уже иную картину. Если у лесной мыши из колков по сравнению с мышью из поймы Сакмары различия были только в абсолютном и относительном весе почки, что связано, по всей вероятности, с сочными кормами в пойме, то уже по сравнению с мышью из поймы Урала имеются большие различия (длина тела $t=2,78$; абсолютный вес почки $t=3,7$; индекс веса почки $t=3,1$), и эти различия касаются в основном интерьерных признаков. Можно отметить, что у мышей из поймы Урала длина тела больше, $95,33\pm1,6$ *мм*, в то же время относительная кондилобазальная длина черепа меньше ($23,9\pm0,22\%$), чем у остальных; животные с меньшим индексом длины черепа, как известно, отличаются более быстрым ростом; кроме того, быстрорастущие зверьки отличаются и большим весом сердца.

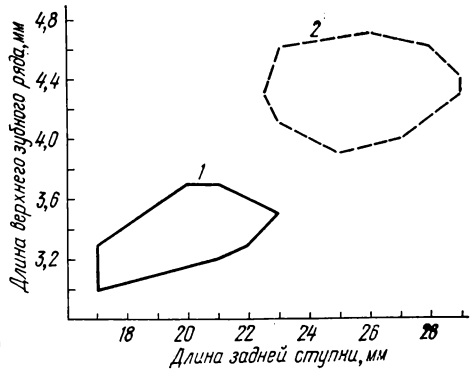


Рис. 2. Изменчивость лесной и желтогорлой мышей по длине задней ступни и верхнего зубного ряда (взрослые, полувзрослые и частично молодые особи).

1 — лесная мышь ($n=150$); *2* — желтогорлая мышь ($n=80$).

Если сравнить показатели мышей из пойм Сакмары и Урала, то достоверных различий у них не наблюдается (длина тела $t=1,9$; абсолютный вес сердца $t=0,6$; абсолютный вес почки $t=0$; абсолютный вес печени $t=1,0$; относительный вес сердца $t=1,5$; относительный вес почки $t=0,3$; относительный вес печени $t=1,4$).

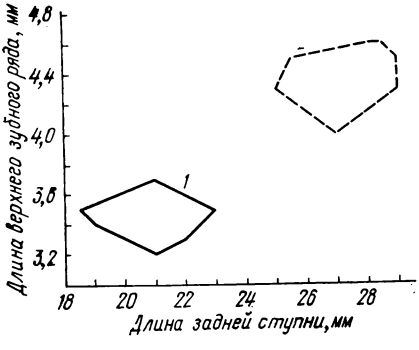


Рис. 3. Изменчивость лесной и желтогорлой мышей по длине задней ступни и верхнего зубного ряда (взрослые самцы).

1 — лесная мышь ($n=33$); *2* — желтогорлая мышь ($n=32$)

Не вызывает сомнений то, что мыши из колков и поймы Сакмары представляют одну популяцию. К этой же популяции следует отнести и мышей из поймы Урала, хотя они и находятся на значительном расстоянии от двух указанных биотопов. Подтверждением этого является одинаковая реакция микропопуляций из пойм

Таблица 3

Экстерьерные показатели лесной и желтогорлой мыши

Признак	Колки на холмах				Пойма Сакмары, лесная мышь		Пойма Урала, лесная мышь	
	Желтогорлая мышь		Лесная мышь					
	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
Вес тела, *г*	46,55±1,68	11,24	21,67±0,51	3,31	21,94±0,69	3,30	21,64±0,69	3,13
Длина тела, *мм*	115,68±1,87	10,12	90,90±1,0	6,46	91,63±1,01	4,84	95,33±1,60	7,17
Длина хвоста, *мм*	111,32±1,69	9,74	83,19±1,01	6,49	82,61±1,24	5,69	83,82±1,29	5,66
Длина задней ступни, *мм*	27,0±0,19	1,14	20,68±0,14	0,91	20,60±0,16	0,78	21,78±0,17	0,76
Высота уха, *мм*	17,40±0,25	1,52	13,27±0,23	1,48	13,41±0,41	1,89	12,69±0,18	0,83
Длина черепа, *мм*	26,97±0,30	1,56	22,15±0,12	0,59	23,05±0,18	0,50	22,63±0,25	0,74
Длина верхнего зубного ряда, *мм*	4,39±0,02	0,11	3,45±0,02	0,10	3,40±0,03	0,10	3,51±0,03	0,11
Индекс длины хвоста, %	97,30±1,35	7,74	89,19±2,53	16,24	90,62±1,42	6,51	89,17±1,17	5,13
Индекс длины задней ступни, %	23,50±0,32	1,87	22,90±0,36	2,32	22,56±0,32	1,56	22,87±0,35	1,56
Индекс высоты уха, %	15,06±0,26	1,55	14,61±0,33	2,09	14,62±0,36	1,67	13,31±0,21	0,94
Индекс длины черепа, %	23,49±0,24	1,23	25,02±0,32	1,48	25,28±0,52	1,48	23,90±0,22	0,67
Индекс длины верхнего зубного ряда, %	16,35±0,19	1,02	15,66±0,14	0,66	14,79±0,19	0,53	15,53±0,29	0,87
Колич. зверьков	37		43		24		21	

Таблица 4

Интерьерные показатели лесной и желтогорлой мыши

Признак	Колки на холмах				Пойма Сакмары, лесная мышь		Пойма Урала, лесная мышь	
	Желтогорлая мышь		Лесная мышь					
	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
Вес сердца, *г*	0,33±0,02	0,09	0,16±0,01	0,03	0,18±0,01	0,04	0,19±0,01	0,03
Вес почки, *г*	0,33±0,02	0,11	0,17±0,01	0,04	0,22±0,01	0,05	0,22±0,01	0,05
Вес печени, *г*	2,90±0,13	0,76	1,40±0,06	0,36	1,50±0,06	0,30	1,60±0,08	0,37
Длина кишечника, *мм*	599,80±14,20	84,0	434,20±9,26	54,79	437,90±9,34	43,79	431,0±12,63	55,06
Длина слепого отдела кишечника, *мм*	52,90±2,06	12,20	45,60±1,69	10,05	45,30±1,95	9,16	45,40±1,23	5,35
Индекс веса сердца, $\%_0$	7,03±0,26	1,59	7,57±0,26	1,66	8,10±0,35	1,68	8,88±0,37	1,64
Индекс веса почки, $\%_0$	7,41±0,33	1,96	8,14±0,24	1,54	10,29±0,32	1,53	10,46±0,54	2,41
Индекс веса печени, $\%_0$	62,60±1,80	10,83	64,19±1,68	10,66	69,95±2,73	12,82	76,76±3,82	17,09
Индекс длины кишечника, %	520,50±12,68	75,02	473,06±8,15	48,22	430,01±8,99	42,21	454,26±15,24	66,45
Индекс длины слепого отдела кишечника, %	8,99±0,38	2,24	10,47±0,28	1,69	10,37±0,46	2,14	10,67±0,38	1,67
Колич. зверьков	37		43		24		21	

Сакмары и Урала на сходные условия существования. А что касается связей этих микропопуляций, то сообщение между ними может быть как за счет продвижения по поймам (р. Сакмара впадает в Урал), так и прямо через холмы до р. Урал. Экспериментальные наблюдения за мечеными мышами показали, что зверьки могут преодолевать значительные остепненные участки между колками (Большаков и др., 1973).

Различия в интерьерных показателях микропопуляций лесных мышей, обитающих на холмах и в поймах рек Сакмары и Урала, можно объяснить различием в условиях существования вида. Две пойменные микропопуляции, находящиеся на расстоянии 40 *км* друг от друга, более близки, чем две более близкие по расстоянию, но занимающие различные биотопы (колки и пойма Сакмары) микропопуляции.

Таким образом, сравнив «чистые» (пойменные) микропопуляции лесной мыши с микропопуляцией, обитающей совместно с желтогорлой мышью, мы не обнаружили существенных различий, кроме выраженной биотопической изменчивости по ряду признаков. Лесная и желтогорлая мыши на Южном Урале не дают межвидовых гибридов, как это имеет место на юге нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н., Гашев Н. С., Бойков В. Н., Бойкова Ф. И., Евдокимов Н. Г., Шарова Л. П. Влияние локального истребления на население и структуру популяций грызунов лесных биоценозов. — Экология, 1973, № 6.

Гептнер В. Г. Лесные мыши горного Крыма. — Труды Крымского гос. заповедника, 1940, вып. 2.

Ларина Н. И. Изучение экологии мышевидных грызунов на стационарных площадках. — Тезисы докладов III экологической конференции, т. 4. Киев, 1954.

Ларина Н. И. Географическое распространение и внутривидовые изменения лесных и желтогорлых мышей в СССР. — Совещание по вопросам зоогеографии суши. Тезисы докладов. Изд-во Львовского гос. ун-та, 1957.

Ларина Н. И. К вопросу о диагностике близких видов — лесной и желтогорлой мышей. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

Ларина Н. И. Скрещивание лесных и желтогорлых мышей в лабораторных условиях. — Труды Всесоюзного совещания по млекопитающим., т. 1. М., 1961.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., «Советская наука», 1953.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ 1975

А. В. Покровский, И. А. Васильева, Н. А. Лобанова

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛЕВКИ МИДДЕНДОРФА, СЕВЕРОСИБИРСКОЙ ПОЛЕВКИ И ИХ ГИБРИДОВ

Полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi,* Poljakov, 1881) и северосибирская полевка (*M. hyperboreus,* Vinogradov, 1933) — два, пожалуй, наиболее слабо изученных представителя северных *Microtus*. Точные границы распространения этих видов до сих пор не установлены, однако, по имеющимся данным, ареалы их в значительной степени совпадают. В пределах ареалов отмечены близкие нахождения обоих видов.

Если данные по экологии полевки Миддендорфа еще содержатся в работах нескольких авторов (Флеров, 1933; Дунаева, Кучерук, 1941; Корзинкина, 1946; Шварц, 1959; Шварц, Пястолова, 1971), то для северосибирской полевки они, по существу, исчерпываются работой В. Г. Кривошеева (1963). Им отмечены, в частности, существенные различия в местообитаниях и питании этих видов. Вместе с тем, ряд исследователей (Огнев, 1950; Бобринский и др., 1965) подчеркивают их близость в систематическом отношении. Такое же предположение на основании изучения кариотипов этих полевок высказали Е. А. Ляпунова и В. Г. Кривошеев (1969).

На основании экспериментальных исследований мы предварительно высказали мысль о том, что видовая самостоятельность этих форм сомнительна (Покровский и др., 1970). В дальнейшем обоснованность этого предположения подтвердил детальный кариологический анализ, проведенный Э. А. Гилевой (1972).

Настоящая статья посвящена изложению данных по сравнительному изучению северосибирской полевки и полевки Миддендорфа. На наш взгляд, они позволяют вынести окончательное суждение по исследуемому вопросу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравнительное изучение северосибирской полевки и полевки Миддендорфа мы начали в экспериментальном виварии в январе 1969 г. В качестве исходного материала для создания лабораторной колонии были взяты 5 самцов и 4 самки уральского подвида полевки Миддендорфа (*M. m. ryphaeus*, Heptner, 1948) с Ямала и 2 пары северосибирской полевки из района среднего течения р. Адыги (приток р. Яны). С начала работы по август 1970 г. было получено 160 пометов полевки Миддендорфа и 130 пометов северосибирской полевки. В ходе гибридологических экспериментов, начатых в июне 1969 г., получили 97 пометов гибридов первого поколения и 106 — второго. Кроме того, в течение июля 1970 г. было получено 15 пометов гибридов третьего поколения для сравнительной оценки численности помета.

При изучении окраски мы использовали метод фотоколориметрирования (Покровский и др., 1962), позволяющий получить ее характеристики в количественном выражении. Объем исследованного материала составил 92 шкурки полевки Миддендорфа, 160 — северосибирской полевки, 156 — гибридов первого и 53 — второго поколения.

Для краниологической характеристики исследованных форм использовано 97 черепов полевки Миддендорфа, 107 — северосибирской, 232 — гибридов первого и 170 — второго поколения. Брались следующие абсолютные показатели: кондилобазальная длина, длина лицевой части, длина мозговой части, длина зубного ряда верхней челюсти (по альвеолам), длина верхней диастемы, скуловая ширина, межглазничная ширина, высота черепа на уровне слуховых барабанов. Изученный материал был разделен на две возрастные группы: I — от 2,5 до 5 месяцев, II — старше 5 месяцев. Все основные выводы сделаны на основании серий черепов зверьков I группы.

Помимо перечисленных выше абсолютных размеров, сравнивались также относительные размеры (индексы) различных частей черепа, отражающие своеобразие пропорций. Индексы рассчитывались как отношение абсолютной величины признака к кондилобазальной длине.

Принимая во внимание высокую изменчивость третьего верхнего коренного зуба (M^3) у полевок группы *Microtus*, отмечавшуюся многими исследователями (Огнев, 1950; Башенина 1966; Ангерманн, 1973; Stein, 1958; Zimmermann, 1958), у исходных форм и их гибридов изучалась изменчивость жевательной поверхности этого зуба. Выделение морфотипов M^3 проводилось несколько отлично от общепринятой методики (Rörig, Börner, 1905), в основе которой лежит различие в количестве входящих и выступающих углов на наружной и внут-

ренней сторонах зуба. Это направление изменчивости обозначено нами как складчатость (Большаков и др., 1973). Кроме того, учитывалось количество петель эмали, а также различные варианты их объединения.

РАЗМНОЖЕНИЕ, ГИБРИДИЗАЦИЯ, РАЗВИТИЕ МОЛОДНЯКА

И северосибирская полевка, и полевка Миддендорфа легко размножаются в виварии на обычном рационе и при обычных условиях содержания. Столь же легко размножаются как помесные пары, так и пары, сформированные из гибридов первого поколения. Об отсутствии каких-либо нарушений половой аттракции при гибридизации можно судить по времени, прошедшему от момента формирования пары до рождения первого помета. Этот показатель практически одинаков для исходных форм, обоих реципрокных вариантов помесных пар и гибридов и варьирует в пределах 24,4—25,2 дня. Любое сочетание исходных форм в помесных парах дает вполне плодовитое потомство как самцов, так и самок: в парах, от которых получены гибриды второго поколения, приблизительно одинаково представлены самцы и самки обоих вариантов.

Данные по ходу размножения и плодовитости всех форм в виварии (табл. 1) показывают, что максимальная численность помета для полевки Миддендорфа составляет 11 детенышей, для северосибирской и гибридов обоих поколений — 12. Как для исходных форм, так и для гибридов характерна хорошо выраженная сезонная изменчивость численности помета, причем пик плодовитости во всех случаях приходится на июль — август.

Из-за неравноценности месячных выборок оказалось невозможным сравнить плодовитость разных групп непосредственно по средней численности помета за год. Поэтому мы вынуждены были рассчитать среднегодовую численность помета для каждой формы по среднемесячным значениям этого показателя. Для контроля результатов был проведен сравнительный анализ методом разностей (суммирование отклонений между сравниваемыми группами за каждый месяц).

Оказалось, что наиболее плодовита северосибирская полевка ($M=6{,}1$), наименее — полевка Миддендорфа ($M=4{,}9$). Гибриды по этому признаку значительно ближе к полевке Миддендорфа. Так, средняя численность помета гибридов первого поколения равна 5,1 детеныша, второго — 5,3. Анализ методом разностей полностью подтверждает этот вывод.

Для достаточно уверенного суждения о степени родства скрещиваемых форм существенное значение имеет получение как можно более полных данных о плодовитости (имея в виду численность помета) гибридов разных поколений. С этой целью, как уже упоминалось выше, в течение июля — месяца максимальной плодовитости, за который мы имеем доста-

Изменение средней численности помета в течение года у

Форма		Январь	Февраль	Март	Апрель	Май
M. middendorffi	*n*	9	10	10	13	15
	$M \pm m$	3,1±0,11	4,5±0,36	4,1±0,46	5,2±0,24	5,8±0,37
	lim	1—5	2—6	2—6	4—7	4—9
M. hyperboreus	*n*	10	8	5	7	17
	$M \pm m$	4,2±0,74	4,9±0,71	6,8	5,4±0,57	6,3±0,58
	lim	1—8	2—7	5—9	4—8	4—12
F_1	*n*	6	2	7	10	5
	$M \pm m$	4,0±0,75	3,5	5,1±0,64	5,5±0,53	6,0
	lim	2—6	3—4	4—7	4—9	3—9
F_2	*n*	7	8	11	14	12
	$M \pm m$	3,4±0,57	4,4±0,49	4,8±0,60	5,3±0,37	7,0±0,51
	lim	2—6	2—6	1—7	3—8	5—11
F_3	*n*	—	—	—	—	—
	$M \pm m$	—	—	—	—	—
	lim	—	—	—	—	—

точно представительные выборки по всем сравниваемым группам — мы получили 15 пометов гибридов третьего поколения. Оказалось, что численность пометов гибридов всех поколений полностью совпала ($M=7{,}7$ детеныша) и, как и по среднегодовым значениям этого показателя, значительно приближается к таковому для полевки Миддендорфа.

Следует, кроме того, обратить внимание на то обстоятельство, что сам годовой цикл изменений численности гибридных пометов имеет особенности, в большей степени сближающие их с полевкой Миддендорфа: резкое снижение в сентябре и меньшая, чем у северосибирской полевки, численность пометов в осенне-зимние месяцы — период минимальной плодовитости.

Поскольку при вскрытии беременных самок, как исходных форм из помесных пар, так и гибридных, не обнаружено ни одного случая резорбции эмбрионов, можно утверждать, что при гибридизации не происходит видимых нарушений эмбрионального развития. Об этом косвенно свидетельствует и численность гибридных пометов, в ряде случаев совпадающая с максимальной для исходных форм.

Наблюдения за скоростью развития молодняка исходных форм и гибридов проводились на животных, родившихся в

Таблица 1

M. middendorffi, M. hyperboreus и их гибридов

Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
34 6,6±0,24 4—9	28 7,5±0,29 5—11	18 7,1±0,46 4—10	5 4,0±0,32 3—5	7 3,6±0,57 2—5	7 4,0±0,47 3—6	4 3,0 2—4
27 7,9±0,34 5—11	28 8,5±0,36 5—12	8 8,1±0,82 5—12	7 6,7±0,45 5—8	2 5,0 4—6	6 4,8±0,82 2—7	5 4,6±0,68 2—6
11 6,6±0,47 5—9	24 7,2±0,27 5—10	8 8,4±0,72 5—12	11 4,5±0,52 3—8	3 3,0 2—4	7 4,0±0,71 2—7	3 3,3 3—4
19 7,2±0,41 5—11	11 7,7±0,65 5—12	11 7,5±0,48 5—10	— — —	3 3,7 3,4	7 3,9±0,72 2—6	3 4,0 3—5
— — —	15 7,7±0,30 6—10	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —

близкие сроки (в течение одного месяца). При этом фиксировался возраст проявления пяти наиболее легко определяемых признаков: отхождения ушных раковин, появления верхних и нижних резцов, прозревания и открытия слуховых проходов. Объем выборок и полученные результаты представлены в табл. 2, достоверность различий в возрасте проявления перечисленных выше признаков между формами — в табл. 3.

Оказалось, что по первому признаку (возраст отхождения ушных раковин) различия между полевкой Миддендорфа и северосибирской несущественны, по остальным четырем — вполне достоверны. Однако направленность их не совпадает: значение второго и третьего признаков (возраст прорезания резцов) выше у полевки Миддендорфа, четвертого и пятого (прозревание и открытие слуховых проходов) — у северосибирской.

У гибридов смещение всех признаков по отношению к исходным формам различно. Так, отхождение ушных раковин происходит у них быстрее, чем у родительских форм, причем у гибридов первого поколения этот сдвиг статистически незначим, у второго — вполне достоверен в обоих случаях. По возрасту проявления следующих трех признаков гибриды занимают промежуточное положение, однако по прорезанию резцов (нижних и верхних) сближаются с полевкой Миддендор-

Таблица 2

Скорость развития полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их помесей, дни

Признак	*M. middendorffi (n-113)*	*M. hyperboreus (n-76)*	F_1 *(n-93)*	F_2 *(n-64)*
Отхождение ушных раковин	3,34±0,05* / 2—4	3,30±0,086 / 2—4	3,24±0,07 / 2—4	2,92±0,05 / 2—4
Прорезывание нижних резцов	5,41±0,08 / 4—7	4,80±0,10 / 3—6	5,24±0,08 / 4—7	5,09±0,07 / 4—6
Прорезывание верхних резцов	6,50±0,08 / 5—8	6,07±0,09 / 5—7	6,38±0,09 / 5—8	6,47±0,07 / 5—7
Прозревание	8,39±0,06 / 7—10	8,87±0,08 / 8—10	8,73±0,08 / 7—10	8,70±0,09 / 7—11
Открытие слуховых проходов	10,75±0,10 / 9—12	11,03±0,09 / 10—12	10,86±0,10 / 9—11	11,17±0,10 / 9—13

* В числителе $M \pm m$, в знаменателе lim.

Таблица 3

Достоверность различий (t) в скорости проявления регистрируемых признаков между различными группами полевок

Признак	*M. middendorffi —M. hyperboreus*	*M. middendorffi—*F_1	*M. hyperboreus—*F_1	*M. middendorffi—*F_2	*M. hyperboreus—*F_2	F_1—F_2
Отхождение ушных раковин	0,06	1,25	0,66	6,00	4,75	3,7
Прорезывание нижних резцов	4,86	1,54	3,37	3,2	2,41	1,4
Прорезывание верхних резцов	3,30	1,00	2,30	0,30	3,63	0,8
Прозревание	4,80	3,40	1,27	3,10	1,41	0,0
Открытие слуховых проходов	2,15	0,78	1,30	3,00	1,00	2,6

фа, по прозреванию — с северосибирской. Слуховые проходы открываются у гибридов первого поколения в сроки, достоверно не отличающиеся от исходных форм, у второго — несколько выходят за пределы северосибирской. Различия между гибридами достоверны лишь по времени отхождения ушных раковин и открытия слуховых проходов.

Поскольку значения крайних отклонений по каждому признаку для всех форм невелики, то различия средних, очевидно, возникают за счет сдвига модальных групп.

Полученные данные свидетельствуют, что и в начальный период постэмбрионального развития гибридизация не вызывает никаких нарушений у животных.

ОКРАСКА

Из диагноза С. И. Огнева следует, что северосибирская полевка и полевка Миддендорфа довольно хорошо различаются по окраске.

У полевки Миддендорфа с Северного Урала и Ямала окраска спины «довольно светлая, коричневато-рыжая, с большей или меньшей примесью темно-бурых волос». Окраска номинального подвида «серовато-буроватая, с палевым оттенком. У некоторых особей с большей или меньшей примесью ржавого оттенка» (Огнев, 1950, стр. 236).

Для северосибирской полевки приводится два типа окраски: первый — «интенсивно-черно-бурый», второй — «буроватый с палевым оттенком», причем, как отмечает автор, все описанные экземпляры этого вида добыты зимой.

Таблица 4

Окраска полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов

Группа		Белизна	Показатель оттенка
M. middendorffi (n=92)	$M \pm m$	6,01±0,142	149,06±0,519
	lim	3,72—10,13	135,93—165,57
M. hyperboreus (n=160)	$M \pm m$	2,99±0,077	125,14±0,523
	lim	1,37—6,59	103,09—140,66
F_1 (n=152)	$M \pm m$	4,71±0,095	134,07±0,687
	lim	1,78—7,70	112,64—155,12
F_2 (n=52)	$M \pm m$	4,54±0,216	128,93±0,936
	lim	2,18—8,40	110,02—147,15
M. middendorffi (Тикси, n=9)	$M \pm m$	4,79±0,332	130,34±1,786
	lim	3,50—6,72	122,89—140,57

Таблица 5

Достоверность различий окраски исследованных форм

Сравниваемые формы	t	
	Белизна	Показатель оттенка
M. middendorffi — *M. hyperboreus*	13,25	32,45
M. middendorffi — F_1	7,51	17,55
M. middendorffi — F_2	5,70	27,92
M. hyperboreus — F_1	14,10	10,13
M. hyperboreus — F_2	6,77	4,83
F_1 — F_2	0,72	6,06
M. middendorffi (виварий) — *M. middendorffi* (Тикси)	3,38	19,06
M. hyperboreus — *M. middendorffi* (Тикси)	5,28	5,10

Исходя из изложенного выше мы сочли целесообразным провести сравнительное изучение окраски как исходных форм, так и их гибридов в обоих поколениях. Средние значения количественных характеристик окраски для каждой группы приводятся в табл. 4, достоверность различий по этим показателям между исходными формами и гибридами — в табл. 5.

Как видно из этих данных, полевка Миддендорфа имеет значительно более светлую и насыщенную охристо-рыжими тонами окраску, чем северосибирская. Окраска гибридов — промежуточная между их родительскими формами; однако более близкая к северосибирской; окраска гибридов первого поколения еще более смещается в том же направлении у гибридов второго поколения. Последнее, видимо, следствие доминантности темной окраски. Различия (см. табл. 5) между всеми группами абсолютно достоверны (кроме различия по белизне между F_1 и F_2) во всех случаях.

Рис. 1 и 2, на которых нанесены значения окраски для каждого измеренного экземпляра, наглядно показывают диапазон изменчивости этого признака как у исходных форм, так и у гибридов.

Несмотря на то, что исходным материалом для создания лабораторной колонии северосибирской полевки послужили, как уже упоминалось, две пары однородных по окраске животных — очень темных, почти черных с буроватым оттенком, — их потомство в первом и последующих поколениях оказалось весьма разнородным по окраске: от темных, подобно «основателям», до охристо-серых, не отличимых по окраске от полевки Миддендорфа. Следует упомянуть, что столь широкий диапазон варьирования окраски потомства, полученного от крайне немногочисленной группы «основателей», еще раз подтверждает, что «при полигенной детерминированности признака даже не-

большая выборка из популяции представляет всю популяцию» (Шварц и др., 1966, стр. 32).

На рис. 1 видно, что по окраске полевки Миддендорфа и северосибирская сливаются в непрерывный ряд, не образуя хиатуса. Правда, зона интерградации весьма незначительна, однако следует учитывать, что мы работали с уральским под-

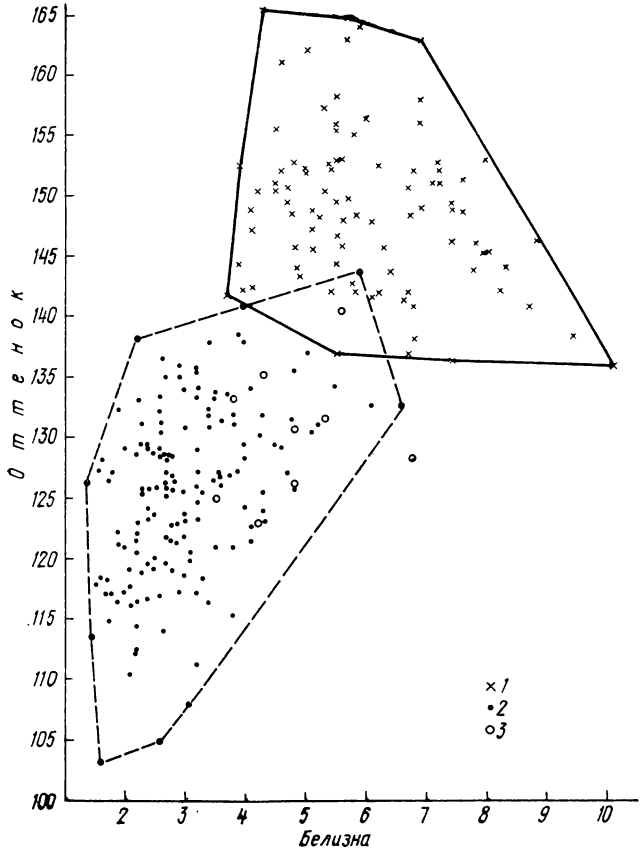


Рис. 1. Колориметрическая характеристика окраски полевок:
1—Миддендорфа, 2—северосибирской, 3—Миддендорфа (Тикси).

видом полевки Миддендорфа (*M. m. ryphaeus*), существенно отличающимся по окраске от номинального. Девять экземпляров полевки Миддендорфа номинального подвида (Тикси), измеренных нами, почти полностью размещаются на графике в диапазоне изменчивости северосибирской полевки, а по средним значениям занимают промежуточное положение между гибри-

дами первого и второго поколения. Они статистически достоверно отличаются по обоим показателям как от северосибирской полевки, так и от *M. m. ryphaeus* из лабораторной колонии.

На рис. 2. нанесены характеристики окраски гибридов на фоне экспериментально установленных пределов варьирования

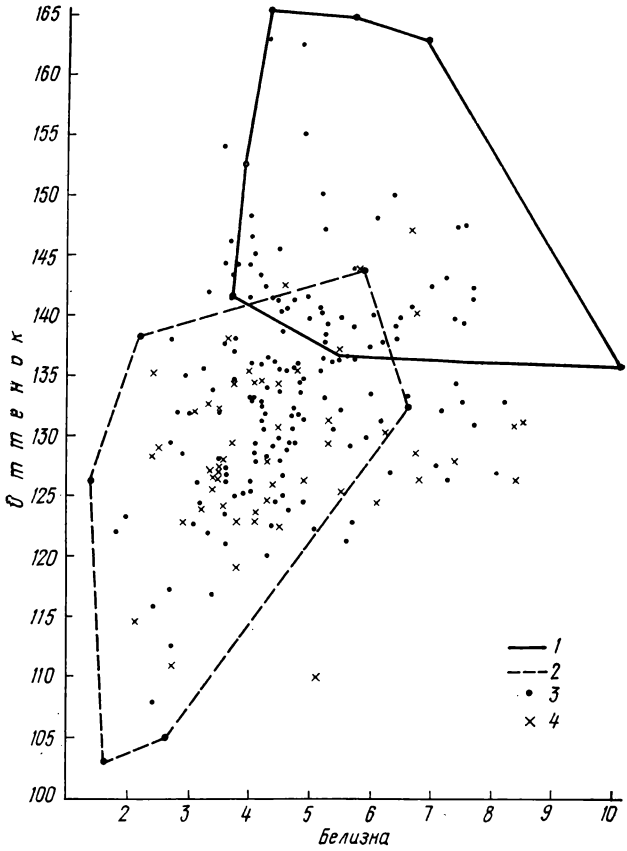


Рис. 2. Колориметрическая характеристика окраски гибридов.

Пределы варьирования окраски: *1* — полевки Миддендорфа, *2* — северосибирской; *3* — окраска F_1, *4* — окраска F_2

окраски исходных форм. Как можно видеть, за пределы изменчивости родительских форм выходит 10,5% гибридов первого и 17,7% второго поколения, в основном в сторону посветления по сравнению с северосибирской полевкой. В то же время отмечается и явное смещение окраски гибридов в сторону северосибирской полевки: 27% гибридов первого поколения размещается в зоне изменчивости полевки Миддендорфа, 73% — в зоне

северосибирской, гибридов второго поколения — соответственно 7,7 и 75%. В зоне интерградации исходных форм размещается 10,5% гибридов первого поколения.

Таким образом, различия в окраске между исследованными формами, хотя и достоверны статистически, не выходят за пределы, известные для несомненных подвидов полевок, в частности, номинального (*M. gregalis gregalis*) и северного (*M. g. major*) подвидов узкочерепной полевки. Следует, кроме того, учесть, что даже небольшая выборка полевки Миддендорфа номинального подвида позволяет с достаточной уверенностью говорить о его значительно большей близости по окраске к северосибирской полевке.

Краниологические показатели

Абсолютные размеры черепа и его частей. Сопоставление абсолютных значений упоминавшихся краниологических характеристик исходных форм показало, что все они в значительной степени трансгрессируют. Более того, в шести случаях из восьми пределы варьирования этих показателей у северосибирской полевки полностью укладываются в пределы варьирования соответствующих признаков у полевки Миддендорфа (рис. 3). Исключение представляют лишь межглазничная ширина и длина мозговой части черепа. Пределы так же, как и средние значения этих признаков, у северосибирской полевки сдвинуты в сторону больших абсолютных значений. Однако и здесь трансгрессия настолько велика (табл. 6), что различия могут быть обнаружены лишь на больших сериях черепов.

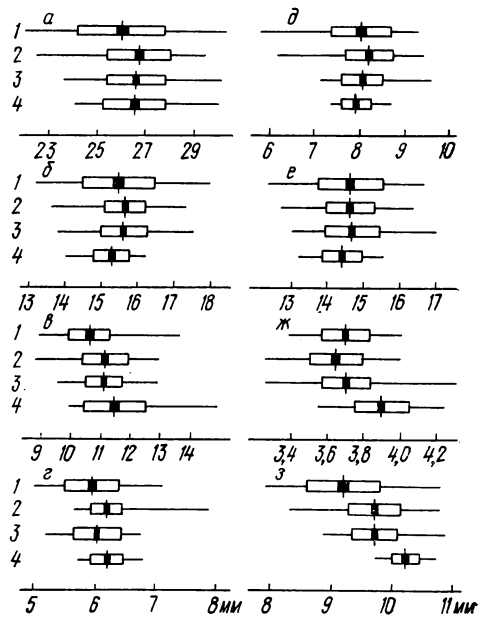


Рис. 3. Абсолютные размеры краниологических показателей.

1 — полевка Миддендорфа, *2* — северосибирская полевка, *3* — F_1, *4* — F_2. *а* — кондилобазальная длина черепа; *б* — длина лицевой части; *в* — длина мозговой части; *г* — длина верхнего зубного ряда; *д* — длина диастемы; е — ширина скулы; *ж* — межглазничная ширина; *з* — высота черепа на уровне слуховых барабанов.

По средним значениям всех изученных краниологических показателей различия между формами статистически достоверны.

Абсолютные размеры черепа и его частей

Группа		Кондилобазальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части
Полевка Миддендорфа ($n=72$)	lim	22,10—30,65	13,15—18,05	8,95—12,65
	$M \pm m$	26,0±0,21	15,40±0,12	10,65±0,09
	Cv	6,88	6,65	7,27
Северосибирская полевка ($n=62$)	lim	24,15—30,05	14,00—16,25	9,95—14,85
	$M \pm m$	26,55±0,16	15,20±0,06	11,35±0,13
	Cv	4,77	3,18	9,27
Гибриды первого поколения ($n=180$)	lim	22,60—29,50	13,65—17,25	8,80—12,95
	$M \pm m$	26,75±0,10	15,70±0,05	11,05±0,06
	Cv	4,74	4,36	6,91
Гибриды второго поколения ($n=170$)	lim	23,40—30,10	13,75±17,55	9,55—12,80
	$M \pm m$	26,65±0,10	15,65±0,05	11,05±0,05
	Cv	4,65	4,50	5,45

Абсолютные размеры черепа и его частей

Группа		Кондилобазальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части
Полевка Миддендорфа ($n=25$)	lim	25,0—30,75	14,85—18,10	10,15—12,15
	$M \pm m$	27,7±0,30	16,35±0,17	11,30∓0,10
	Cv	5,38	5,15	4,59
Северосибирская полевка ($n=10$)	lim	27,7—31,45	14,85—17,75	11,4—13,7
	$M \pm m$	29,1±0,41	16,85±0,31	12,25±0,25
	Cv	4,40	5,88	6,42
Гибриды первого поколения ($n=45$)	lim	25,3—32,0	15,1—18,6	10,20—13,60
	$M \pm m$	29,2±0,23	17,15±0,12	12,05±0,12
	Cv	5,18	4,61	6,37

При сравнении зверьков I возрастной группы северосибирская полевка имеет несколько большую кондилобазальную длину ($t=2{,}1$), большую межглазничную ширину и высоту черепа (см. табл. 1), что противоречит литературным данным о

Таблица 6

у полевок I возрастной группы, *мм*

Длина зубного ряда верхней челюсти	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
5,00—7,15 5,95±0,05 7,56	5,85—9,30 8,10±0,09 8,90	12,35—16,70 14,70±0,11 6,19	3,40—4,00 3,70±0,02 3,39	7,90—10,85 9,2±0,07 6,71
5,70—6,80 6,20±0,03 3,81	7,35—8,70 7,95±0,04 3,65	13,20—15,65 14,4±0,07 3,64	3,55—4,25 3,90±0,02 3,86	9,70—10,75 10,2±0,03 2,21
5,65—7,85 6,20±0,03 6,51	5,25—9,35 8,25±0,04 6,91	12,80—16,50 14,70±0,05 4,63	3,25—4,00 3,65±0,01 3,79	8,30—10,60 9,70±0,03 4,36
5,20—6,70 6,05±0,02 4,59	7,20—9,60 8,10±0,03 5,49	13,05—17,05 14,75±0,06 5,02	3,25—4,30 3,70±0,02 5,25	8,90—10,90 9,70±0,03 3,82

Таблица 7

у полевок II возрастной группы, *мм*

Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
5,75—7,00 5,20±0,07 5,23	7,80—9,60 8,65±0,09 5,39	14,35—17,55 15,75±0,17 5,27	3,40—4,10 3,75±0,04 4,84	8,90—10,30 9,55±0,07 3,80
6,15—7,70 6,70±0,17 7,91	8,10—9,60 8,80±0,16 5,83	15,0—17,7 15,95±0,29 5,79	3,55—4,05 3,80±0,05 4,50	10,0—11,05 10,60±0,11 3,38
6,05—7,60 6,60±0,05 5,31	7,90—10,00 9,05±0,07 5,24	13,5—18,6 16,30±0,17 7,07	3,40—4,00 3,70±0,02 3,66	8,65—11,30 10,05±0,09 5,95

ней (Огнев, 1950; Кривошеев, 1963), как о форме с более мелким черепом. Несколько большая ширина скулы полевки Миддендорфа, наоборот, совпадает с этими данными.

С возрастом различия между сравниваемыми формами по

Таблица 8

Индексы краниологических признаков у полевок I возрастной группы, %

Группа	Лицевая часть черепа	Мозговая часть черепа	Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
Полевка Миддендорфа ($n=72$)							
lim	56,98—61,60	38,40—43,02	21,61—24,63	30,06—32,65	54,70—59,92	12,82—15,83	33,15—37,8
$M \pm m$	59,53±0,19	40,53±0,19	23,31±0,12	31,20±0,11	56,77±0,21	14,46±0,12	35,60±0,19
Cv	1,85	2,72	2,85	1,98	2,19	4,97	3,12
Северосибирская полевка ($n=62$)							
lim	58,58—58,80	41,20—49,92	20,30—25,09	27,12—32,08	48,92—58,03	12,98—16,63	34,28—41,58
$M \pm m$	57,17±0,33	42,93±0,35	23,52±0,19	29,79±0,20	54,69±0,37	15,01±0,15	38,87±0,29
Cv	3,41	4,82	4,83	3,95	3,95	5,77	4,46
Гибриды первого поколения ($n=180$)							
lim	57,27—61,06	38,94—42,73	22,03—25,44	29,76—31,91	53,64—58,44	11,89—16,45	33,08—39,82
$M \pm m$	59,94±0,15	41,03±0,15	23,72±0,14	31,11±0,09	55,12±0,19	14,06±0,18	36,49±0,27
Cv	1,50	2,19	3,41	1,64	2,07	7,70	4,39
Гибриды второго поколения ($n=170$)							
lim	53,86—61,49	38,51—46,14	20,7—24,38	28,81—32,46	52,26—58,95	12,29—15,29	34,48—39,38
$M \pm m$	58,63±0,30	41,36±0,31	22,83±0,15	30,45±0,15	55,58±0,27	13,63±0,12	36,48±0,20
Cv	3,09	4,39	3,84	2,86	2,86	5,21	3,20

некоторым признакам (скуловая ширина, межглазничная ширина) сглаживаются; различия по кондилобазальной длине, напротив, заметно возрастают (табл. 7). Трансгрессия всех исследованных показателей сохраняется и во II возрастной группе, причем она настолько велика, что ни один из этих показателей не может быть использован в качестве диагностического признака для отнесения отдельного экземпляра к одной из форм.

Гибриды первого поколения по ряду признаков занимают промежуточное положение (высота черепа, длина мозговой части), по другим сближаются с одной из исходных форм (по скуловой ширине и длине диастемы — с полевкой Миддендорфа, по кондилобазальной длине и длине зубного ряда — с северосибирской). Длина лицевой части гибридов достоверно больше, чем у обеих исходных форм. Межглазничный промежуток, наоборот, достоверно меньше, хотя разница в абсолютных значениях между этой группой и полевкой Миддендорфа очень невелика. Во второй возрастной группе гибриды первого поколения по всем признакам, кроме высоты черепа, сохраняющей промежуточное значение, приближаются к северосибирской полевке. У гибридов второго поколения уменьшается длина зубного ряда и диастемы, несколько снижается длина лицевой части черепа, а межглазничная ширина полностью совпадает с ее размером у полевки Миддендорфа.

Относительные значения (индексы) основных краниологических показателей. Различия между сравниваемыми формами по кондилобазальной длине черепа затрудняют оценку различий между ними по другим признакам, поскольку они могут быть коррелятивно связаны с изменением общих размеров черепа. Более удобны в этом отношении относительные размеры различных отделов черепа, отражающие различия в пропорциях.

Анализ индексов основных краниологических показателей позволяет установить своеобразие пропорций черепа у каждой из исследованных форм, значительно слабее проявляющееся при сопоставлении абсолютных величин. Прежде всего полевка Миддендорфа отличается достоверно большим, чем северосибирская, индексом диастемы (табл. 8). Поскольку диастема связана положительной коррелятивной зависимостью с лицевой частью черепа, этот вид характеризуется и большим индексом всего лицевого отдела. Более заметной при сопоставлении индексов становится и «широкоскулость» полевки Миддендорфа. Северосибирская полевка отличается достоверно большим индексом мозговой части черепа, высоты черепа и межглазничной ширины.

С возрастом различия по относительным показателям между сравниваемыми формами по ряду признаков сглаживаются (табл. 9). Вполне достоверным остается больший индекс скуло-

Таблица 9

Индексы краниологических признаков у полевок II возрастной группы, %

Группа	Лицевая часть черепа	Мозговая часть черепа	Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
Полевка Миддендорфа ($n=25$)							
lim	56,51—60,82	39,18—43,86	19,19—24,25	29,26—32,73	55,30—58,91	12,36—14,67	32,8—36,93
$M \pm m$	59,11±0,22	40,90±0,24	22,43±0,26	31,23±0,18	56,92±0,19	13,50±0,12	34,56±0,21
Cv	1,89	2,97	5,86	2,89	1,65	4,44	3,10
Северосибирская полевка ($n=10$)							
lim	53,61—59,65	40,35—46,39	20,99—25,84	28,67—32,01	53,38—55,96	12,12—14,44	35,14—38,87
$M \pm m$	57,83±0,65	42,18±0,65	22,99±0,52	30,30±0,36	54,86±0,28	13,08±0,25	36,39±0,40
Cv	3,57	4,90	7,22	3,77	1,61	6,07	3,51
Гибриды первого поколения ($n=45$)							
lim	55,17—60,62	39,38—44,83	21,09—24,60	28,81—32,79	52,75—63,48	11,38—15,81	29,83—37,87
$M \pm m$	58,69±0,18	41,30±0,18	22,60±0,12	30,92±0,13	55,87±0,36	12,68±0,15	34,49±0,27
Cv	2,10	2,98	3,51	2,91	4,34	1,00	1,82

вой ширины у полевки Миддендорфа и высоты черепа у северосибирской.

Гибриды первого поколения занимают промежуточное положение по индексам длины мозговой части и высоты черепа, по индексам лицевой части и диастемы сближаются с полевкой Миддендорфа, а по индексам длины зубного ряда и скуловой ширины — с северосибирской. Индекс лицевой части черепа у гибридов первого поколения выше, чем у любой из исходных форм, однако различия с полевкой Миддендорфа статистически недостоверны. Индекс межглазничной ширины у гибридов первого поколения, наоборот, ниже, чем у исходных форм, но не отличается достоверно от такового у полевки Миддендорфа.

Гибриды второго поколения по индексу лицевой части черепа занимают промежуточное положение между исходными формами, как и по большинству остальных показателей. Индекс межглазничного промежутка, несмотря на то что его абсолютное значение совпадает с таковым у полевки Миддендорфа, остается заметно меньшим, чем у исходных форм.

Следует отметить, что пределы изменчивости индексов трансгрессируют столь же значительно, как и абсолютных показателей.

Изменчивость M^3. В систематике серых полевок большое значение имеет строение коренных зубов, в частности, третьего верхнего коренного (M^3). С другой стороны, в ряде работ (Мартынова, 1963; Ангерманн, 1973; Stein, 1958; Zimmermann, 1958) анализируется внутривидовая изменчивость структуры M^3. С этой точки зрения изучение изменчивости M^3 у сравниваемых форм приобретает особый интерес.

При изучении M^3 у северосибирской полевки и полевки Миддендорфа обращает на себя внимание чрезвычайная изменчивость его жевательной поверхности. Изменчивость проявляется, во-первых, в варьировании числа эмалевых петель, во-вторых, в числе входящих и выступающих углов на наружной и внутренней стороне зуба — складчатости. Кроме того, встречаются различные варианты объединения эмалевых петель.

Количество эмалевых петель на всем просмотренном материале варьирует от одного до шести. В исходном случае их пять (Огнев, 1950). При уменьшении их количества два или несколько замкнутых пространств объединены в одно, в предельном случае жевательная поверхность зуба представлена одним общим сплошным пространством, контуры которого ограничены эмалью так, что оно не подразделяется на отдельные петли соответственно выступающим углам. Можно отметить также и противоположную тенденцию к увеличению количества петель от исходного до шести. В этом случае последнее зубное поле подразделяется на два. При одинаковом количестве эмалевых петель встречаются различные варианты их объединения.

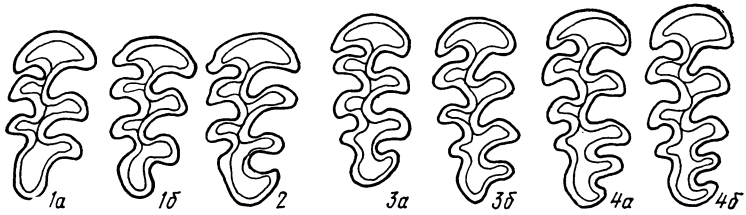


Рис. 4. Изменчивость степени складчатости у полевок Миддендорфа и северосибирской.

1а, 1б — f. *simplex; 2* — f. *typica; 3а, 3б* — f. *duplicata; 4а, 4б* — f. *variabilis.*

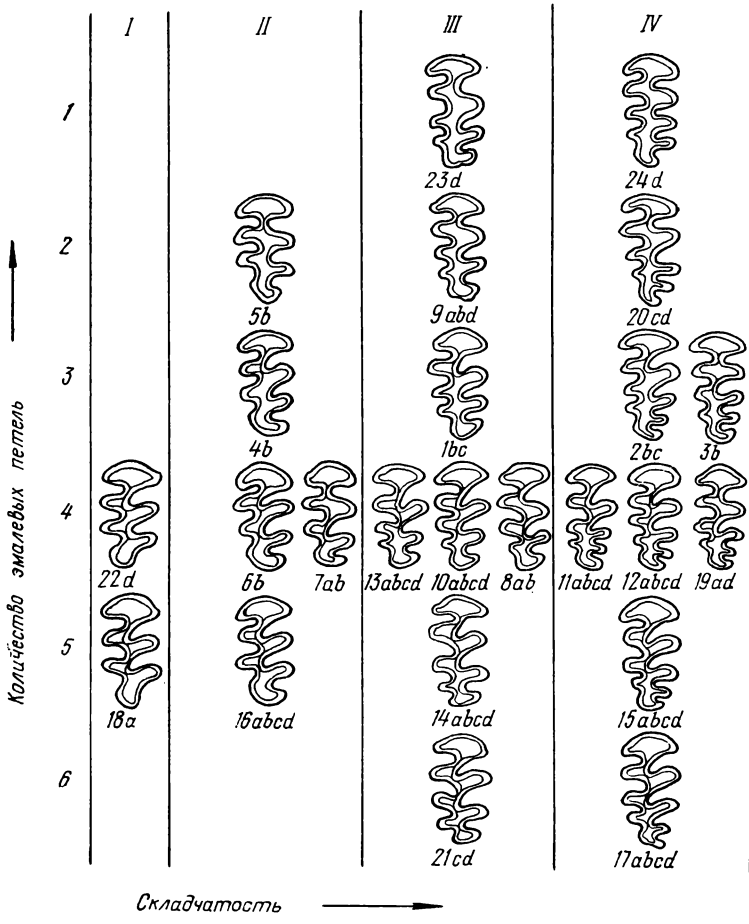


Рис. 5. Морфотипы M^3 у полевок Миддендорфа (*a*), северосибирской (*d*) и гибридов первого (*b*) и второго (*c*) поколений.

I — f. *simplex, II* — f. *typica, III* — f. *duplicata, IV* — f. *variabilis.*

По степени складчатости также наблюдается очень большое разнообразие (рис. 4). Если выделять самостоятельными классами все представленные на рисунке варианты, то в сочетании с различным количеством эмалевых петель на изученном материале можно выделить 41 морфотип M^3. Такое количество морфоти-

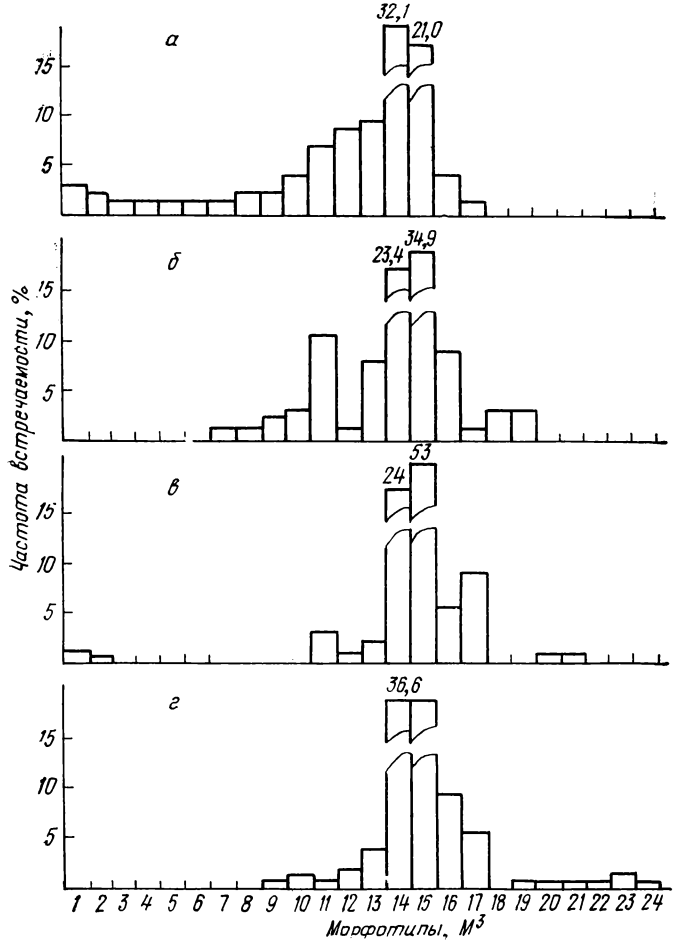


Рис. 6. Частота встречаемости морфотипов M^3 у полевок северосибирской (*а*), Миддендорфа (*б*) и гибридов первого (*в*) и второго (*г*) поколений.

пов затрудняет анализ, поэтому все переходные по степени складчатости формы были разделены на четыре класса, соответствующие четырем типам строения M^3 у *Microtus arvalis*, по Ригу и Бернеру (Rörig, Börner, 1905), т. е. f. *simplex*, f. *typica*, f. *duplicata* и f. *variabilis* (см. рис. 4).

При таком подходе к анализу изменчивости M^3 на изученном материале было выделено 24 морфотипа M^3. Выделенные морфотипы оказалось возможным расположить в двухмерной схеме в соответствии с отмеченными выше направлениями изменчивости (рис. 5). Помещение конкретного морфотипа в конкретную графу производится в соответствии со степенью складчатости; горизонтальные ряды соответствуют количеству эмалевых петель. Гистограмма (рис. 6) показывает частоту встречаемости различных морфотипов M^3 у полевок Миддендорфа, северосибирской и двух поколений гибридов. Видно, что хотя у каждой из исходных форм есть специфические морфотипы M^3 (1—6 для северосибирской, 18 и 19 для полевки Миддендорфа), но встречаются они довольно редко: к одиннадцати общим морфотипам относится 94,2% экземпляров северосибирской полевки и 91,2% полевки Миддендорфа.

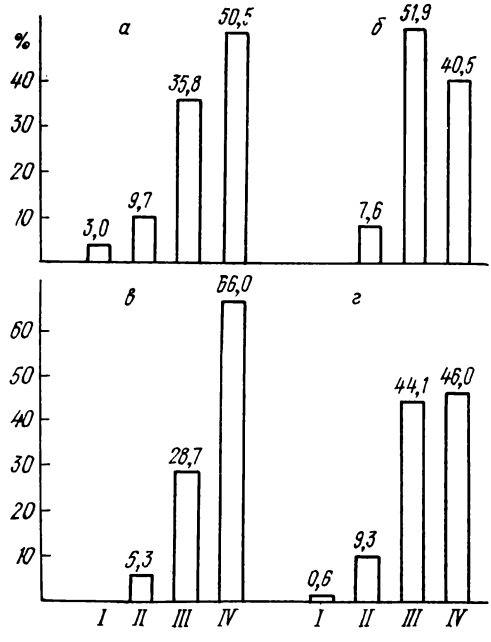


Рис. 7. Частота встречаемости морфотипов M^3 с различной степенью складчатости: *а* — у полевок Миддендорфа, *б* — северосибирской, *в* — гибридов первого и *г* — второго поколений.
I — f. *simplex*; *II* — f. *typica*; *III* — f. *duplicata*; *IV* — f. *variabilis*.

При гибридизации как в первом, так и во втором поколении преобладают морфотипы, общие для родительских форм; однако уже в первом поколении появляются морфотипы, которых не было у исходных форм (20, 21). Они сохраняются и во втором поколении, где появляются еще три новых морфотипа (22—24).

Более детальное сравнение изменчивости M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской удобно провести по каждому из факторов (степень складчатости и количество петель эмали) в отдельности.

Частота встречаемости морфотипов M^3 с различной степенью складчатости у изученных групп полевок представлена в виде гистограммы (рис. 7). Для обеих исходных форм характерно преобладание морфотипов с осложненной структурой,

что уже отмечалось С. И. Огневым (1950). Полевка Миддендорфа обладает более широким диапазоном изменчивости M^3 по степени складчатости. У нее представлены все формы от f. *simplex* до f. *variabilis*, причем чаще встречается последняя. У северосибирской полевки на нашем материале f. *simplex*

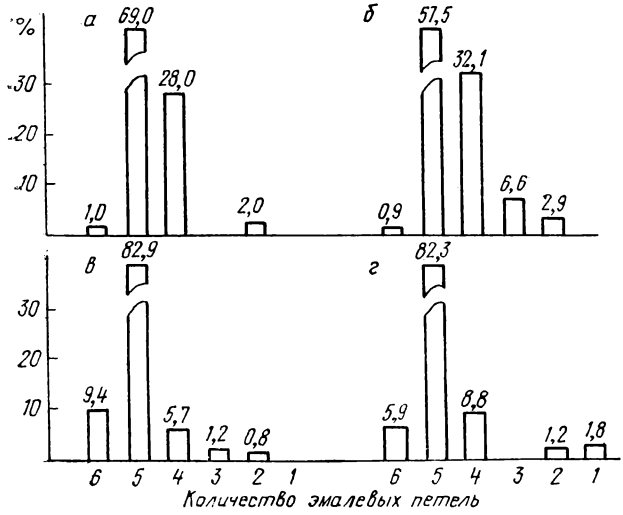


Рис. 8. Распределение морфотипов M^3 по количеству эмалевых петель у полевок: *а* — Миддендорфа, *б* — северосибирской, *в* — гибридов первого и *г* — второго поколений.

обнаружить не удалось. Имеется некоторая разница и в частоте. У северосибирской полевки в количественном отношении наиболее широко представлена f. *duplicata*. С. И. Огнев (1950) указывает на отсутствие f. *simplex* у обеих форм полевок. По нашим данным, f. *simplex* обнаружена только у полевки Миддендорфа и то типично выражена только в одном экземпляре. Два других случая, отнесенные нами к f. *simplex*, скорее представляют собой переходную стадию к f. *typica* (см. рис. 4, 1*б*), но четвертый зубец на внутренней стороне выражен не явно. В первом поколении гибридов f. *simplex* не проявилась.

Характер количественного распределения морфотипов по степени складчатости больше напоминает таковой у полевки Миддендорфа: f. *variabilis* также встречается чаще остальных. Второе поколение гибридов обнаруживает вновь некоторое расширение изменчивости по степени складчатости, выщепляется, хотя и в единственном экземпляре, f. *simplex*. Такой характер наследования f. *simplex* согласуется с мнением, высказанным К. Циммерманом (Zimmermann, 1935), что это рецессивная мутация. Преобладание f. *variabilis* во втором поколении стано-

вится менее явным. Частоты f. *duplicata* и f. *variabilis* практически уравновешивают друг друга.

Распределение морфотипов по количеству эмалевых петель у сравниваемых групп полевок также обнаруживает как сходные моменты, так и некоторое своеобразие (рис. 8). У обеих форм количество петель эмали варьирует от двух до шести, а по частоте встречаемости преобладают зубы с пятью и четырьмя эмалевыми петлями; однако у полевки Миддендорфа не было обнаружено ни одного морфотипа с тремя эмалевыми петлями. В первом поколении гибридов картина качественно не изменяется, но несколько уменьшается доля морфотипов с объединенными петлями. В основном имеются зубы исходного типа с пятью петлями эмали, встречаются и морфотипы с тремя эмалевыми петлями. Для второго поколения гибридов, с одной стороны, характерно расширение границ изменчивости эмалевых петель — появляются однопетельные зубы, которые не были отмечены ни у одной из родительских форм; с другой стороны, гибриды второго поколения, как и полевка Миддендорфа, не имеют морфотипов с тремя эмалевыми петлями.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Довольно значительные различия в плодовитости полевок Миддендорфа и северосибирской не превышают, однако, хронографической и географической изменчивости этого показателя для разных популяций многих видов полевок. Плодовитость помесных и гибридных пар не выходит за пределы этого показателя у исходных форм, но заметно приближается к одной из них — полевке Миддендорфа.

Отсутствие нарушений половой аттракции подтверждается очень близкими по значению сроками появления пометов после формирования пар во всех вариантах скрещивания. Гибридизация не вызывает ни снижения плодовитости (что подтверждается наблюдениями за гибридными пометами трех поколений), ни нарушения эмбрионального и постэмбрионального развития. Все это позволяет уверенно констатировать полное отсутствие генеративной изоляции между полевками Миддендорфа и северосибирской.

Различия в окраске между северосибирской полевкой и полевкой Миддендорфа вполне достоверны по средним показателям, а зона интерградации очень невелика. Окраска номинального подвида (см. табл. 4 и рис. 1) значительно ближе к окраске северосибирской полевки, чем уральского подвида, а по средним показателям достоверно отличается от обеих исследованных форм. Таким образом, зона интерградации значительно увеличивается за счет номинального подвида. Гибриды по окраске занимают промежуточное положение между родительскими формами и практически не отличаются от номинального под-

вида. Это позволяет утверждать, что различия по окраске между исследованными формами не выходят за пределы подвидовых, тем более, что известны случаи значительно больших различий между несомненными подвидами (Шварц и др., 1960).

Статистически достоверные различия краниологических характеристик исследуемых форм невелики в абсолютном выражении и могут быть обнаружены лишь при сравнении значительных выборок; кроме того, лимиты всех признаков настолько трансгрессируют, что ни один из них не может иметь диагностического значения. Различия такого уровня обычны для подвидов. Гибриды по большинству признаков занимают промежуточное положение между исходными формами и лишь по двум выходят за их пределы (да и то отклонения эти в значительной степени сглаживаются с возрастом). Это также приводит нас к убеждению, что различия между полевкой Миддендорфа и северосибирской не превышают подвидового ранга.

Сказанное относится и к индексам краниологических показателей: вследствие значительной трансгрессии ни один из них не может быть использован в качестве диагностического.

Несмотря на то что каждая из сравниваемых форм полевок имеет специфические морфотипы M^3, более 90% животных в каждой из них обладает морфотипами, общими для всех форм.

Новые морфотипы, появляющиеся у гибридов, распадаются на две группы: первая — результат перекомбинации числа петель и степени складчатости (20, 21, 22-й морфотипы) из «запаса изменчивости» родительских форм; вторая связана с появлением нового типа жевательной поверхности (23, 24-й морфотипы). Вместе с тем доля их настолько невелика, что не исключает возможности обнаружения их у исходных форм.

Нам неизвестны литературные источники, содержащие данные по изменчивости M^3 на внутривидовом уровне у этих форм. Однако высокий процент общих морфотипов и характер образования новых при гибридизации подтверждает близкое сходство полевок Миддендорфа и северосибирской. Как уже говорилось, данная точка зрения подтверждается анализом кариотипов этих форм (Гилева, 1972).

На основании изложенного мы пришли к убеждению, что полевка Миддендорфа и северосибирская полевка представляют подвиды одного вида — *Microtus middendorffi*, Poljakov, 1881, включающего три подвида: *Microtus middendorffi middendorffi*, Poljakov, 1881; *Microtus middendorffi ryphaeus*, Heptner, 1948; *Microtus middendorffi hyperboreus*, Vinogradov, 1933.

ЛИТЕРАТУРА

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*).— Проблемы эволюции, т. 3. Новосибирск, «Наука», 1973.

Башенина Н. В. Внутривидовая дифференциация *Microtus arvalis* Pallas, 1773 и ее связь с историей ареала. — Внутривидовая изменчивость

наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (Урал. фил. АН СССР).

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Просвещение», 1965.

Большаков В. Н., Васильев А. Г., Васильева И. А. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевок. — Научн. докл. высш. школы, «Биол. науки», 1973, № 11.

Гилева Э. А. Хромосомный полиморфизм у двух близких субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа). — Докл. АН СССР, 1972, т. 203, № 3.

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных Южного Ямала. — Материалы к познанию флоры и фауны СССР, нов. сер. отд. зоологии, 1941, вып. 4.

Корзинкина Е. М. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала. — Труды Арктического ин-та, 1946, вып. 194.

Кривошеев В. Г. Морфобиологические особенности северосибирской полевки (*Microtus hyperboreus* Vinogr.).— Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 5.

Ляпунова Е. А., Кривошеев В. Г. Гетероморфизм хромосом *Microtus hyperboreus* и *Microtus Middendorffi* и систематическое положение этих видов. — Тезисы к II Всесоюзному совещанию по млекопитающим. Новосибирск, 1969.

Мартынова М. Д. О вариациях строения коренных зубов у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas). — Научн. докл. высш. школы, «Биол. науки», 1963, № 2.

Огнев С. И. Звери СССР и пролежащих стран. Грызуны, т. 7. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Покровский А. В., Кривошеев В. Г., Гилева Э. А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок (*Microtus Middendorffi*, Poljakov, 1881; *M. hyperboreus,* Vinogradov, 1933). — Экология, 1970, № 1.

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

Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала. — Изв. АН СССР, 1933, вып. 4.

Шварц С. С. К экологии полевки Миддендорфа. — Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Полевка Миддендорфа. — Млекопитающие Ямала и Полярного Урала, т. 1. Свердловск, 1971.

Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis* Pallas, *M. g. major,* Ognew и их помесей. — Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.

Шварц С. С., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. Экспериментальное исследование принципа основателя. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.

Rörig G., Börner C. Studien über Gebiss mitteleuropäischen rezenter Mäuse.— Arb. Keis. Biol. Anst. Land — Forstwirtsch., 1905, Bd 2.

Stein O. H. W. Über den Selektionswert der Simplexzahnform bei der Feldmaus Microtus arvalis (Pallas).— Zool. Ib. (Syst.), 1958, Bd 86, H. 1/2.

Zimmermann K. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmause.— Arch. Naturgesch. N. F., 1935, Bd 4.

Zimmermann K. Selektionwert der Simplexzahnform bei der Feldmaus.— Zool. Ib. (Syst.), 1958, Bd 86, H. 1/2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

В. А. Обидина

СЕРЕБРИСТАЯ ПОЛЕВКА НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (ЗАПОВЕДНИК АКСУ-ДЖАБАГЛЫ)

Серебристая полевка *Alticola roylei (Alticola argentatus)* распространена в горах Памиро-Алая, Тянь-Шаня, Тувы, Монголии и Индии и изолированная популяция — на о-ве Ольхон (Банников, 1954; Громов, 1963). Экология данного вида изучалась многими авторами в различных точках ареала (Кузнецов, 1948; Чернышев, 1956; Токтосунов, 1958; Федосенко, 1964; Зимина, 1964; Давыдов, 1964; Петров, 1965; Большаков, 1972). Данных по экологии серебристой полевки с северной границы ареала — северо-западные отроги Таласского хребта (Западный Тянь-Шань) — в литературе нет. Таласский Алатау (территория заповедника Аксу-Джабаглы) — высокогорный район с хорошо выраженной поясностью. Для территории заповедника характерны пять ландшафтных поясов (Шевченко, 1948; Ковшарь, 1966).

1. Низкогорная степь, или культурный пояс (900—1400 *м* над ур. м.). Этот пояс представлен типчаковыми и пырейными степями, в настоящее время первобытной растительности почти не сохранилось, так как почти полностью освоен человеком и лишь небольшими участками входит в состав заповедника по границе (долина р. Джабаглы, ур. Кши-Каинды, ур. Талдыбулак, каньон р. Аксу).

2. Пояс лугостепной и древесно-кустарниковой растительности (1500—2000 *м*). Наиболее характерная черта данного пояса — наличие древесной растительности (высокоствольных арчевников). Основные биотопы: арчевники, суходольные луга и лугостепи, типчаковая степь, каменистые осыпи; небольшими участками встречаются тугаи, яблочники и лиственные кустарники.

3. Субальпийский пояс (2000—2700 *м*). Древесная растительность отсутствует, заменена здесь стелющимися арчевни-

ками. Широко распространены типчаковые степи, каменистые обнажения и субальпийские луга.

4. Альпийский пояс (2700—3800 *м*). В этом поясе полностью отсутствует и древесная, и кустарниковая растительность. На первом месте по площади стоят каменистые обнажения и типчаковая степь, очень небольшие площади составляют альпийские лужайки.

5. Нивальный пояс (3500 *м* и выше). Растительность практически отсутствует, характерны каменистые осыпи, фирновые поля, ледники.

Изучение биологических особенностей млекопитающих этого района представляет несомненный интерес.

Материал для данной работы собран нами на территории заповедника Аксу-Джабаглы на высоте 1200—3300 *м* над ур. м. в течение пяти лет (1969—1973 гг.) в различные сезоны года в разнообразных стациях. Всего отловлено и обследовано 604 экз. серебристой полевки. Питание серебристой полевки изучалось путем вскрытия желудков и определения содержимого по консистенции, цвету, запаху, а также определялся гербарный материал кормовых столиков. Изучение важнейших интерьерных показателей проводилось по методике, описанной в работе С. С. Шварца и других (1968). Особенности окраски серебристой полевки изучались по методике объективной колориметрической оценки окраски шкурки (Шварц и др., 1960; Покровский и др., 1962). Работа проводилась на фотоколориметре ФМ-1.

В работе принимали участие студенты Саратовского, Львовского и Уральского университетов. При обработке метериала и написании данной статьи автор пользовался ценными советами и помощью доктора биологических наук В. Н. Большакова, сотрудника заповедника А. А. Иващенко, сотрудника Института экологии и растений УНЦ АН СССР К. И. Бердюгина.

Серебристая полевка в Таласском Алатау распространена во всех высотных поясах от низкогорной степи (1200 *м*) до альпийского пояса включительно. Наибольшей плотности и численности она достигает в среднем поясе — поясе лугостепной и древесно-кустарниковой растительности. Наиболее предпочитаемые во всех поясах биотопы — это мелко- и среднекаменистые осыпи; очевидно, они обладают наилучшими защитными свойствами и имеют благоприятный микроклимат, характеризуются богатой растительностью.

Зверек отлавливался нами также в крупнокаменистых осыпях, в россыпях, в нишах и расщелинах скал, в арчевниках и кустарниках с выходом камней, под которыми он, вероятно, устраивает свои убежища и гнезда, но численность его здесь значительно ниже. Был отловлен один экземпляр (самец) серебристой полевки в жилой постройке (квартире) в с. Ново-Николаевке (1200 *м*) и один экземпляр в ходах арчевой полев-

ки на альпийской лужайке (3000 *м*). По всей вероятности, это случайные забеги, так как в альпийском поясе в 10—15 *м* от места поимки располагалась небольшая россыпь камней.

Просмотр содержимого 604 желудков серебристой полевки, добытой нами во всех высотных поясах в различные сезоны года, показал, что по характеру питания этот вид относится к группе зеленоядных грызунов. При вскрытии желудков установлено некоторое различие в питании серебристой полевки в зависимости от поясности. В нижнем и среднем поясах в желудках полевок преобладают зеленые вегетативные части растений, но также часто встречаются плоды арчи, семена, ягоды, хитин и подземные части растений (корневища, луковицы).

Так, например, из 140 серебристых полевок, отловленных в 1972 г. в нижнем и среднем поясах, у 77% желудки были наполнены вегетативной частью растений (зеленью), у 9,8% — ягодами, семенами, плодами, хитином и у 13,2% были пустые или наполненные хлебной приманкой.

В субальпийском и альпийском поясах в желудках обнаружены только вегетативные части растений (листья, стебли, цветы), луковицы и иногда хитин. Некоторые различия в питании по поясам отражаются и в изменении размеров слепого кишечника (см. об этом подробнее в разделе «Морфофизиологические особенности серебристой полевки»).

В нижнем и среднем поясах наблюдается некоторая закономерность в сезонности питания серебристой полевки. Весной в желудках полевок встречаются зеленые части травянистых растений, довольно часто хитин и кусочки мяса, луковицы; летом наряду с зеленью — цветы и семена; осенью особенно часто встречаются семена, а также ягоды и плоды кустарников (шиповника, жимолости, барбариса); зимой — кора, веточки, почки, ягоды арчи.

В выборе пищи серебристые полевки неразборчивы и обычно поедают те растения, которые растут вблизи осыпи или тех мест, где у них находятся убежища и гнезда. На зиму эти зверьки делают запасы из высушенных травянистых растений, листьев и небольших веточек кустарников. Нам не удалось обнаружить запасы только в нижнем поясе (1200—1400 *м*). На высоте 1800 *м*, в поясе лугостепной и древесно- кустарниковой растительности (ур. Кши-Каинды, Улькен-Каинды) в найденных запасах определены следующие виды растений: королькования — *Korolkowia severzowii,* лук Дробова — *Allium drobovii,* ложноочиток — *Pseudoosedeum* sp., ферула — *Ferula tennisecta*; мятлик — *Poa relaxa,* осока туркестанская — *Carex turcestanica*; тысячелистник обыкновенный — *Achilea nobilis, Oedibasis* sp., купена Северцова — *Polygonaxum severzovii, Orthuren kokanicus* с клубеньком, леонтица — *Leontice alberti,* хохлатка — *Corydalis ledebouriana,* подмаренник мутовчатый — *Galium verticellatum,* мятлик луковичный — *Poa bulbosa;* костер — *Bromus*

inermis, пырей—*Aqropyron intermedium*, весенник—*Adonis sp.*, тюльпан — *Tulipa bifloriformius*, тюльпан кауфмана — *Tulipa kauphmanniana*, тюльпан Грейга — *Tulipa greigii*, одуванчик — *Taraxacum montanum*, гусиные луки — Gage sp., василистник— *Thalictrum alpinum*, а также шиповник (листья) — *Rosa alberti*, барбарис (веточки, листья, цветы) — *Berberis oblonga*, жимолость (листья) — *Lonicera simulatrix*, папоротник — *Cistopteris fragilis*, прангос — *Prangos pabularia*.

В ур. Гуулран (2000 *м*) в июне в найденных небольших запасах (5—10 *г*) были обнаружены листья и цветы барбариса — *Berberis* sp., жимолости — *Lonicera tianschanica* и герань — *Geranium collinum*.

В альпийском поясе (ур. Кши-Каинды — 3000 *м*; ур. Каспабулак — 3100—3300 *м*) в запасах обнаружены следующие виды растений: радиола — *Rhadiola semenovii*, незабудки — *Myosotis asiatica*, лук Федченко — *Allium Phedschenco*, герань — *Geranium collinum*, гречишник — *Polygonum viviparum*, *P. songoricum*, астра — *Aster alpinus*, гусиный лук — *Gagea* sp., лапчатки — *Potentilla hololeuca*, *P. asiatica*, алтайская купальница — *Trolliues altaicus*· анемона — *Anemone protracta*, осока — *Carex sp.*, полынь — *Artemisia rutifolia*, типчак — *Festuca sulcata*, *зонтичные* — *Ferula sp.*, смолевка — *Silene adenopetala*, очиток — *Sedum alberti*, мак — *Papaver pavoninum*; кроме того, три вида злаков не определены (листочки).

Растения, найденные в запасах, как в среднем, так и в верхнем поясах, как правило, произрастали рядом с убежищем или в диаметре 4—6 *м*. Вес кормовых столиков колебался от 4 до 40 *г*, значительных запасов мы не обнаружили. Зафиксированные кормовые столики через неделю или дней через десять исчезали (в это время растения были уже сухими). Очевидно, зверьки затаскивали их в свои норы. Эти запасы обычно располагались под камнями, валунами и в трещинах скал, причем зверьки собирали, складывали траву не в одно место, а со всех сторон камня и в различные щели. При кратковременном содержании в неволе зверьки охотно поедали всю предлагаемую траву, но предпочитали радиолу, лук Федченко, лапчатку, герань. Охотно поедали яблоко, морковь, картофель, люцерну. На перевале Кши-Каинды (3000 *м*) содержащаяся в неволе молодая особь серебристой полевки за один раз съедала 7—8 штук предложенных ей слепней.

По нашим данным, имеется некоторое различие в характере размножения серебристой полевки в зависимости от поясности. В нижнем поясе (1500 *м*) серебристая полевка начинает размножаться в марте — апреле и прекращает в октябре, а в отдельные годы с теплой зимой наблюдается зимнее размножение (Обидина, 1972) в нижнем поясе. За год серебристая полевка в нижнем поясе дает 2—3 помета, среднее число детенышей 3,8 (колебания от 1 до 6). Уже в конце апреля — начале мая

в уловах встречаются молодые особи. Молодые зверьки первой генерации в размножении начинают участвовать в июне — июле и приносят 1—2 помета с числом детенышей в помете от трех до пяти. В среднем поясе серебристая полевка размножаться начинает в апреле и заканчивает в первой половине октября, за период размножения приносит 2—3 помета, среднее число детенышей в помете 3,8 (колебание 2—12). Молодые особи в уловах появляются в середине мая, начало их размножения — июнь — июль, до конца размножения приносят 1—2 помета, количество детенышей в помете 2—6. В субальпийском и альпийском поясах время размножения зверьков — с конца мая — начала июня до второй половины августа. За период размножения самка приносит не более двух пометов, среднее число детенышей на одну самку 4,7 (колебания от 2 до 6). Молодые особи в уловах встречаются в июле.

При общей характеристике размножения серебристой полевки можно сказать, что с увеличением высоты уменьшается ко-

Таблица 1

Особенности размножения серебристой полевки в разных точках ареала

Район	Сезон размножения	Колич. пометов	Колич. детенышей в помете	Колебания числа детенышей в помете	Участие молодых в размножении	Источник
Таласский Алатау, 1500—2000 *м* над ур. м.	III—X	2—3	3,8	1—12	1—2	Наши данные
То же, 3000 *м*	V—VIII	1—2	4,7	2—7	Не участвуют	Наши данные
Заилийский Алатау, 2500—2700 *м* над ур. м.	V—VIII	2—3	5,0	2—6	1	А. К. Федосенко (1964)
То же, 3400 *м*	Нет данных	Нет данных	6,1	5—7	Нет данных	А. К. Федосенко (1964)
Терский Алатау, 2500—3000 *м* над ур. м.	IV—VIII	2—3	6,0	Нет данных	1	Р. П. Зимина (1964)
Чаткальский хребет	Зимнее размножение	3—4	3,8	Нет данных	Нет данных	Б. М. Петров (1965)
Киргизия, 2200—3000 *м* над ур. м.	III—VII	2	4,8	3—7	Нет данных	А. И. Янушевич и др. (1972)

личество пометов, но увеличивается число детенышей в помете. Подобная закономерность в размножении серебристой полевки отмечалась рядом авторов для других точек ареала (Чернышев, 1956; Зимина, 1964; Давыдов, 1964; Федосенко, 1964; Петров, 1965).

Особенностью размножения серебристой полевки (как в изученном районе, так и в других точках ареала) является пониженная интенсивность размножения, небольшое количество выводков и числа детенышей в помете, слабое участие молодых в размножении (табл. 1).

Пониженная интенсивность размножения не только серебристой полевки, но и вообще горных видов, по данным многих авторов (Чернышев, 1956; Зимина, Меркова, 1960; Давыдов, 1964; Федосенко, 1964; Петров, 1965), объясняется наличием высоких защитных условий, имеющихся в горах. Благодаря этим условиям поддерживается численность популяции на определенном уровне. Как фактор, содействующий этому, можно рассматривать и приспособительную регуляторную способность популяции (Покровский, Большаков, 1968).

На территории заповедника численность серебристой полевки невысокая и колеблется незначительно как по сезонам, так и по годам. Заметны некоторые отличия в численности серебристой полевки в различных поясах, в зависимости от характера биотопа и экспозиции склона. В низкогорье численность ее невелика—всего 1,3% попадания в каменистых биотопах. В древесно-кустарниковом поясе наиболее плотно заселены, как уже выше говорилось, мелко-,средне- и крупнокаменистые осыпи, соответственно 8, 3,6 и 2% попадания. В среднем поясе наблюдается четкая зависимость численности полевки от экспозиции склона: на южном — 9,43, восточном — 4,13, западном — 3,47, северном — 1,16% попадания (сравнение проводилось в весенне-летние периоды в одинаковых биотопах). В субальпийском поясе численность ее составляет 2,4%, а в альпийском — 2,36% попадания в летние месяцы.

В характере активности серебристой полевки наблюдаются также некоторые различия в зависимости от высоты, сезона года и от климатических условий. Так, в нижнем поясе (1400—1500 *м*) в весенне-осенние периоды полевки ловились только в ночное время суток, зимой — чаще всего днем, между 9 и 16 *ч*. В среднем поясе серебристая полевка активна тоже в ночное время.

Иногда мы выблюдали бегающих полевок на восходе или перед заходом солнца. Обычно дневная активность их повышается перед сменой погоды (перед дождем, снегом и т. д.). В субальпийском и альпийском поясах зверьки активны ночью только в жаркое время года, когда нет заморозков на почве (июль — август). С наступлением заморозков они бывают активны почти исключительно в дневное время суток. В августе

Таблица 2

Морфофизиологические особенности серебристой полевки

Признак	Ур. Талдыбулак, 1500 м над ур. моря	Ур. Кши-Каинды, 1800 м над ур. моря	Ур. Улькен-Каинды, 2000 м над ур. моря	Ур. Кши-Каинды, 3000 м над ур. моря	Памир (литературные данные)
Индексы, ‰					
сердца	7,13±0,44* / 8,48±2,82	6,0±0,22 / 6,61±0,93	5,7±0,30 / 6,1±0,2	6,21±0,26 / 6,79±0,41	5,48±0,16 / 5,36±0,21
печени	84,19±4,42 / 69,3±6,76	72,81±1,86 / 69,9±4,02	66,01±1,65 / 62,0±1,70	67,3±2,12 / 63,9±2,54	69,0±3,3 / 77,6±2,1
почки	9,29±0,43 / 9,19±1,62	8,26±0,09 / 10,45±4,07	8,3±0,32 / 8,9±0,21	8,31±0,40 / 9,54±0,41	8,30±0,40 / 0,22±0,41
Относительная длина кишечника, %	568,11+28,05 / 557,39±33,2	626,15±16,65 / 582,28±18,07	584,0±13,46 / 562,0±14,06	564,0±13,6 / 612,0±14,1	530,0±18,0 / 580,0±23,0
Относительная длина слепой кишки, %	24,59±2,28 / 22,54±1,28	29,15±0,9 / 26,60±1,04	25,5±1,14 / 20,0±1,09	21,65±1,26 / 20,19±1,26	31,0±2,0 / 31,0±1,0

* В числителе — взрослые особи, в знаменателе — молодые.

Признак	Ур. Талдыбулак, 1500 *м* над ур. м.		
	ad.	subad.	juv.
Вес тела, *г*	34,82±1,08	27,62±0,98	19,41±0,91
Длина тела, *мм*	107,8±1,1	102,0±1,8	85,5±3,6
Длина хвоста, *мм*	37,0±0,8	36,0±1,1	28,2±0,7
Длина задней ступни, *мм*	18,0±0,2	18,2±0,3	17,7±0,4

на высоте 3000—3200 *м* мы отлавливали полевку между 10 и 16 *ч*. В июле — августе наблюдались полевки на перевале Кши-Каинды (3000 *м*) тоже в дневное время (9—18 *ч*).

Сравнение интерьерных показателей серебристой полевки из разных высотных поясов показывает, что обитание в более высотных поясах не ведет к увеличению индекса сердца — практически у всех взрослых зверьков на высоте 1500—3000 *м* достоверных различий индекса сердца нет (табл. 2). Наиболее крупным сердцем отличаются взрослые животные с ур. Талдыбулак (пояс низкогорной степи, 1500 *м*). То же самое наблюдается при сравнении индекса сердца и в других возрастных группах (достоверных различий нет). Сказанным подтверждается мысль о том, что приспособление к высокогорью специализированных горных видов и горных популяций широко распространенных видов может идти различными путями и не сопровождаться компенсаторными увеличениями некоторых внутренних органов, в частности сердца (Шварц, 1959; Калабухов, 1954; Барбашова, 1960), а серебристая полевка — типичный горный вид.

По индексу почки взрослые животные также отличаются только с ур. Талдыбулак (1500 *м*). Создается впечатление, что в этом урочище для серебристой полевки невыгодные, тяжелые условия.

Сравнение полученных нами данных по индексам сердца и почки с данными центрального Памира (Большаков, Яковлев, 1968) показывает, что существенных отличий в признаках нет.

Печень у взрослых особей полевок сравнительно невелика, но наиболее крупная также с ур. Талдыбулак. В печени происходит накопление жиров и гликогена — энергетических резервов.

По данным С. С. Шварца (1960), у позвоночных животных севера и горных районов частые перерывы нормального кормления и даже кратковременное голодание значительно сни-

Таблица 3

серебристой полевки

Ур. Кши-Каинды, 2000 *м* над ур. м.			Ур. Кши-Каинды, 3000 *м* над ур. м.		
ad.	subad.	juv.	ad.	subad.	juv.
32,97±0,69	28,95±1,17	20,05±0,49	31,7±0,73	23,0±0,44	17,5±0,84
106,6±0,7	100,1±1,70	88,6±1,3	108,5±1,2	96±1,54	81,7±1,63
41,0±0,6	41,0±0,6	36,4±0,7	42,5±1,02	37,5±0,96	32,2±1,63
17,9±0,3	17,4±0,2	16,7±0,2	18,8±0,7	18,9±0,31	17,7±0,33

жают содержание гликогена в печени, в связи с чем у них наблюдаются крупные размеры печени, что, вероятно, является признаком приспособления к переживанию тяжелых условий (в ур. Талдыбулак раньше заканчивается вегетация растений и уже в июне наблюдается засыхание растительного покрова). У молодых зверьков значения индекса печени с разных высот близки.

Закономерных изменений в длине кишечника у взрослых животных также не замечено. Наблюдается слабо выраженная тенденция уменьшения слепой кишки (особенно четко выраженная у группы *subadultus*) в верхних поясах гор, что может свидетельствовать об изменении характера питания. Как было показано выше, в питании серебристой полевки значительное место занимают зеленые части растений, луковицы.

Для изучения изменений размеров тела с изменением высоты были использованы полевки, добытые на высоте 1500, 2000 и 3000 *м*. Все зверьки были разделены на три возрастные группы: молодые, полувзрослые и взрослые. Сравнение проводилось по каждой группе. Вес и длина тела статистически не различаются у всех групп. Длина хвоста достоверно больше у полевок, обитающих на высоте 2000 и 3000 *м*. Задняя ступня у взрослых животных практически одинакова (табл. 3).

Для устранения ошибок при изучении некоторых экстерьерных признаков этих зверьков мы брали только взрослых животных, собранных в один и тот же сезон, летние и зимние отдельно.

Сравнение размеров черепа показало, что достоверных различий по этим признакам не наблюдается (табл. 4).

При сравнении экстерьерных признаков *Alticola roylei leucurus* из других точек ареала особых отличий не обнаружено (Гептнер, Россолимо, 1968).

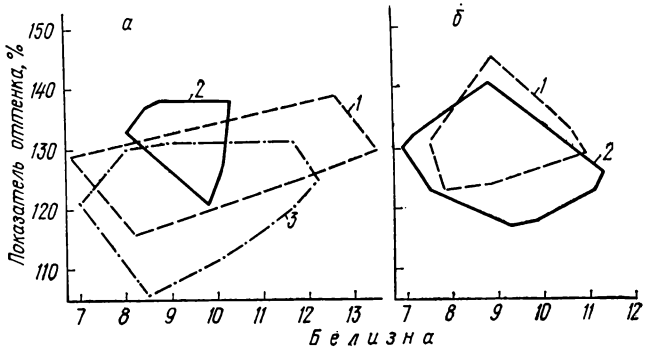
Сравнение показателей белизны и оттенка шкурки проводилось по группе полевок, отловленных летом на высоте 1500, 2000 и 3000 *м* и зимой на высоте 1500 и 2000 *м* (табл. 5). Анализ полученных данных показывает, что различия в белизне

Таблица 4

Краниологические показатели серебристой полевки, *мм*

Признак	Ур. Талдыбулак, 1500 м над ур. м			Ур. Кши-Каинды, 2000 м над ур. м			Ур. Кши-Каинды, 3000 м над ур. м		
	$M \pm m$	σ	C, %	$M \pm m$	σ	C, %	$M \pm m$	σ	C, %
Кондилобазальная длина черепа	26,28±0,18	1,13	4,31	26,11±0,19	0,96	3,68	26,92±0,32	1,30	4,82
Скуловая ширина	14,27±0,17	1,05	7,36	13,99±0,11	0,57	4,07	14,3±0,12	0,48	3,35
Высота черепа	9,50±0,11	0,68	7,16	9,28±0,16	0,78	8,41	9,78±0,27	1,12	11,45
Длина лицевой части черепа	14,77±0,12	0,77	5,21	15,02±0,16	0,78	5,19	15,6±0,19	0,78	5,0
Межглазничная ширина	4,04±0,02	0,15	3,71	4,06±0,02	0,11	2,71	3,99±0,03	0,13	3,26
Диастема	8,94±0,09	0,54	6,04	8,92±0,14	0,73	8,18	9,20±0,36	1,51	16,41
Длина верхнего ряда коренных зубов	6,03±0,03	0,16	2,65	6,08±0,03	0,14	2,30	5,78±0,27	0,23	3,98

между обитателями разных поясов по сезонам отсутствуют. Величина этого признака варьирует от 6,8 до 13,5 (см. рисунок, *а*). Разница в средних значениях этого показателя также несущественна. Средние значения показателя оттенка у полевок, живущих на высоте 1500 и 2000 *м*, летом не различаются. Шкурки обитателей верхнего пояса (3000 *м*) достоверно менее рыжеваты, чем шкурки животных из более низких мест. Зимой же и на высоте 2000 *м* серебристые полевки имеют значимо более низкий показатель оттенка, чем на высоте 1500 *м*. Однако интервалы величины признака в разных группах значительно перекрываются, т. е. наблюдается внутрипопуляционная изменчивость окраски, выражающаяся в постепенном уменьшении рыжих тонов с высотой; причем эта тенденция сохраняется и зимой, и летом (см. рисунок).



Колориметрическая характеристика окраски меха.
а — летние шкурки, *б* — зимние шкурки.
1 — с высоты 1500 *м*, *2* — с высоты 2000 *м*, *3* — с высоты 3000 *м*.

Таким образом, изучение морфологических особенностей серебристых полевок из разных высотных поясов Таласского Алатау показало очень незначительную внутрипопуляционную изменчивость окраски (показатель оттенка) и морфологическое сходство по основным размерам тела и черепа животных. Это может быть связано с относительной стабильностью условий обитания серебристых полевок в разных высотных поясах (каменистые россыпи).

Проведенное нами изучение экологических и морфофизиологических особенностей серебристой полевки в заповеднике Аксу-Джабаглы на крайнем участке ареала показало, что на северной границе ареала четких популяционных отличий от других популяций подвида нет. По своим размерам и особенностям серебристая полевка четко укладывается в подвид *Alticola roylei leucurus* Sev. (Громов, 1963; Гептнер, Россолимо, 1968).

Таблица 5

Показатели окраски серебристой полевки

№ п. п.	Высота над ур. м, *м*	Белизна			Показатель оттенка		
		M±	σ	*C*, %	*M*±*m*	σ	*C*, %
1*	1500	10,1±0,8	2,3	22,87	128±2	7	5,23
2	2000	9,1±0,3	0,8	9,12	132±2	6	4,24
3	3000	9,7±0,4	1,6	16,03	122±2	7	5,49
4	1500	9,1±0,3	1,0	10,88	132±2	6	4,77
5	2000	8,8±0,2	1,1	12,95	127±1	6	4,33

* 1, 2, 3 — летние; 4, 5 — зимние. Критерий достоверности различий в показателе белизны $t_{1-2} < 2$; $t_{2-3} < 2$; $t_{1-3} < 1$; $t_{4-5} < 2$. Критерий достоверности различий в показателе оттенка: $t_{1-2} < 2$; $t_{2-3}=4,16$; $t_{1-3}=2,14$; $t_{4-5}=2,38$.

Однако при изучении полевок различных высотных поясов заповедника выявлена внутрипопуляционная изменчивость по целому ряду признаков (морфофизиология, питание, размножение, численность и активность). Все это можно рассматривать как конкретную реакцию животных внутри одной популяции на специфические условия различных высотных поясов.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Барбашова З. И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1960.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М., «Наука», 1972.

Большаков В. Н., Яковлев Е. П. Интерьерные особенности мелких млекопитающих Памира. — Изв. АН Тадж. ССР, сер. биол., 1968, № 2 (31).

Гептнер В. Г., Россолимо О. Л. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевок рода *Alticola* Blanford, 1881. — Исследования по фауне Советского Союза. Изд-во МГУ, 1968.

Громов И. М. Отряд грызунов. — Млекопитающие фауны СССР. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Давыдов Г. С. Грызуны Северного Таджикистана. Душанбе, Изд-во АН Тадж. ССР, 1964.

Зимина Р. П. Закономерности вертикального распространения млекопитающих. М., «Наука», 1964.

Зимина Р. П., Меркова М. А. Экология тянь-шаньской мышовки в Северном Тянь-Шане. — Фауна и экология грызунов, вып. 6. М., 1960.

Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности географических форм существования вида и близких видов животных. — Бюлл. МОИП, 1954, т. 9, вып. 1.

Ковшарь А. Р. Птицы Таласского Алатау. — Труды Государственного заповедника Аксу-Джабаглы, вып. 3. Алма-Ата, «Кайнар», 1966.

Кузнецов Б. А. Звери Киргизии. М., 1948 (МОИП).

Минин Н. В. Эколого-географический очерк грызунов Средней Азии. Изд-во ЛГУ, 1938.

Обидина В. А. О зимнем размножении серебристой полевки в природных условиях. — Экология, 1972, № 6.

Петров Б. М. Экология грызунов западной части Чаткальского хребта и их значение на высокогорных пастбищах. Автореф. канд. дисс. Ташкент, 1961.

Петров Б. М. Материалы по экологии и практическому значению мышевидных грызунов Чаткальского горно-лесного заповедника. — Труды Чаткальского горно-лесного заповедника, 1965, вып. 2.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Природная и потенциальная интенсивность размножения двух видов азиатских горных полевок. — Acta theriologica, 1968, т. 13.

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

Тарасов П. П., Абрамова С. Г., Демидова Е. К. Высокогорная полевка и некоторые наблюдения над ее восприимчивостью к чуме. — Изв. Иркутского научн.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, 1949, № 7.

Токтосунов А. Грызуны Киргизии. Фрунзе, «Илим», 1958.

Федосенко А. К. Особенности экологии мышевидных грызунов Заилийского Алатау. — Труды Ин-та зоологии АН Казах. ССР, 1964, т. 23.

Чернышев В. И. К распространению и биологии высокогорной, или серебристой полевки в Таджикистане. — Докл. АН Тадж. ССР, 1956, вып. 16.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 11.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14.

Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей Microtus gregalis gregalis, M. gr. major и их помесей. — Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.

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

Шевченко В. В. Государственный заповедник Аксу-Джабаглы. — Труды Государственного заповедника Аксу-Джабаглы, вып. 1. Алма-Ата, «Кайнар», 1948.

Янушевич А. И,. Айзин Б. М., Кыдыралиев А. К., Умрихина Г. С., Федянина Т. Ф., Шукуров Э. Д., Гребенюк Р. В., Токобаев М. М. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе, «Илим», 1972.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

Е. С. Некрасов

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОЛЬШОГО СУСЛИКА НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (СРЕДНИЙ УРАЛ)

Исследование биологии различных видов животных на границе ареала интересно тем, что зачастую именно там у вида возникают новые особенности, позволяющие ему расселяться и успешно закрепляться на новых территориях. Изучение их имеет несомненное значение, так как дает новые фактические материалы для разработки теории ареала.

На Среднем Урале к видам, представляющим интерес с этой точки зрения, может быть отнесен большой суслик (*Citellus major* Pall), который, по литературным данным, за последнее столетие активно расселяется к северу. Этот вид во многих районах своего ареала в период высокой численности серьезно вредит сельскому хозяйству, поэтому на Среднем Урале изучение его приобретает и практический аспект. Биология большого суслика на этой территории практически не изучена, не установлена граница его распространения. Имеются лишь отдельные материалы о расселении и биологии этого вида (Сабанеев, 1874; Аргиропуло, 1931; Шварц и др., 1951; Павлинин, Шварц, 1957; Марвин, 1968, 1969; Амстиславский и др., 1968; Большаков и др., 1969).

Детальные исследования ряда авторов (Тихвинский, 1932; Попов, 1960; Артемьев, 1968) позволяют сравнить данные по биологии большого суслика в Поволжье (где проходит также северная граница ареала) с нашими данными.

Пробуждение. Наблюдениями в разных частях ареала установлено, что пробуждение большого суслика от спячки начинается с конца марта — начала апреля, когда местами еще лежит снег (Тихвинский, 1932; Бажанов, 1932; Шварц и др., 1951; Попов, 1960; Артемьев, 1968; Марвин, 1968). Сроки пробуждения определяются погодными условиями весеннего периода. По нашим данным, выход зверьков из нор на Среднем Урале про-

Таблица 1

Фенология и продолжительность периодов жизни большого суслика (Свердловская область)

Периоды жизни	Год			
	1969	1970	1971	1972
Начало выхода из нор после спячки, 1-й суслик	6.IV	25.III	10.IV	1.IV
Выход последнего суслика . .	16.IV	13.IV	24.IV	18.IV
Массовый выход суслят на поверхность . . .	4.VI	30.V—6.VI	8.VI—16.VI	1.VI—7.VI
Выход последнего выводка . .	—	3.VII	2.VII	28.VI
Начало расселения	11.VI	8.VI	15.VI	10.VI
Уход в спячку самцов (старых)	—	25.VI—3.VII	27.VI—4.VII	26.VI—2.VII
Уход в спячку яловых самок .	—	4.VII	—	—
Уход в спячку самцов (возраст 1,5 года)	—	9.VII	13.VII—16.VII	10—17.VII
Уход самок . . .	—	Начало 12.VII, конец 29.VII	22.VII и 23.VII	16.VII, 26.VII
Уход молодых, последний суслик	—	22.VIII	6.IX	28.VIII

исходит в основном в первой половине апреля. За четырехлетний период (1969—1972 гг.) наиболее ранний выход после спячки наблюдался 25 марта 1970 г., а наиболее поздний — 10 апреля 1971 г. Период выхода первых сусликов, по наблюдениям разных лет, растянут на 10—15 дней (табл. 1).

Сроки появления сусликов после спячки в районе наших исследований совпадают с таковыми для Куйбышевской области (Артемьев, 1968), Татарской АССР (Попов, 1960) и северных районов Кустанайской области (наши данные).

Первыми выходят старые самцы, затем старые самки и молодые самцы, последними молодые самки-сеголетки. Период пробуждения между старыми самцами и молодыми самками составляет 7—14 дней. Старые самцы выходят из нор с появлением первых проталин, т. е. практически при сплошном снеговом покрове. В поисках самки они бегают по снегу, протаптывая целые тропы и удаляясь от норы до 800 *м*. Молодые

Таблица 2

Вес тела большого суслика в период гона, *г*

Место сбора материала	Величины	Самцы	Самки
Куйбышевская область (по Артемьеву, 1968)	Средние	556	438
	Минимальные	370	295
	Максимальные	712	639
Свердловская область (данные наши)*	Средние	590	434
	Минимальные	355	300
	Максимальные	805	670

* Самцов — 128, самок — 185.

самки (первогодки) выходят из нор, когда полностью сходит снег.

В районе, исследованном нами, суслики выходят из нор достаточно упитанными, с наличием подкожного и внутреннего жира (подробно об этом см. в разделе «Спячка»). Особенно характерно это для самцов старшей возрастной группы (2—4 года). Они имеют значительно больший вес по сравнению с самками и молодыми самцами. В табл. 2 представлены вес тела самцов и самок большого суслика на Среднем Урале в момент выхода из нор после зимней спячки и аналогичные показатели, приведенные Ю. Т. Артемьевым (1968) для Куйбышевской области, где также проходит северная граница ареала этого вида.

Наряду с хорошо упитанными, встречаются отдельные особи (около 5%) с очень низким весом тела. Как нами установлено, это особи в возрасте около 10 месяцев из поздних выводков.

Размножение. Гон у большого суслика начинается сразу после выхода самок (Бажанов, 1932). В это время у самцов наибольший вес семенников (сперматогенез, как и у других видов рода, заканчивается еще до выхода из спячки). Спаривание происходит не только близ норы (Бажанов, 1948), но и в норе (наши наблюдения). Интересно отметить, что все случаи спаривания, наблюдаемые нами, проходили с 17 до 20 *ч*.

Рождение молодняка у большого суслика происходит с конца апреля до конца мая. В Актюбинской области с конца апреля до 20 мая (Поляков, 1941; Беляев, 1955; Слудский и др., 1969); в Оренбургской области 10—20 мая (Бажанов, 1948); в южных районах Татарии 7—22 мая (Тихвинский, 1932; Попов, 1960); в Куйбышевской обл. в первой — второй декаде мая (Артемьев, 1968). По нашим наблюдениям, в Комсомольском районе Кустанайской области в 1970 г. первые родившие самки встречались с 3 мая, а в 1971 г.— с 12 мая.

На Среднем Урале (Сысертский район Свердловской области) в 1970 г. гон начался 8—10 апреля, с выходом первых

самок. У двух самок, добытых 25 и 26 апреля, длина эмбриональных пузырей доходила до 20 *мм* при ширине 18 *мм*. Две другие самки, пойманные 20 апреля, родили в виварии 4 и 6 мая. После 10 мая встречались только единичные беременные самки.

В 1971 г. снег в окрестностях г. Свердловска сошел значительно позже, чем в предыдущем году. В этом году первая самка с эмбрионами была добыта нами 25 апреля; число эмбрионов было равно 11, их размеры: длина 8 *мм*, ширина 5 *мм*. У трех самок, отловленных 28 апреля, размеры эмбрионов доходили до 11 *мм* в длину и 9 *мм* в ширину. Пойманные 3 мая три самки родили в виварии 15, 18 и 23 мая.

В 1972 г. первая самка, добытая 24 апреля, имела 10 эмбрионов размером 4,5×4,0, а из двух самок, пойманных 26 апреля, одна имела 12 эмбрионов размером 14×16, а вторая 9 эмбрионов размером 10×12 *мм*. Первая родившая самка обнаружена 11 мая.

Таким образом, массовое рождение молодняка в условиях Среднего Урала происходит с 4 по 23 мая. В пределах одного сезона массовое рождение молодняка растянуто на 11—14 дней. Следовательно, гон у большого суслика по продолжительности составляет столько же дней. Об этом же говорят и наши данные по изменению веса семенников. У большого суслика нормальный вес семенников в июне — июле 200—220 *мг*, а наибольший — во второй декаде апреля, 1000—1200 *мг*. К концу апреля вес семенников начинает уменьшаться. Особенно заметное снижение веса семенников наблюдается в первых числах мая. Так, в 1972 г. за первые 6 дней мая вес семенников уменьшился вдвое. В это же время наблюдается падение активности самцов.

Однако в районе наших исследований встречаются единичные особи как самок, так и самцов, которые не готовы к размножению. Они отличаются от других как по окраске, так и по поведению: не перелинивают к моменту залегания в спячку и весной имеют летний наряд темно-серого цвета. Такие особи проявляют половую активность не в период массового гона, а значительно позже.

На контрольном участке в 1972 г. была обнаружена самка, которая принесла приплод 8—9 июня; следовательно, беременность у нее наступила 14—15 мая, когда у большинства самок проходили роды.

В 1970 г. отмечены две самки, родившие 26 мая и 1 июня, в 1971 г. также две самки, родившие 4 и 10 июня, а в 1972 г. три самки (детеныши родились 26 мая, 30 мая и 6 июня). По литературным данным, отмечены случаи нахождения маленьких детенышей в августе и даже в сентябре (Бажанов, 1932). Сопоставление сроков спаривания и появления молодых как в природе, так и в виварии показывает, что продолжительность беременности у большого суслика составляет 23 дня. По литератур-

ным данным, беременность длится от 22 (Попов, 1960) до 25 дней (Бажанов, 1932; Тихвинский, 1932).

Таким образом, сроки размножения у большого суслика на Среднем Урале совпадают с таковыми для Куйбышевской области, для районов Южного Урала, Северного Казахстана (Комсомольский район), Татарской АССР. В более южных районах ареала (Актюбинская область) размножение начинается на 8—10 дней раньше.

Известно, что исследуемый вид среди сусликов наиболее плодовитый (Тихвинский, 1932). Показателем плодовитости может служить число сосков, которое у большого суслика составляет 12—17 (в среднем этот показатель для разных районов колеблется от 14,5 до 15,1). Одна из добытых нами самок имела 18 сосков.

Количество эмбрионов у самок, по литературным данным, колеблется от одного до семнадцати (Бажанов, 1931; Тихвинский, 1932; Поляков, 1941; Попов, 1960; Артемьев, 1968; наши данные). В различных районах ареала этого вида среднее число эмбрионов и плацентарных пятен, приходящихся на одну самку, может заметно отличаться: от 8 до 11,5 (табл. 3). На северной границе ареала (Свердловская область) это число колеблется от 4 до 15, составляя в среднем (по четырехлетним данным) 10,7. В разные сезоны этот показатель различен: так, в 1970 г. среднее количество эмбрионов на одну самку составило 11,4, в 1971 г.— 10,7, в 1972 г.— 10,6. Многие авторы (Лавровский, Шатас, 1948; Алимбаев, 1966) связывают колебания этого показателя с изменением возрастной структуры популяции. Отмечается, что самки старшей возрастной группы имеют больше суслят. Наши данные подтверждают это. Так, после суровой зимы 1969 г., когда выжили только самки старшей возрастной группы, количество молодых в выводке составило 8—12 штук.

Как указывалось выше, количество эмбрионов неодинаково в различных районах ареала. Подтверждено это и нашими данными. В конце мая — начале июня 1971 г. мы провели отлов самок в Свердловской (Сысертский район) и в Кустанайской области (Комсомольский район) для сравнения интенсивности размножения, определяющей динамику численности сусликов (Тихвинский, 1932; Поляков, 1961).

В Сысертском районе отловлено 49 самок, в Комсомольском районе 36. При сравнении плодовитости их (подсчетом эмбрионов и плацентарных пятен) оказалось, что этот показатель выше у самок из Сысертского района (Свердловская область) — 10,7 против 9,5 у самок из Северного Казахстана (см. табл. 3). Процент прохолостания самок в Комсомольском районе был 29,8 против 6 в Сысертском районе. Эмбриональная смертность у большого суслика в Свердловской области невысока. Так, в 1971 г. обнаружены только две самки (из 29 отловленных),

Таблица 3

Плодовитость большого суслика в различных частях ареала

Место сбора	Число исследованных животных	Количество эмбрионов на одну самку			Источник
		минимальное	максимальное	среднее	
Куйбышевская область	11	5	15	10,3	Бажанов, 1931
Оренбургская область	—	3	16	чаще 8	Бажанов, 1932
Татарская АССР	113	4	14	8,6	Тихвинский, 1932
Татарская АССР	21	5	16	9,3	Попов, 1960
Окрестности г. Актюбинска	—	3	14	8—7	Поляков, 1941
Актюбинская область, Джурунский район	—	3	17	чаще 10—12	Беляев, 1955
Башкирская АССР	17	4	16	11,5	Никифорук, 1937
Актюбинская область, Мартукский район	200	6	17	10,5	Слудский и др. 1969
Куйбышевская область, Богатовский район	124	1	16	10,4	Артемьев, 1968
Свердловская область	49	4	15	10,7	Наши данные, 1971 г.
Кустанайская область, Комсомольский район	26	3	13	9,5	Наши данные, 1971 г.

у которых было 3—4 резорбирующих эмбриона. Так же, как и в центральных районах, в Свердловской области встречаются чаще выводки, состоящие из 7—12 суслят (табл. 4). По данным М. Я. Марвина (1969), количество молодых в выводке от 3 до 16, чаще 8—9. Таким образом, большой суслик на северной границе ареала (Свердловская область) имеет более высокую интенсивность размножения по сравнению с другими районами.

По данным В. И. Тихвинского (1932) и В. С. Бажанова (1948), суслята родятся голыми с весом тела 6—7 *г*, длиной тела 49 *мм* и длиной ступни 8,5 *мм*. В табл. 5 приведены данные наблюдений за ростом и развитием 23 суслят из Свердловской области (родились в виварии) с момента рождения до 25-дневного возраста (выход на поверхность). Вес тела родившихся суслят в среднем 9,5 *г* (9—10,4 *г*), длина тела 59,3 *мм* (58—62), длина ступни 8,1 *мм* (8,0—8,2).

Следовательно, суслики из Свердловской области приносят более крупное по размерам потомство, чем их сородичи из центральных районов ареала. Подобное явление обнаружено

Таблица 4

Количество детенышей в помете и число встреч выводков

Центральные районы (Бажанов, 1948)		Свердловская область (наши данные)	
Количество детенышей в помете	Число встреч, % от общего количества	Количество детенышей в помете	Число встреч, % от общего количества
3	Единично	3	Единично
5	12	4	Единично
8	22	5	Единично
9	20	6	7
10	18	7	20
14	8	8	26
15	4	10	13
16	Единично	11	13
		12	20

для длиннохвостого суслика Якутии (Винокуров, 1970) и для сусликов Америки (Mayer, Roche, 1954; Mysacchia, 1958).

Новорожденные суслята различных районов отличаются и по темпам развития в период лактации (см. табл. 5). Так, в возрасте 15 дней суслята из Оренбургской области имели вес 51,6 *г*, у них начали прорезаться резцы (Бажанов, 1948). Суслята из Свердловской области в этом возрасте имеют средний вес 68,5 *г*, а нижние резцы у них составляют 1,2 *мм*. На 18-й день у сусликов открываются глаза, а в возрасте 21 день весь выводок становится зрячим. Суслята в этом возрасте имеют средний вес 101,3 *г*, длину тела 150 *мм*, ступни 32 *мм*, нижние резцы 3,5 *мм*, а верхние только что прорезаются. Суслята из Оренбургской области в этом возрасте имеют вес 83—90 *г*. В. С. Бажанов (1948) отмечает, что суслята растут и развиваются неравномерно, отставание отдельных особей одного помета составляет до 50%.

В районе наших исследований также встречаются случаи отставания в росте, но это характерно не для всех пометов. Как правило, в каждом втором помете можно обнаружить одну, очень редко две особи, отстающие в росте. В момент рождения отстающий сусленок имеет вес на 10—20% меньше среднего веса выводка (лабораторные наблюдения). Мы проследили за развитием двух самцов из одного выводка (родились в виварии) с момента рождения до ухода в спячку (табл. 6). Разница в весе в момент рождения составляла 15,3%. В течение первых 10 дней наблюдалось некоторое увеличение этой разницы (до 19,8%), а затем эта разница в весе сохранялась до момента ухода в спячку (20,2%).

Таблица 5

Развитие детенышей большого суслика до вероятного конца лактации

Описание признаков	Количество	Приблизительный возраст, дни	Вес, *г*	Длина тела, *мм*	Длина ступни, *мм*	Длина хвоста, *мм*
Кожа голая, верх тела темнопигментированный, слепые, зубов нет, появляются вибрисы	23	Новорожденные	9,5 * / 9,0—10,4	59,3 / 58—62	8,5 / 8,0—8,2	10,8 / 10,5—11,0
Волосяной покров на спине и боках редкий, длина вибрис — 4 *мм*, легкий пушок на голове (сверху и снизу), низ светлый	23	5	22,6 / 20,9—24,4	85,0 / 83—88	12,0 / 11,6—12,5	14,0 / 13—15
Четко виден полосатый рисунок на спине. Хорошо видны рыжие пятна под глазом. Длина вибриса 8 *мм*, брюшко голое. Начинает распушаться хвост	23	10	46,3 / 42,7—49,5	115 / 112—117	21,1 / 20,8—21,6	24,3 / 22—25
Резцы (нижние уже прорезались) высота их 1,2 *мм*. Длина вибрис 12 *мм*. Хорошо видна складка, образующая ушные раковины	23	15	68,5 / 64,2—70,4	139 / 136—141	26,5 / 25,5—27,0	33,5 / 29—36
Начинают открываться глаза	23	18—19	—	—	—	—
Резцы нижние 3—5 *мм*, верхние только что прорезались. Прозрели. Окраска характерна для взрослого, прорезаются коренные зубы	23	21	101,3 / 96—106	150 / 144—152	32,0 / 30,5—32,5	
Верхние резцы 1,5 *мм*, нижние 5 *мм*	23	26	154,5 / 139—164	175 / 169—178	41,0 / 40—42	48,0 / 46—49

* В числителе — среднее, в знаменателе — пределы колебаний.

Выход суслят из нор в Свердловской области происходит в возрасте 21—24 дня. По нашим данным, вес только что вышедших из норы суслят колеблется в пределах 93—145 *г*. Время выхода определяется конкретными условиями, сложившимися в момент прозревания суслят.

Так, нами замечено, что, если в момент прозревания стоит дождливая погода, суслята выходят в возрасте 21—22 дня и весят не более 100 *г*, что, по-видимому, связано с недостатком молока у самки (в дождливую погоду самки отсиживаются в запасных норах); причем выходят не все, а только те, которые прозрели первыми,— весь выводок появляется, как правило, на следующий день после выхода первых.

Если погода благоприятствует нормальному питанию самки, то суслята выходят на поверхность в возрасте 23—24 дня и весят в пределах 120—145 *г*. Как правило, выход происходит дружно, в течение нескольких часов. Отличаются суслята этих выводков и по поведению. Суслята из выводков, вышедших на 21-й день, сразу же принимаются за еду, а суслята, вышедшие в нормальные сроки, первый день почти не едят: сидят около норы, играют и наблюдают за матерью. Отличаются суслята и по упитанности. У первых в момент выхода отсутствует полостной жир (хотя, по нашим наблюдениям, у суслят уже в возрасте 10 дней имеется полостной жир до 500 *мг*), а у вторых в момент выхода количество полостного жира равно 1,5—2 *г*.

Сроки выхода прибылых зверьков подвержены значительным колебаниям в зависимости от географического района. В Уральской и Актюбинской областях выход детенышей из выводковой норы происходит в начале или середине третьей декады мая, а массовый выход в последних числах мая и в пер-

Таблица 6

Изменение веса суслят от момента рождения до спячки

Возраст, дни	Вес суслят (самцы), *г*		Разница в весе, *г*	Разница в весе, %
	№ 1	№ 2		
При рождении	8,3	9,8	1,5	15,3
5	19,8	23,6	3,8	16,1
10	38,8	48,4	9,6	19,8
15	56,3	69,9	13,6	19,5
20	82,0	106,0	24,0	20,2
25	117,0	149,0	32,0	20,1
33	225,0	295,0	70,0	20,3
95	530,0	680,0	150,0	21,2

вой пятидневке июня (Беляев, 1955; Слудский и др., 1969).

В Татарской АССР в 1931 г. массовый выход суслят наблюдался со 2 по 10 июня (Тихвинский, 1932). В Богатовском районе Куйбышевской области в 1962 г. выход начался 25 мая, а в 1964 г.— 5 июня (Артемьев, 1968), в Сысертском районе Свердловской области — с 1 по 4 июня (Марвин, 1969). По нашим наблюдениям, наиболее ранний выход суслят зарегистрирован 29 мая 1970 г. Массовый выход сусликов, по многолетним наблюдениям, происходит с последних чисел мая до середины июня. В одном сезоне массовый выход суслят происходит в течение 8—10 дней. Наиболее поздний выход суслят зарегистрирован в 1970 г.— 3 июля (см. табл. 1).

Расселение молодых. Вскоре после выхода из норы суслята начинают есть траву и приблизительно неделю продолжают сосать мать (Тихвинский, 1932; Бажанов, 1948; наши наблюдения).

В Свердловской области активность суслят в первые дни после выхода на поверхность приблизительно на 2 *ч* меньше взрослых сусликов. Во время кормления молодые животные уходят от норы не дальше одного метра. В последующие дни они начинают выходить на поверхность вместе со взрослыми, радиус деятельности увеличивается. Это хорошо заметно по съеденной вокруг норы траве. Из-за недостатка корма вблизи норы суслята с каждым днем расширяют зону деятельности. Так, на четвертый — пятый день суслята кормятся уже в 4—6 *м* от норы, а единичные особи уходят еще дальше. Резко возрастает подвижность суслят, весь день они находятся на поверхности и только в случае опасности уходят в нору.

Расселение суслят происходит в возрасте 35—40 дней (Беляев, 1955). В Актюбинской и Уральской областях расселение начинается во второй пятидневке июня и в основном заканчивается к концу второй декады этого месяца. В это время вес суслят 160—180 *г*, а длина тела 185—210 *мм* (Слудский и др., 1969). В Татарской АССР начало расселения — вторая декада июня, а окончательное расселение происходит в начале июля (Тихвинский, 1932).

В районе наших исследований расселение суслят начинается на 6—8-й день после выхода на поверхность. Вес их в среднем составляет 195 *г*, длина тела 200 *мм*. К этому времени самка живет в отдельной норе. В момент расселения наблюдаются изменения в поведении молодых сусликов: резко возрастает подвижность, они становятся возбужденными, часто подергивают хвостом. Расселение суслят идет в два этапа.

Первый этап — расселение по индивидуальному участку матери, где суслята занимают защитные норы, выкопанные самкой. В одной норе суслята подолгу не остаются, постоянно перебегают от одной норы к другой, собираясь иногда по несколько штук. Это наблюдается в течение всего светового дня.

Вечером суслята собираются к выводковой норе и перед уходом в нору кормятся вместе. Так продолжается 2—3 дня. На девятый — десятый день часть суслят уже не возвращается к выводковой норе. В последующие дни выводок полностью распадается, хотя иногда можно заметить, что в одной норе находятся по 2—3 особи.

Второй этап расселения начинается с того, что на 12—13-й день молодые самцы (в это время они более активны, чем самки), а затем часть самок начинают покидать выводковый участок. Как правило, такие суслята уже не возвращаются ночевать в свою нору на выводковом участке, а занимают свободную за его пределами. В. А. Попов (1960) также отмечает более высокую активность самцов в момент расселения молодых.

В этот период почти в каждой норе можно заметить суслика. Появляются мелкие покопки — молодые суслики пытаются рыть норы. На 18—19-й день после выхода суслят резко сокращается количество их на контрольном участке, причем сначала исчезают самцы, а затем самки. Так, к концу июня 1972 г. из семи выводков на поле осталось 10 суслят (8 самок и 2 самца). Вес суслят в это время был в среднем 400 *г*, а длина тела 235 *мм*.

Таким образом, на Среднем Урале расселение начинается со второй декады июня и заканчивается в третьей декаде июля. Расселение суслят начинается в возрасте 30—35 дней.

Спячка. В пределах ареала сроки залегания сусликов в зимнюю спячку отличаются незначительно. По данным В. С. Бажанова (1947), в Оренбургской обл. старые самцы впадают в спячку во второй половине июня. В Куйбышевской области самцы уходят в спячку с начала июня до середины июля, самки — с начала и до конца июля, молодые — с середины августа до конца сентября. Период активности у самцов составляет 60—95 дней, а самок 95—115 дней, у молодых сусликов 70—100 дней (Артемьев,1968). В южных районах ареала (Казахстан) взрослые самцы уже в первой декаде июня в подавляющей массе находятся в спячке. В третьей декаде июня они вообще перестают появляться на поверхности (Слудский и др., 1969). В Татарской АССР суслики залегают в конце июня (Тихвинский, 1932). В Свердловской области, по сведениям М. Я. Марвина (1969), суслики залегают в июле — августе. По нашим данным, взрослые самцы залегают в спячку с третьей декады июня до конца второй декады июля. Наиболее ранний уход в спячку зарегистрирован 25 июня 1970 г., а наиболее поздний уход (уход последнего суслика) — 17 июля 1972 г. (см. табл. 1).

Период залегания в сезоне длится около 20 дней. Такая продолжительность залегания самцов в спячку объясняется тем, что суслики разного возраста залегают в разные сроки. Первыми залегают старые самцы (двух- и четырехгодовалые), а последними — годовалые. В 1972 г. первый суслик (возраст

Таблица 7

Продолжительность спячки и активного периода сусликов разного возраста (Свердловская область)

Пол и возраст сусликов	Дата ухода в спячку в 1971 г.	Дата выхода после спячки в 1972 г.	Дата ухода в спячку в 1972 г.	Длительность спячки, дни	Длительность активного периода, дни
Самец № 1, 3 года	29.VI	5.IV	28.VI	280	85
Самец № 3, 1 год	16.VII	6.IV	10.VII	264	96
Самка № 4, 1—2 года	25.VII	8.IV	18.VII	258	102
Самка № 14, 3,5 месяца	20.VIII	18.IV	29.VII	242	103
Молодой суслик № 6, родился 14 мая 1972 г.	—	Вышел на поверхность из норы 7.VI	20.VIII	—	75

3 года) ушел в спячку 28 июня. Из пяти молодых самцов (возраст 1 год 2 месяца) первый ушел 10 июля, а последний — 17 июля. Продолжительность активного периода у старых самцов составляет 83—90 дней, а у первогодков 95—105 дней. В табл. 7 приведены точные сроки ухода в спячку, выхода весной и длительность активного периода в 1971—1972 гг. для пяти сусликов разного возраста и пола.

Интересно отметить, что сроки залегания сусликов на северной границе (Свердловская область) и в центре ареала (в Кустанайской области) совпадают. Так, в 1971 г. с 1 по 10 июня в Кустанайской области нами было отловлено 19 самцов большого суслика. Основная масса (за исключением одного, вес 1120 *г*) находились в стадии подготовки к спячке, о чем говорят их вес и жировые запасы. Вес самцов в среднем был равен 740 *г*, количество жира от 1,5 до 100 *г*. Маленький вес и сравнительно незначительные запасы жира говорят о том, что большинство самцов еще находится в состоянии подготовки к спячке, и, по всей вероятности, она наступает не раньше конца июня.

Таким образом, продолжительность активного периода и спячки у самцов большого суслика совпадают во всех частях ареала. В момент ухода самцов в спячку их вес достигает 1000—1250 *г* (Поляков, 1974). Средний вес залегающих в спячку самцов в Куйбышевской области 1050 *г* (Артемьев, 1968). По нашим данным, самцы в возрасте старше года дости-

гают веса 1100—1320 *г* (средний вес 1180 *г*). В этот период самцы резко снижают активность, очень осторожны, кормятся вблизи норы и в случае малейшей опасности затаиваются или уходят в норы.

Самки впадают в спячку с начала второй декады июля до конца месяца. Уже в конце июня встречаются самки весом 1000—1080 *г*. Наиболее поздний уход самки наблюдался 29 июля 1970 г. Период активности самок 95—110 дней.

Молодые суслики впадают в спячку со второй декады августа до первых чисел сентября включительно. Так, в 1970 г. суслики ушли в спячку до 24 августа, в 1971 г. до 6 сентября, а в 1972 г. до 28 августа. Интенсивность ухода в спячку молодых сусликов определяется погодными условиями. При теплой осени (например, в 1971 г.) суслики уходят в спячку постепенно, и этот период составляет 20—25 дней; в случае дождливой погоды в августе суслики залегают очень дружно.

Продолжительность активного периода у сеголеток 70—90 дней. В момент ухода в спячку молодые суслики достигают веса 520 —870 *г*, средний вес 650 *г*.Вес самцов больше,чем самок. Самая крупная самка весила 610 *г*, а самый крупный самец 870 *г*.

Перед спячкой суслики, как известно, накапливают значительное количество жира. В районе нашего исследования взрослые самцы накапливают до 350—400 *г* подкожного и внутреннего жира, что составляет около 27—30% от общего веса (1300 *г*). У самцов первогодков при весе 800—870 *г* жир составляет до 180 *г*, что соответствует 20% от веса тела.

Весной после спячки самцы выходят с некоторым запасом жира от 10 до 94 *г*, что составляет около 7% от веса тела животного. Самки весной также имеют запас жира от 18 до 48 *г*. Этот жир расходуется сусликами в период гона. Особенно большое значение имеют запасы жира для самцов в условиях Среднего Урала, так как самцы выходят при сплошном снеговом покрове. Суслики старше возрастной группы теряют за зиму около 30% от веса тела, а первогодки до 42—49%.

У нас имеются точные данные по отдельным особям. Так, молодая самка-первогодок (№ 14) ушла в спячку 20 августа 1971 г. при весе 520 *г*, вышла из спячки 18 апреля 1972 г. и имела вес 300 *г*. Таким образом, за 243 дня спячки она потеряла 220 *г*, что составляет 42,3% первоначального веса. Взрослый самец (3 года) ушел в спячку при весе 1220, а вышел из спячки при весе 805 *г*; за 280 дней спячки он потерял 415 *г*, что составляет приблизительно 34% от веса тела. Минимальное количество жира у сусликов наблюдается в первой половине мая.

Для сравнения приводим сведения по другим видам сусликов. По данным А. А. Слудского и др. (1969), старые самцы желтого суслика после спячки имеют от 80 до 90 *г* жира, в

июне 220—270 *г*, а в момент залегания в спячку количество жира составляет около 20% от веса тела. По данным Ю. А. Артемьева (1968), в Куйбышевской области большой суслик теряет за время спячки до 46%, а малый до 48% от веса тела.

Внутренний и наружный жир расходуется неравномерно в различные периоды спячки. Так, установлено (Fisher Kenneth, 1964; Groudums и др., 1966; Pengelley, Kelly, 1966; Ипатьева, 1967), что у всех сусликов спячка прерывается спонтанными пробуждениями.

По данным Н. В. Ипатьевой (1967), самая большая длительность непрерывной спячки у большого суслика 18 дней, продолжительность пробуждений в среднем составляет 18 *ч*. На длительность периода спячки оказывают влияние температурные условия, пол и возраст сусликов, их упитанность. Наименьшая продолжительность бодрствования была отмечена у молодой самки, наибольшая — у взрослых самцов. В течение одного пробуждения суслик теряет от 7,1 до 15,9 *г*, а во время спячки вес тела снижается только на 0,07—0,16 *г* в сутки. За период спячки в условиях эксперимента суслик теряет от 250 (самки) до 330 *г* (самцы) жира. Это подтверждается и нашими данными.

Таким образом, сроки залегания в спячку большого суслика на Среднем Урале совпадают со сроками залегания в центральной и западной части его ареала. Можно предположить, что совпадение сроков залегания в разных районах обусловливается эндогенными физиологическими ритмами, выработанными в условиях степного ландшафта.

Итак, по важнейшим биологическим показателям, таким, как начало пробуждения, сроки размножения, начало расселения и уход в спячку, суслики оказались удивительно «консервативными», не обнаружили популяционных различий между животными северных и центральных районов ареала.

ЛИТЕРАТУРА

Алимбаев Р. А. Большой суслик в Кустанайской области.— Вестн. с.-х. науки, 1966, № 4.

Амстиславский А. З., Береговой В. Е., Большаков В. Н., Гашев Н. С., Добринский Л. Н., Ищенко В. Г., Оленев В. Г., Павлинин В. Н., Покровский А. В., Шварц С. С. Новые данные о распространении позвоночных животных на Урале и в Зауралье. — Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, вып. 2. Свердловск, 1968 (Урал. фил. АН СССР).

Артемьев Ю. Т. Материалы по экологии и динамике численности малого и рыжеватого сусликов. — Природные ресурсы Волжско-Камского края. Изд-во Казанского гос. ун-та, 1968, вып. 2.

Аргиропуло А. И. Определитель грызунов Уральской области и соседних районов. М. — Л., Сельхозгиз, 1931.

Бажанов В. С. Отчет по изучению биоэкологии рыжеватого суслика. Куйбышев, 1931.

Бажанов В. С. Рыжеватый суслик и меры борьбы с ним. М. — Самара, ГИЗ, 1932.

Бажанов В. С. Летняя спячка большого суслика (*C. major* Pall.). — Докл. АН СССР, нов. сер., 1947, т. 58, № 8.

Бажанов В. С. Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика (*Citellus major* Pall). — Зоол. ж., 1948, т. 27, № 6.

Беляев А. И. Суслики Казахстана. — Труды Республиканской станции защиты растений, т. 2. Алма-Ата, 1955.

Большаков В. Н., Данилов Н. Н., Зубцовский Н. В., Оленев В. Г., Рябинцев В. Н., Стадухин О. В., Шишмарев В. М. Новые данные о распространении позвоночных животных на Урале и в Зауралье. — Материалы Отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, вып. 3. Свердловск, 1969 (Урал. фил. АН СССР).

Винокуров В. Н. Опыт изучения некоторых эколого-морфологических особенностей длиннохвостых сусликов Якутии. Автореф. дисс. Томск, 1970.

Ипатьева Н. В. Приспособление различных видов сусликов к температурным режимам спячки. — Рефераты докладов III Всесоюзного совещания по экологии, физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск, 1967.

Лавровский А. А., Шатас Я. Ф. Причины колебания плодовитости малого суслика (*Citellus major* Pall). — Фауна и экология грызунов, вып. 3. М., 1948 (МОИП).

Марвин М. Я. Определитель грызунов Урала. Свердловск, 1968.

Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала, вып. 1. Свердловск, 1969.

Никифорук К. С. О биологии и вредности сусликов Башкирской АССР. — Защита растений, 1937, № 14.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. К вопросу о границах распространения некоторых видов грызунов на Урале. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1957, вып. 8.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960.

Поляков И. Я. Экологические особенности малого и рыжеватого сусликов. — Вестн. защ. раст., вып. 1. Л., 1941.

Поляков И. Я. Вредные грызуны и борьба с ними. М. — Л., Сельхозиздат, 1961.

Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М., 1874 (МОИП).

Слудский А. А., Варшавский С. Н., Исмаилов М. И., Капитонов В. И., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата, «Наука», 1969.

Тихвинский В. И. Биология рыжеватого суслика. — Уч. зап. Казанского гос. ун-та, 1932, вып. 2.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала. Свердловск, ОГИЗ, 1951.

Fisher Kenneth C. On the mechanism of periodic aronsal in the hiberhating ground squirrel.— Sar. AJV, 1964, N° 71.

Groudums E. I., Spencer W., Dempster G. The hibernation cycle and related changes in the brown fat tissue of Citellus laterralis — J. Cellular Physiol., 1966, vol. 67, N 3.

Mayer W., Roche E. Developmental patternes in the Barrow ground squirrel Spermophylus undulatus barrowensis.— Growth, 1954, vol. 18, N° 1.

Mysacchia X. J. Observation on a new boin litter of Citellus undulatus.— J. Mammology, 1958, vol. 39, N 4.

Pengelley E. T., Kelly K. H. A circannian rhythm in hibernating species of the genus Citellus with observations on their physiological avelution.— Compar. Biochem. a. Physiol., 1966, vol. 19, N 3.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ 1975

Л. П. Шарова

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗЕМЛЕРОЕК (РОД *SOREX*) СТЕПНЫХ БОРОВ ЗАУРАЛЬЯ И КАЗАХСТАНА

Землеройки издавна привлекали внимание ученых, с одной стороны, как одна из наиболее древних и примитивных ветвей плацентарных млекопитающих. С другой стороны, эта группа, являясь широко распространенной и достаточно многочисленной, играет важную роль в биоценозах. Однако до сих пор землеройки остаются одной из слабо исследованных групп нашей фауны, хотя в последние годы изучению систематики и экологии бурозубок (род *Sorex)* уделяется большое внимание (Карасева, Ильенко, 1960; Юдин, 1962, 1965, 1969, 1971, 1973; Ревин, 1968; Гуреев, 1971). Недостаточно изучены видовой состав, биологические особенности и изменчивость бурозубок лесных районов Урала и прилегающих районов. Сказанное относится, в частности, к степным борам Зауралья и Казахстана — своеобразным районным группировкам.

Сосновые боры Кокчетау-Мунчантинского района Кокчетавской области с типом рельефа — низкогорье, а Баянкаркаралинского (Карагандинская область) — горные возвышенности с крутизной склонов, обнаженными вершинами. Неоднородность степных боров в рельефе и климате обусловлена тем, что они расположены в пределах смежных зон южной лесостепи Западно-Сибирской низменности и разнотравно-ковыльно-типчаковой степи в комплексе с солончаками. Островные боры Казахстана произрастают в пределах подзоны сухих степей. Здесь сохранился ряд участков реликтовой растительности бореального характера. Кроме сосны, встречаются северные виды растений: грушанка крупнолистая, рамишия однобокая, одноцветка одноцветковая, зимолюбка зонтичная, а на болотах и заболоченных местах — пушица узколистая, камыш лесной, осока буроватая, осока бледноватая, осока мешочковая (Грибанов, 1960).

Имеется лишь несколько работ о распространении бурозубок в лесостепных районах Урала и Зауралья (Шварц и др., 1951; Шварц, 1955, 1962).

Материал по видовому составу и морфологическим особенностям бурозубок степных боров собран нами летом 1973 г. во время экспедиционных работ в Каркаралинском бору (Карагандинская область), в бору Кокчетавской области (станция Черноярка), а также в Джабык-Карагайском и Брединском борах юга Челябинской области. В июне — июле давилками отловлено 63 зверька четырех видов бурозубок. Для сравнительной характеристики использовался материал Свердловской областной санитарно-эпидемиологической станции из Красноуфимского и Байкаловского районов Свердловской области (240 зверьков шести видов бурозубок). Изучены морфологические признаки животных и возрастная структура популяций по методике, предложенной Б. С. Юдиным (1962). По степени стертости зубов, развитию гребней, ширине и высоте черепа бурозубок он выделяет четыре возрастные группы: 1) juvenis — молодые зверьки с молочной системой зубов; 2) subadultus — молодые зверьки в возрасте от 1 до 6 месяцев; 3) adultus — взрослые зверьки от 7 до 12 месяцев; 4) senex — старые особи в возрасте от 1 года до 2 лет.

Известно, что бурозубки встречаются в различных ландшафтных зонах, от западной тундры до оазисов полупустынь Казахстана, но всюду жизненно связаны с лесными ценозами. Наиболее высокая численность их наблюдается в зоне тайги, несколько меньшая — в зоне лесостепи и тундры и значительно низкая — в сухих остепненных борах. Б. С. Юдин отмечал (1962), что для сибирских популяций бурозубок оптимальными биологическими условиями являются влажность и рыхлость почвы, захламленность территории, устойчивый и высокий снеговой покров и наличие пищи в виде беспозвоночных. А. Н. Формозов (1946) и С. У. Строганов (1957) показали, что неодинаковые условия обитания бурозубок в различных ландшафтах находят отражение в видовом и количественном составе этих животных.

В табл. 1 приводятся данные по видовому составу и процентному соотношению видов бурозубок в исследованных районах. Из таблицы видно, что обыкновенная бурозубка (*S. araneus* L.) является наиболее обычным видом.

Арктическая бурозубка (*S. arcticus* Kerr.) добыта в обоих рассматриваемых районах. В Каркаралинском бору она составляла 84,4% от общего количества добытых зверьков данного вида. Наши данные о распространении арктической бурозубки согласуются с данными других авторов, что этот вид приурочен в основном к степным и лесостепным районам.

Крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.) в степных борах нами не обнаружена, хотя, по данным С. У. Строганова

Таблица 1

Соотношение видов бурозубок (род *Sorex*) степных боров Зауралья и Казахстана и лесных районов Свердловской области

Вид	Степные боры					
	Джабык-Карагай		Брединский		Кокчетавский	
	1*	2	1	2	1	2
S. araneus	12	60,0	6	86,0	13	56,5
S. caecutiens	—	—	—	—	2	8,6
S. arcticus	7	35,0	1	14,0	7	30,4
S. isodon	—	—	—	—	—	—
S. minutus	1	5,0	—	—	1	4,5
S. minutissimus	—	—	—	—	—	—
Итого	20	100	7	100	23	100

Вид	Степные боры		Лесные районы			
	Каркаралинский		Красноуфимский		Байкаловский	
	1	2	1	2	1	2
S. araneus	1	7,6	50	30,7	52	70,0
S. caecutiens	1	7,6	68	40,9	8	11,0
S. arcticus	11	84,8	—	—	3	4,0
S. isodon	—	—	1	0,6	10	14
S. minutus	—	—	34	20,4	—	—
S. minutissimus	—	—	13	7,4	1	1
Итого	13	100	166	100	74	100

* 1 — отловлено экземпляров; 2 — процент от общего количества добытых зверьков

(1957), этот вид в Казахстане представлен самостоятельным подвидом (*S. minutissimus abnormis* Str.).

В степном бору Кокчетавской области в районе станции Черноярка нами добыто два экземпляра средней бурозубки (*S. caecutiens* Lax.) и один экземпляр этого же вида в Каркаралинском бору Карагандинской области, что значительно южнее указанной в литературе границы ареала вида [1].

[1] Вид определен Б. С. Юдиным.

Таблица 2

Морфологические особенности *Sorex araneus* из степных боров Зауралья и Казахстана

Признак	Джабык-Карагайский, $n=11$				Кокчетавский, $n=10$			
	lim	$M \pm m$	σ	C, %	lim	$M \pm m$	σ	C, %
Вес тела, *г*	6,17—12,8	9,09±0,68	2,27	24,98	5,7—14,1	8,21±0,75	2,24	27,27
Длина тела, *мм*	62—79	69,58±1,77	5,88	8,46	55—83	64,4±2,5	7,5	11,65
Длина хвоста, *мм*	38—46,5	42,58±0,82	2,70	6,35	38—45	40,5±0,64	1,91	4,73
Длина задней ступни, *мм*	11—13,5	12,08±0,19	0,63	5,24	11,5—13	12,10±0,15	0,46	3,80
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	19,2—21,0	20,0±0,15	0,46	2,31	18,0—20,2	19,44±0,32	0,77	3,98
Высота черепа, *мм*	6,0—6,8	6,46±0,07	0,22	3,50	5,25—7,1	6,31±0,22	0,57	9,05
Ширина черепа, *мм*	9,0—10,3	9,64±0,09	0,31	3,19	10,2—9,2	9,68±0,12	0,30	3,15
Длина рострума, *мм*	5,3—6,5	5,95±0,09	0,28	4,77	5,0—6,0	5,40±0,14	0,34	6,23
Ширина рострума, *мм*	2,25—2,6	2,39±0,37	0,12	4,84	2,3—2,6	2,39±0,01	0,13	5,34
Длина верхнего ряда зубов, *мм*	8,3—9,0	8,77±0,07	0,23	2,58	8,5—8,8	8,72±0,05	0,12	1,40

Таблица 3

Морфологические особенности *Sorex araneus* лесных районов Свердловской области ($n=23$)

Признак	Красноуфимский				Байкаловский			
	lim	$M \pm m$	σ	C, %	lim	$M \pm m$	σ	C, %
Вес тела, *г* . . .	5,77—11,86	7,88±0,42	1,92	24,37	6,2—11,7	8,02±0,25	1,19	14,84
Длина тела, *мм* .	69—85	74,6±1,1	5,0	6,70	62—79	70,5±1,0	4,7	6,67
Длина хвоста, *мм*	37—46	42,0±0,5	2,4	5,71	37—47	41,9±0,4	2,2	5,25
Длина задней ступни, *мм*	12—13	12,6±0,1	0,5	3,97	11—14	12,8±0,2	0,8	6,25
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	18,75—20,75	19,95±0,10	0,49	2,46	18,75—21,0	20,02±0,11	0,52	2,60
Высота черепа, *мм*	6,0—7,0	6,59±0,04	0,22	3,34	5,75—6,75	6,49±0,06	0,29	4,47
Ширина черепа, *мм*	8,4—9,75	9,10±0,08	0,40	4,40	8,0—10,75	9,17±0,12	0,56	6,11
Длина рострума, *мм*	5,25—6,5	5,97±0,07	0,33	5,53	5,75—6,75	6,05±0,04	0,19	3,14
Ширина рострума, *мм*	2,1—2,5	2,33±0,02	0,12	5,15	2,1—2,75	2,29±0,03	0,14	6,11
Длина верхнего ряда зубов, *мм* .	7,0—9,25	8,34±0,14	0,66	7,91	7,25—9,25	8,51±0,13	0,62	7,29

Объем собранного материала позволил провести сравнительный анализ морфологических признаков одного вида бурозубок (*S. araneus*), добытого в степных борах и лесных районах. Для биометрического анализа мы взяли взрослых особей без разделения по половому признаку.

Из табл. 2 видно, что популяционная изменчивость отдельных признаков *S. araneus* из Джабык-Карагайского бора по сравнению с *S. araneus* из степного Кокчетавского бора невелика. У животных обнаружены статистически значимые различия только по одному признаку — длине рострума (t=3,3).

Сравнив две выборки обыкновенной бурозубки из Байкаловского и Красноуфимского районов по морфологическим признакам (табл. 3), мы не обнаружили достоверных различий (кроме длины хвоста). Можно сказать, что две исследованные выборки обыкновенной бурозубки из лесных районов Свердловской области не отличаются и в систематическом отношении представляют единое целое.

Наши данные показывают, что популяционная изменчивость обыкновенной бурозубки степных боров по сравнению с бурозубкой лесных районов велика. Например, обыкновенные бурозубки из Кокчетавского степного бора (станция Черноярка) отличаются от бурозубок из Красноуфимского района по длине тела (t=3,6), длине задней ступни (t=3,7), ширине черепа (t=3,6), длине рострума (t=2,8) и длине верхнего ряда зубов (t=2,0).

ВЫВОДЫ

1. В степных борах Зауралья и Казахстана нами зарегистрированы следующие виды бурозубок: *S. araneus, S. caecutiens, S. arcticus, S. minutus*. Наиболее обычным является *S. araneus*. Местонахождение *S. caecutiens* в Кокчетавском и Каркаралинском борах значительно южнее отмеченной в литературе границы ареала вида.

2. Отмечена значительная межпопуляционная изменчивость между *S. araneus* степных боров и лесной зоны по ряду морфологических показателей.

ЛИТЕРАТУРА

Гуреев А. А. Землеройки (*Soricidae*) фауны мира. Л., «Наука», 1971.

Грибанов Л. Н. Степные боры Алтайского края и Казахстана. М., Сельхозгиз, 1960.

Карасева Е. В., Ильенко А. И. К изучению биологии и географического распространения землероек в Северном Казахстане. — Труды Ин-та зоологии АН Казах. ССР, 1960, т. 13.

Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья. — Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутское кн. изд-во, 1968.

Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды и его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. — Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1946 (МОИП).

Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3.

Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном ареале их распространения. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала. Свердловгиз, 1951.

Юдин Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири.— Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, 1962, вып. 8.

Юдин Б. С. Структура гениталий как основной признак в классификации землероек. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. и мед. наук, 1965, № 12, вып. 3.

Юдин Б. С. Комплексы насекомоядных млекопитающих в ландшафтах Новосибирской области. — Природное районирование Новосибирской области. Новосибирск, «Наука», 1969.

Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Определитель. Новосибирск, «Наука», 1971.

Юдин Б. С. Фауна насекомоядных млекопитающих (*Mammalia, Lusectivora*) Предбайкалья и Забайкалья. — Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, 1973, вып. 16.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

Н. Г. Смирнов

О НАПРАВЛЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЮЖНОУРАЛЬСКИХ ЛЕСНЫХ КУНИЦ В ГОЛОЦЕНЕ

Одним из аспектов изучения конкретных популяций является исследование истории формирования характерных для них морфологических признаков. Такие работы базируются на сравнении древних и современных животных из одного района. Этот подход особо интересен потому, что дает конкретный материал не только для познания прошлых этапов жизни популяций и позволяет глубже понять современный, но и создает перспективу предсказать будущие изменения.

Изменчивость, которая обнаруживается при сравнении млекопитающих, живших по крайней мере в разные эпохи голоцена, К. Л. Паавер (1965) предложил назвать вековой. В понимании этого исследователя «вековая изменчивость, которую характеризуют незначительная амплитуда, обратимость и быстрота изменений, не создает еще таксономических различий, а дает материал для более крупных эволюционных новообразований» (Паавер, 1965, стр. 420).

В данной работе умышленно не используется термин «популяция во времени», чтобы подчеркнуть генетическую преемственность голоценовых и современных куниц Южного Урала. В нашем случае, вероятно, удачнее пользоваться только понятием «вековая изменчивость».

Цель нашей работы — попытка установить общее направление вековой изменчивости южноуральского подвида лесных куниц (*Martes martes uralensis* Kusnetzov, 1941) на основе сопоставления некоторых признаков черепов и нижних челюстей голоценовых и современных животных.

Остатки голоценовых куниц были найдены в 1969 г. в пещере Сумган-Кутук при обследовании ее экспедицией свердловских спелеологов, в которой принимал участие и автор. Пещера находится в Мелеузовском районе горной части Башкирии, на

водоразделе рек Белая и Нугуш (Лобанов и др., 1971). Вход в пещеру представляет собой отвесный колодец глубиной 110 *м* с уступом на семидесятиметровом уровне. Диаметр этого колодца примерно 15 *м*, стены круглый год покрыты льдом. Таким образом, доступ в пещеру современным животным практически невозможен. Исключение составляют рукокрылые. Они живут в пещере в очень большом количестве с давних времен, о чем говорят многочисленные остатки этих животных, порой сильно кальцинированные.

В разных частях пещеры, общая протяженность ходов которой около 8 *км*, были обнаружены скелеты, отдельные кости, мумии 36 особей куниц, один скелет бурого медведя (*Ursus arctos* L.), остатки одной особи черного хоря (*Mustela putorius* L.) и одной горностая (*Mustela ermineafi*). Кроме того, было найдено значительное количество остатков помета куниц в виде капролитов, в которых обнаружены кости летучих мышей. Все это позволяет предположить, что в то время, когда вход в пещеру был более удобным, хищники посещали ее для того, чтобы добывать легко доступных в зимнее время летучих мышей. Тем не менее, такая необычная форма добычи пищи, видимо, была эпизодической и не могла сказаться на морфологических признаках животных, тем более, таких устойчивых, как признаки черепа.

Точный геологический возраст этих находок пока установить не удалось, но некоторые особенности строения пещеры и сохранности костей позволяют ориентировочно их датировать начальными периодами голоцена.

Для сопоставления с голоценовыми куницами были промерены 50 черепов и 30 нижних челюстей современных южноуральских лесных куниц из Мелеузовского района Башкирской АССР, т. е. из того же места, где были найдены первые. Для подтверждения видовой принадлежности голоценовых остатков к лесным куницам они сравнивались с 50 черепами и 30 нижними челюстями тобольских соболей (*M. zibellina zibellina* Linnaeus, 1758) из Ивдельского района Свердловской области. Правомерность такого сравнения основана на том, что хотя и известна значительная географическая изменчивость соболя, но она, естественно, не выходит за рамки видовых, таксономически значимых признаков. Выбран для сравнения тобольский соболь еще и потому, что этот подвид растространен на ближайшей к Южному Уралу территории. Данные по качественным признакам современных форм взяты из работы В. Н. Павлинина[1] (1963). При сравнении ископаемых остатков с современными возникают некоторые трудности из-за того, что определение

---

[1] Автор благодарит доктора биологических наук В. Н. Павлинина за помощь и консультации в ходе выполнения работы.

пола у первых практически невозможно. Известно, что у куньих имеются различия в строении и размерах черепа самцов и самок. Поэтому при подборе сравнительного материала использовались усредненные данные для обоих полов и предполагалось их равное соотношение в ископаемом материале. Весь использованный для сравнения материал по современным животным был взят из музея Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Имеющиеся в нашем распоряжении черепа голоценовых животных принадлежали главным образом взрослым особям. Часть из них в той или иной степени разрушена. На некоторых обнаружены признаки уродств. Один череп имел уродливую скуловую дугу, другой — отверстие между теменной и затылочной костями. В двух случаях отмечена олигодентия (отсутствовали правый или левый pm^1). Подобные уродства отмечены в литературе для современных и ископаемых представителей рода *Martes* (Орлов, 1941; Павлинин, 1963). Тем не менее плохая сохранность некоторых черепов и отмеченные уродства не ставят под сомнение принадлежность описываемых остатков к лесной кунице. Поскольку же вопрос об отнесении костных остатков и даже черепов к соболю или кунице часто бывает сложным, необходимо остановиться на нем специально.

Как указывается в литературе (Новиков, 1956; Юргенсон, 1956; Павлинин, 1963; Гептнер и др., 1967), черепа соболей и лесных куниц отличаются по следующим главным признакам: у соболя барабанные камеры вытянуты и сближены, а у куницы они короче и шире расставлены; сосцевидные отростки у куниц выступают за наружный край слуховых отверстий, у соболя же не всегда; у куниц выступ на переднем крае нёбной вырезки, как правило, хорошо выражен, у соболя — слабее; выступ в задней части внутренней стороны pm^3 практически всегда имеется у куниц и реже — у соболей; форма наружного края этого же зуба у куниц чаще бывает вогнутая; вертикальный желобок на наружной поверхности $м^1$ значительно чаще встречается у соболей, чем у куниц.

Форма барабанных камер и расстояние между ними оценивались по отношению длины барабанных камер к минимальному расстоянию между ними. Этот показатель для современных куниц и остатков голоценовых животных приведен в табл. 1. Для соболей он оказался равен $2{,}09 \pm 0{,}028$. Различия по нему, с одной стороны, между соболями и куницами, как современными, так и голоценовыми, вполне достоверны (t соответственно равно 9,3 и 4,8), с другой стороны, не обнаружено достоверных различий между ископаемыми остатками и современными куницами. По всем остальным перечисленным признакам, как явствует из табл. 3, изучаемые остатки, несомненно, принадлежат к виду лесных куниц. Для различия нижних челюстей этих сходных видов К. Л. Паавер (1965) предложил ис-

Таблица 1

Размеры (*мм*) и пропорции черепов южноуральской лесной куницы

Показатель	Кондилобазальная длина черепа	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Заглазничная ширина	Отношение межглазничной ширины к заглазничной (в долях)	Высота черепа в области барабанных камер	Ширина над клыками	Максимальная ширина мозговой коробки	Минимальное расстояние между барабанными камерами	Длина барабанных камер	Отношение длины барабанных камер к минимальному расстоянию между ними (в долях)
					Современные						
n	50	50	49	49	49	50	40	50	49	50	49
M	78,9	44,4	19,4	17,9	1,09	30,4	16,3	34,2	9,2	16,0	1,74
σ	3,7	3,1	1,2	1,4	0,19	1,4	1,1	1,5	0,8	0,9	0,19
C	4,7	7,0	6,2	7,8	17,43	4,6	6,7	4,4	8,7	5,6	—
m	0,5	0,4	0,2	0,2	0,03	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,027
					Голоценовые						
n	18	17	31	31	29	24	20	27	25	25	25
M	87,9	50,6	22,6	19,3	1,18	33,2	18,4	37,0	9,6	17,6	1,83
σ	4,4	4,0	1,7	1,3	0,23	1,6	1,4	1,5	0,9	1,1	0,23
C	5,0	7,9	7,5	6,7	19,5	4,8	7,6	4,1	9,4	6,2	—
m	1,0	1,0	0,3	0,2	0,04	0,3	0,3	0,1	0,1	0,2	0,046
t	8,0	5,7	8,9	5,0	1,8	7,8	5,8	7,8	2,9	7,3	1,7

Таблица 2

Размеры (*мм*) и пропорции нижней челюсти южноуральской лесной куницы

Показатель	Длина M_1	Длина альвеолярного ряда коренных зубов	Длина альвеолярного ряда предкоренных зубов	Длина основания восходящей ветви	Длина основания венечного отростка	Высота тела перед M_1	Высота тела между pm_2 и pm_3	Высота венечного отростка	Высота сочленовного отростка	Расстояние от нижнечелюстного отверстия до края альвеол M_3	Длина нижней челюсти	Отношение расстояния от нижнечелюстного отверстия до края альвеол к длине основания венечного отростка, %	Отношение высоты тела между Pm_2 и Pm_3 к длине альвеолярного ряда предкор. зубов, %
						Современные							
n	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
M	9,63	28,1	16,8	17,1	14,0	7,7	7,4	22,2	7,0	7,9	41,1	56,63	44,04
σ	0,61	1,4	1,1	1,4	1,2	0,8	0,5	1,6	0,5	0,8	2,9	5,8	3,69
m	0,08	0,3	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1	0,5	1,1	0,64
C	6,2	4,9	6,5	8,2	8,6	10,4	6,7	7,2	7,1	10,1	7,1	10,3	8,4
						Голоценовые							
n	13	15	15	15	16	17	17	15	15	16	15	16	15
M	10,96	31,7	18,3	19,6	16,1	9,4	9,1	25,6	8,1	9,3	52,6	57,4	49,63
σ	0,64	2,2	1,4	1,6	1,4	0,9	0,6	1,8	0,6	0,7	3,3	2,8	3,9
m	0,2	0,8	0,4	0,4	0,3	0,2	0,1	0,5	0,2	0,2	0,8	0,7	1,04
C	5,8	6,9	7,7	8,2	8,7	9,6	6,6	7,0	7,4	7,5	6,3	4,9	7,9
t	6,2	4,2	3,4	5,6	5,8	7,6	12,0	5,8	4,9	6,3	12,3	0,8	4,3

Таблица 3

Сравнение частоты встречаемости некоторых признаков строения черепов лесных куниц и соболей, %

Группы животных	pm^3						Вертикальный желобок на наружной поверхности M^1			Положение сосцевидных отростков относительно нижнего края слуховых отверстий			Степень выраженности выступа на переднем крае небной вырезки			
	Выступ в задней части внутренней стороны зуба			Форма наружного края зуба												
	Есть	Нет	Да—нет	Вогнутая	Прямая	Вогнутая—прямая	Есть	Нет	Да—нет	Выступает	На одном уровне	Не выступает	Хорошо	Слабо	Очень слабо	Выступа нет
Современные южноуральские куницы	107*						107*			107*			107*			
	92,0	6,7	1,3	78,3	4,3	17,4	48,0	50,0	2,0	89,5	2,9	7,6	55,6	36,5	6,8	1,1
Голоценовые южноуральские куницы	26*						33*			31*			25*			
	92,3	0	7,7	69,2	19,2	11,6	18,2	81,8	0	84,0	16,0	0	51,6	25,8	16,1	6,5
Современные соболя (Ивдельский р-н, Свердловской обл.)	66*						66*			66*			66*			
	48,0	48	4,0	3,2	92,0	4,8	90,0	10,0	0	53,2	0	46,8	12,1	31,7	48,0	8,0

*Количество определений.

пользовать такой показатель, как отношение расстояния от нижнечелюстного отверстия до заднего края альвеолы M_3 к длине основания венечного отростка. По этому признаку голоценовые куницы достоверно не отличались от современных (табл. 2), зато те и другие явно далеки от соболя, у которого среднее значение данного признака 61,7±0,6 (t соответственно равно 4,0 и 4,7).

Все сказанное свидетельствует о том, что остатки куниц из пещеры Сумган-Кутук по основным, систематически важным, признакам не имеют существенных различий с современными представителями южноуральской популяции этого вида. Не отмечено достоверной разницы также в величинах отношений межглазничной ширины черепа к заглазничной (см. табл. 1). Однако нельзя говорить о полной идентичности ископаемых и современных куниц. Бросается в глаза очень большой размер черепов и нижних челюстей голоценовых особей. Признаками, характеризующими абсолютные размеры, древние куницы достоверно отличались от современных (см. табл. 1 и 2). При этом небезынтересно отметить, что современные куницы из Башкирии — самые крупные из обитающих на Урале (Павлинин, 1959).

Выявлено также отличие в строении нижних челюстей. У голоценовых куниц челюсти были не только больше в абсолютных измерениях, но и мощнее, так как относительная высота тела нижней челюсти между pm_1 и pm_2, вычисленная в процентах к длине альвеолярного ряда подкоренных зубов, оказалась больше, чем у современных (см. табл. 2). Можно отметить и еще одно достоверное отличие современных куниц от голоценовых. Вертикальный желобок на наружной поверхности M^1 у первых встречается чаще, чем у вторых (табл. 3).

Подводя итог проведенному сопоставлению, необходимо подчеркнуть, что в течение голоцена у южноуральских лесных куниц сильно уменьшились общие размеры черепов и нижних челюстей при сохранении основных пропорций и признаков. Исключение составляет частота встречаемости вертикального желобка на наружной поверхности M^1 и относительная высота тела нижней челюсти. Сведения о таком уменьшении черепов и общих размеров тела на протяжении голоцена у некоторых млекопитающих и, в частности, у лесных куниц Дании и Восточной Прибалтики имеются и в литературе (Паавер, 1965). Причины этого явления не вполне ясны. Общее же направление вековой изменчивости южноуральских и западноевропейских лесных куниц совпадает. Однако изменение в пропорциях нижней челюсти, отмеченное нами у первых, у вторых не наблюдалось. Это показывает, что вековая изменчивость отдельных популяций хотя и отражает общее направление естественного отбора, которое в данном случае было одинаковым для всего вида, но фиксирует и локальные особенности.

ЛИТЕРАТУРА

Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза, т. 2., ч. 1. М., «Высшая школа», 1967.

Лобанов Ю. С., Щепетов В. О., Илюхин В. В., Максимович Г. А., Костарев В. П. Пещеры Урала. М., «Физкультура и спорт», 1971.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Орлов Ю. А. Третичные млекопитающие и местонахождения их остатков.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1941, т. 8, вып. 3.

Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, Изд-во АН Эст. ССР, 1965.

Павлинин В. Н. Заметки по морфологии уральских лесных куниц. — Труды Урал. отд. МОИП, 1959, вып. 2.

Павлинин В. Н. Тобольский соболь. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 34.

Юргенсон П. Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц. — Материалы по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., 1956.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ 1975

Ю. М. Малафеев

ВОЗРАСТНАЯ И ПОЛОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЫСИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Несмотря на то что рысь является широко распространенным видом, ее биология из-за малочисленности и скрытого образа жизни изучена слабо. Некоторые данные по этому вопросу для Среднего Урала имеются в работах Л. П. Сабанеева (1874), Н. П. Булычева (1878), С. А. Куклина (1938), С. С. Шварца и др. (1951), С. И. Чернявской (1959) и М. Я. Марвина (1966, 1969). Наиболее полные сведения о жизни этого вида на территории нашей страны содержатся в монографиях С. И. Огнева (1935), Г. А. Новикова (1956), С. У. Строганова (1962) и В. Г. Гептнера, А. А. Слудского (1972), но и в них биология уральской рыси освещена недостаточно полно. Цель данной статьи — дополнить наши знания о биологии этого зверя. Сбор материала проводился нами в разных физико-географических районах Свердловской области. За пять промысловых сезонов (с 1968 по 1973 гг.) собрано более 260 черепов рыси. Получены экстерьерные и интерьерные характеристики 18 животных.

Возраст рыси определялся по методике, предложенной В. С. Смирновым (1960). С этой целью исследовано 223 черепа. В самой широкой части правого верхнего клыка делался поперечный распил. Ширина канала зуба измерялась штангенциркулем. За показатель возраста принималось отношение ширины канала к ширине корня, выраженное в процентах. По этому признаку все черепа были разделены на две возрастные группы: сеголеток, имеющих ширину канала от 95 до 70%, и взрослых — от 50 до 8%.

Молодые, характеризующиеся наибольшей шириной канала (выше 95%),— это животные не моложе пяти месяцев, добытые в конце октября — начале ноября; у них еще идет смена клыков. В пользу такого предположения говорит и то, что гон

Таблица 1

Размеры черепов уральских рысей, *мм*

Показатель	Молодые		Взрослые	
	Самцы, $n = 18$	Самки, $n = 38$	Самцы, $n = 64$	Самки, $n = 48$
Кондилобазальная длина	117,0±1,2	114,3±1,0	140,1±0,8	133,8±0,8
Общая длина	129,5±1,3	126,9±1,2	155,2±0,8	147,1±0,7
Основная длина	104,3±1,0	102,3±1,1	126,1±0,8	120,6±0,7
Длина лицевого отдела	81,7±1,0	79,8±0,7	100,3±0,7	94,4±0,5
Длина мозгового отдела	77,6±0,5	76,2±0,6	84,8±0,4	81,8±0,4
Длина носовых костей	29,2±0,4	29,0±0,4	34,7±0,3	32,9±0,3
Наибольшая длина носовых костей	36,2±0,7	35,7±0,4	44,8±0,4	42,0±0,4
Длина твердого неба	48,3±0,5	47,5±0,4	57,1±0,3	54,7±0,4
Длина задненебной вырезки	29,6±0,5	28,1±1,1	35,5±0,3	33,2±0,4
Ширина над клыками	37,7±0,4	37,1±0,2	41,8±0,3	40,0±0,3
Скуловая ширина	90,5±1,1	87,3±0,6	106,6±0,6	101,0±0,7
Межглазничная ширина	26,7±0,3	25,3±0,2	33,9±0,3	32,3±0,3
Заглазничная ширина	40,9±0,9	40,5±0,5	38,8±0,3	39,3±0,4
Мастоидная ширина	58,5±0,4	56,4±0,5	65,2±0,3	62,2±0,3
Высота носового отдела	33,4±0,4	33,2±0,3	37,7±0,3	36,3±0,2

Таблица 2

Размеры черепа взрослых рысей, *мм*

Показатель	По Строганову, 1962				Данные автора			
	Самцы, $n=23$		Самки, $n=17$		Самцы, $n=64$		Самки, $n=48$	
	lim	M	lim	M	lim	M	lim	M
Общая длина	141,7—153,0	147,4	131,6—143,2	138,0	139,0—166,0	155,2	136,2—158,5	147,1
Кондилобазальная длина	128,0—141,0	134,3	120,0—135,8	131,4	124,8—149,6	140,1	122,5—145,0	133,8
Ширина рострума над клыками	38,0—41,0	39,5	36,5—39,2	38,7	37,3—45,2	41,8	36,3—43,2	40,0
Скуловая ширина	95,0—106,2	102,6	91,0—100,0	96,7	94,6—115,8	106,6	93,7—112,5	101,0
Межглазничная ширина	32,0—35,9	33,4	27,0—33,2	30,0	27,8—38,3	33,9	27,0—36,1	32,3
Заглазничная ширина	39,2—42,3	40,3	39,0—41,2	40,0	36,1—43,7	38,8	35,3—48,6	39,3
Мастоидная ширина	60,0—67,0	61,7	59,0—63,0	61,3	59,0—69,4	65,2	57,8—65,5	62,2
Ширина между foramen infraorbitalia	42,0—46,9	44,0	40,5—44,0	42,2	39,5—47,4	44,1	38,0—45,3	42,4

Таблица 3

Экстерьерные показатели рыси (без разделения по полу), *см*

Показатель	Беловежская пуща (Никитенко, Козло, 1965)						Свердловская область (наши данные)					
	Молодые			Взрослые			Молодые			Взрослые		
	n	lim	M	n	lim	M	n	lim	M	n	lim	M
Длина тела	43	71,0—86,0	79,6	37	76,0—108,0	95,0	7	57,0—83,0	71,3	11	85,0—105,0	94,8
Длина хвоста без концевых волос	43	12,9—22,0	18,5	37	17,0—24,0	18,9	7	15,3—19,2	17,2	11	18,5—23,2	21,6
Длина концевых волос	—	—	—	—	—	—	4	3,2—3,8	3,5	8	3,0—4,4	3,6
Высота уха без кисточек	43	7,5—9,0	8,2	37	8,5—9,6	9,0	4	7,6—8,6	8,2	7	8,2—9,6	8,9
Высота ушных кисточек	—	—	—	—	—	—	4	2,1—3,4	2,9	7	3,9—5,0	4,7
Длина задней ступни	43	20,7—24,0	22,2	37	20,0—26,5	23,2	6	18,8—24,0	21,4	9	23,0—28,0	25,6

Таблица 4

Интерьерные показатели рыси (без разделения по полу)

Показатель	Беловежская пуща (Никитенко, Козло, 1965)				Свердловская область (наши данные)			
	Молодые		Взрослые		Молодые		Взрослые	
	n	*M*	*n*	*M*	*n*	*M*	*n*	*M*
Вес тела, *кг*	20	9,4	22	18,4	7	7,9	11	18,2
Индекс, ‰								
сердца	20	4,8	22	3,7	7	5,7	10	5,2
печени	20	22,7	22	19,2	7	25,7	10	24,8
почек	20	4,9	22	6,0	6	6,8	10	6,0
селезенки	20	1,8	22	1,6	5	1,2	9	1,5
надпочечников	—	—	—	—	5	0,2	9	0,3
кишечника (% от длины тела)	20	337	22	313	6	354	9	321

у рыси на Среднем Урале (по данным охотников) начинается в конце февраля — начале марта, а беременность длится 67—74 дня (Рымарева, 1933). Следовательно, молодые появляются в мае — июне. Поскольку основной промысловый сезон охоты на рысь в Свердловской области начинается с первого октября, то возраст самых молодых добытых рысей не менее четырех — пяти месяцев. Сеголетки с меньшей шириной канала клыка (до 70%) — это животные, добытые в период с декабря по март. Их возраст соответственно равен 8—9 месяцам. К этому времени, как правило, заканчивается смена молочных зубов. Следует отметить, что большая часть молодых животных добывается в первую половину зимы.

Таким образом, первая возрастная группа состоит из молодых животных в возрасте от 4—5 месяцев до одного года, а вторая — из особей старше года (взрослые). Используемая нами методика не позволяет определить возраст животных старше одного года и установить средний возраст рысей в популяции. Поэтому в дальнейшем характеризуются лишь эти две возрастные группы.

В настоящей статье приводятся данные предварительного анализа черепов рыси по пятнадцати широко используемым промерам (Новиков, 1956) и обсуждаются материалы по некоторым морфофизиологическим показателям.

Анализ табл. 1 показывает, что молодые (до одного года) самцы и самки рыси практически не отличаются по величине большинства изученных краниологических показателей. Только скуловая и мастоидная ширина черепа у самцов достоверно больше. Намечаются также и различия по кондилобазальной длине и длине лицевого отдела (у самцов он выше).

Взрослые самцы статистически достоверно отличаются от самок по величине всех краниологических признаков, за исключением заглазничной ширины, одинаковой у обоих полов (см. табл. 1). Половые различия по изученным промерам у рысей с возрастом существенно увеличиваются. На это указывал и С. И. Огнев (1935).

Сопоставляя размеры черепов взрослых рысей со Среднего Урала (112 экземпляров) с аналогичными данными, приводимыми С. У. Строгановым (1962) для обыкновенной рыси (44 экземпляра), мы пришли к выводу, что черепа уральских рысей имеют большую общую и кондилобазальную длину черепа (табл. 2). Видимо, отмеченную разницу можно отнести за счет разной возрастной структуры сравниваемых выборок.

По величине экстерьерных признаков рыси из Свердловской области и Беловежской пущи существенно не отличаются (табл. 3).

С помощью метода морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968) было изучено 18 рысей разного возраста. Анализ полученных нами данных (табл. 4) свидетельствует о том, что у взрослых уральских рысей относительный вес сердца, печени, почек, надпочечников и селезенки почти такой же, как у молодых. Принимая во внимание большую разницу в весе молодых и взрослых рысей (соответственно 7,9 и 18,2 *кг*), можно считать, что нарастание массы тела и массы изученных внутренних органов в процессе роста животных идет пропорционально (изометрический рост). Таким образом, у уральских рысей в противоположность многим крупным млекопитающим не наблюдается существенного снижения относительных размеров некоторых внутренних органов с увеличением веса тела. Интересно отметить, что уральские рыси по сравнению с беловежскими имеют более высокие индексы сердца и печени. Эта разница, по всей вероятности, связана с большей двигательной активностью и необходимостью иметь дополнительные энергетические резервы животных, обитающих в более суровых климатических условиях.

Оценивая полученный нами материал по краниологическим, экстерьерным и интерьерным признакам, можно считать, что рыси со Среднего Урала относятся к типичному подвиду *Lynx lynx lynx Z.* (Строганов, 1962). Обнаруженные различия по величине некоторых морфофизиологических показателей у рысей, обитающих в Беловежской пуще (Никитенко, Козло, 1965) и на Среднем Урале, можно отнести к разряду межпопуляционных, связанных с особенностями условий обитания.

ЛИТЕРАТУРА

Булычев Н. П. Очерк флоры и фауны Ирбитского уезда.— Зап. Урал. о-ва любителей естествознания, 1878, т. 4.

Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза, т. 2, ч. 2. М., «Высшая школа», 1972.

Куклин С. А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск, ОГИЗ, 1938.

Марвин М. Я. Ресурсы фауны промысловых млекопитающих Урала. — Труды МОИП, 1966, т. 18.

Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала, вып. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1969 (Урал. гос. ун-т).

Никитенко М. Ф., Козло П. Г. Эколого-морфологическая характеристика рыси, обитающей в Беловежской пуще. — Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск, 1965 (АН БССР).

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, т. 3. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1935.

Рымарева Е. К. К биологии рыси. — Бюлл. зоопарков и зоосадов. М., 1933.

Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М., 1874 (МОИП).

Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14.

Строганов С. У. Звери Сибири. Хищные. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Чернявская С. И. Млекопитающие заповедника «Денежкин Камень». — Труды государственного заповедника «Денежкин Камень», вып. 1. Свердловск, 1959.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала. Свердловгиз, 1951.

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.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

А. А. Киселев

К МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ КОСУЛИ ДВУХ ПОПУЛЯЦИЙ НА УРАЛЕ

Ареал косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall) на Урале охватывает большую территорию от южной тайги и северной лесостепи до островных боров и лесостепи Южного Зауралья. Естественно, что обитание косули в разных экологических условиях должно как-то отразиться на ее морфологии, образе жизни, поведении. С этой целью нами были изучены некоторые морфологические показатели косули двух популяций в пределах зауральской части ареала. Изучение этого вида на Урале представляет и самостоятельный зоологический интерес, так как он оказался здесь менее всего исследованным.

Материал для исследований взят из Свердловской (северная популяция; районы Ирбитский, Байкаловский, Богдановичский, Камышловский, Талицкий и др.) и Челябинской (южная популяция) областей (район Джабык-Карагайского бора, Карталинского района); расстояние между популяциями составляет по прямой примерно 500 *км*. Для изучения брались только самки в возрасте от 2,5 лет и старше, добытые в ноябре — декабре 1972 и в 1973 гг.

В табл. 1 приведены некоторые морфометрические данные косули, установленные нами. Общий вес и некоторые другие показатели животного превышают таковые, указанные в литературе (Куклин, 1937; Шварц и др., 1951; Кириков, 1952; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961).

Общий средний вес косуль в обеих популяциях почти не различается, но размах колебаний значительно больше у северной популяции. В последней встречаются особи, общий вес которых достигает 70 *кг*, у южной же косули экземпляры даже весом 60 *кг* редки.

Достоверные различия получены по весу шкур ($t=8$). Больший вес шкуры у косуль северной популяции связан, видимо, с более суровыми условиями существования.

Таблица 1

Сравнительные морфометрические данные косуль (самки) северной и южной популяций

Показатель	Северная популяция, $n = 7$				Южная популяция, $n = 8$				
	$M \pm m$	lim	C	σ	$M \pm m$	lim	C	σ	t
Вес, *кг*									
общий	48±4,1	34—70	22,8	10,9	46±1,6	42—51	9,7	4,4	0,10
шкуры	2,8±0,20	2—3,8	17,7	0,5	2,4±0,10	2,1—2,8	12,5	0,3	8,0
мяса	27±1,9	20—38	19,5	5,4	27±1,1	24—31	11,0	3,1	0,0
Длина тела*, *см*	146±1,8	136—150	3,3	4,8	143±1,7	138—150	3,4	4,8	0,4
Длина туловища, *см*	91±1,8	82—96	5,2	4,7	88±1,8	84—94	6,7	5,2	0,5
Высота в плечах, *см*	92±0,7	89—94	2,0	1,9	89±0,8	84—91	2,5	22	2,9
Высота в крестце, *см*	100±2,0	97—103	2,3	23	99±1,6	90—103	4,6	4,6	0,3
Обхват туловища, *см*	88±2,0	79—94	6,0	5,3	89±0,9	85—91	2,9	2,6	0,1
Длина передней ноги, *см*	65±1,7	60—71	7,0	4,5	59±0,6	57—62	2,9	1,7	3,0
Длина задней ноги, *см*	73±1,2	69—77	4,2	3,1	74±0,8	71±78	3,1	2,3	0,2

* Длина взрослых самцов достигает 155 *см*.

Таблица 2

Краниологическая характеристика косуль северной и южной популяций

Признак	Самки, $n = 10$				Самки, $n = 8$				
	Свердловская область				Челябинская область				
	$M \pm m$	lim	C	σ	$M \pm m$	lim	C	σ	t
Общая длина черепа, *мм*	241,0±2,30	227—255	3,0	7,3	235,0±2,20	225—245	2,7	6,3	1,90
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	229,0±2,40	213—237	3,3	7,6	220,0±2,70	211—235	3,5	7,6	1,80
Основная длина черепа, *мм*	213,0±2,20	201—227	3,2	6,8	207,0±2,30	198—219	3,3	6,4	1,85
Наибольшая ширина черепа, *мм*	99,4±1,00	93—105	3,3	3,3	101,0±1,30	95—105	1,3	3,6	0,60
Межглазничная ширина, *мм*	61,6±0,90	58—65	4,7	2,9	60,0±1,10	56—66	1,8	3,2	0,80
Мастоидная ширина, *мм*	62,8±1,10	58—67	5,6	3,5	63,0±0,70	61—67	1,1	2,0	0,10
Длина зубного ряда верхней челюсти, *мм*	68,5±0,70	65—72	3,1	2,1	67,0±0,90	64—72	1,3	2,6	1,00
Длина зубного ряда нижней челюсти, *мм*	75,8±1,30	72—86	5,4	4,1	71,0±1,40	64—78	2,0	4,1	2,70
Длина нижней челюсти, *мм*	196,8±1,90	188—209	3,0	6,0	193,0±1,70	188—202	0,9	4,8	1,40
Высота нижней челюсти, *мм*	107,2±1,40	101—114	4,2	4,5	112,0±2,00	102—118	1,8	5,6	1,95
Высота черепа, *мм*	132,8±1,30	126—140	3,1	4,1	131,0±1,50	126—139	1,1	4,3	0,80
Длина предальвеолярной части (диастема), *мм*	56,0±1,10	56—61	6,2	3,5	55,0±1,30	49—62	2,3	3,8	0,50

Чистый вес мяса у косуль обеих популяций одинаков, но в связи с разным общим весом составляет разный процент по отношению к общему весу: 58% в Свердловской области, 63% — в Челябинской.

У косуль южной популяции прослеживается определенная тенденция к уменьшению высоты в плечах ($t=2{,}9$) и длины передних ног ($t=3{,}0$). Возможно, это связано с приспособлением к существованию в открытых степных пространствах, где меньше глубина снежного покрова. По остальным экстерьерным признакам достоверной межпопуляционной разницы не наблюдается.

Краниологическая характеристика исследованных косуль (табл. 2) показывает, что череп у косуль северной популяции более вытянут (отношение общей длины к кондилобазальной $t=1{,}80$; отношение кондилобазальной длины к общей длине черепа $t=1{,}90$). Длина зубного ряда также изменяется в сторону увеличения, особенно нижней челюсти ($t=2{,}70$). Общая высота черепа и остальные показатели практически не меняются.

Таким образом, краткий сравнительный морфологический анализ экстерьерных и краниологических показателей у косуль северной и южной популяций показал, что косули северной популяции отличаются более высоким общим весом и большей высотой в плечах.

ЛИТЕРАТУРА

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М., «Высшая школа», 1961.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Куклин С. А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск, ОГИЗ, 1937.

Соколов И. И. Фауна СССР, т. 1, вып. 3. Копытные звери. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала. Свердловгиз, 1951.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

И. М. Хохуткин

ПОЛИМОРФИЗМ И СТУКТУРА ТАКСОНОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ ФАУНЫ СССР

Исследование внутривидовой изменчивости в аспекте концепции политипического вида немыслимо без знания популяционной структуры изучаемых видов. Поскольку таковая различна у разных животных, то важна ее сравнительная характеристика. В этом заключается одна из задач сравнительной систематики (Майр, 1968).

При сравнении различных видов используются иные признаки, нежели при феноменологическом описании популяций. В случае с наземными моллюсками при характеристике отдельных популяций, например рода *Bradybaena*, можно широко применять признаки закрученности раковины и различное сочетание типов окраски. При сравнении отдельных видов, как правило, принимаются во внимание форма и размеры раковины, поверхностная скульптура и т. п.

Такие различия в описании видов и популяций связаны с тем, что те или иные признаки, наблюдаемые в популяциях, повторяются у близких видов, образуя гомологичные полиморфные ряды, в то время как признаки иного порядка в целом довольно четко могут обрисовать облик определенного вида. Разумеется, это деление довольно условно и несет на себе печать типологической концепции; но факт разграничения видов (и подвидов) по комплексам признаков, отличных от таковых при описании популяций, остается.

Вопрос о взаимоотношениях таксономических категорий (вид-род), несмотря на «систематический» уклон проблемы в целом, рассматривался в экологическом аспекте (*Fischer* и др., 1943; *Williams*, 1944, 1947; *Dehalu*, *Leclercq*, 1951). Интересна фраза одного из этих исследователей о том, что несмотря на реальность взаимоотношений между количеством родов и видов, характер построения графиков, отражающих определен-

ные тенденции, субъективен (*Williams*, 1951). Тем не менее, благодаря огромному материалу и тщательно проведенной математической обработке, была установлена асимметрия в распределении видов в биотопах.

В несколько ином плане анализирует аналогичные данные Гептнер (1956, 1961, 1965). Он приходит к выводу, что асимметрия таксономических подразделений связана в известной мере с асимметрией географической изменчивости. По Гептнеру, главный показатель биологического прогресса — количество видов. И так как в силу выявленной асимметрии количество видов в немногих высших таксонах будет значительным, в этом направлении и надо ожидать дальнейшее поступательное движение на пути эволюционного прогресса. Основной метод такого анализа — сравнение изменчивости высших таксонов по количеству составляющих их видов.

Исследование взаимосвязи двух показателей — структуры таксонов и системы признаков «полиморфности» популяций — поможет полнее охарактеризовать изменчивость видов, используя в первую очередь количественный подход. Майр, считающий эту область достаточно новой, писал: «...прежде чем такие исследования можно будет поставить на количественную основу и использовать их для широких биологических обобщений, необходимо располагать гораздо более полными сведениями относительно географической изменчивости в различных группах животных» (1968, стр. 316). Вполне разделяя это мнение, мы считаем, что предварительный анализ накопленных данных поможет более глубокой разработке проблемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Анализ наземной малакофауны СССР, при котором использованы собственные материалы и данные трех монографий (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Лихарев, 1962; Riedel, 1966), был проведен следующим образом. В семействе учитывалось количество родов, подродов, а также монотипических родов. Было учтено количество видов, подвидов, поли- и монотипических видов, видов-двойников, а также географических изолятов. Кроме того подсчитывалось, сколько видов имеют то или иное число подвидов. Вычислялись индексы отношений всех категорий к количеству родов и видов в процентах и долях.

Из «нетаксономических» признаков принимались во внимание следующие: закрученность раковины (правая или левая), наличие определенного числа цветных спиральных полос на раковине («опоясанность» раковин) и зубов в устье (или их отсутствие) [1]. Подсчитывался процент видов семейства, имею-

[1] Поскольку рассматриваемые признаки являются элементарными, то определенная их когорта (например, «полосатые» — бесполосые раковины) может рассматриваться в качестве системы.

щих тот или иной признак, а также количество полиморфных видов. Поскольку ряд полиморфных видов имеет в своем составе популяции, обладающие одновременно несколькими признаками, сумма видов в таких когортах может превосходить количество видов в семействе.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ

Анализ данных, результаты которого приведены в нижеследующих таблицах, удобнее производить, сосредоточив основное внимание на семействах с большим числом видов. К таковым относятся семейства Stylommatophora: Pupillidae, (48 видов), Enidae (55), Clausiliidae (95)[2], Zonitidae (49)[3], Eulotidae (47)[4], Helicidae (81) и Limacidae (100).

Во всех этих семействах количество подвидов составляет от 53,1 до 91,6% от числа видов, за исключением Zonitidae (30,6%) и Limacidae (14%)[5].

В среднем по всем семействам Prosobranchia и Pulmonata у раковинных моллюсков приходится 0,64 подвида на вид, а с учетом слизней 0,53. Следовательно, изменчивость наземных моллюсков фауны СССР относительно небольшая. Однако в отдельных семействах этот индекс гораздо выше: Enidae — 0,84; Clausiliidae — 0,92. Незначительна она у хорошо изученного семейства Zonitidae — от 0,27 до 0,31 при учете данных разных источников (табл. 1).

---

[2] В некоторых случаях число видов в семействе могло быть увеличено на один-два за счет представителей иноземных видов какого-либо рода, которые имеют признак (например, правозакрученность), отсутствующий у других близких видов.

[3] Анализ данных монографий Риделя (Riedel, 1966) приводится для сравнения, и в основные таблицы включены лишь сведения по количеству изолятов.

[4] Латинские названия приведены по рассмотренным монографиям.

[5] При рассмотрении данных работы И. М. Лихарева и Е. С. Раммельмайер (1952) мы установили, что по всем приведенным там видам выделено лишь 8 подвидов, а в монографии И. М. Лихарева (1962) по Clausiilidae — 15 подвидов (15,8%). Учитывая, что в последней работе ряд вариаций был описан в качестве подвидов, мы рассмотрели количество вариаций и подвидов совместно. В тексте для краткости говорим только о количестве подвидов, подразумевая и количество вариаций. Такого рода операция, вероятно, не столь уж произвольна, как может показаться на первый взгляд. Так, в первой монографии на 49 видов зонитид приходится 15 вариаций (подвидов там вообще нет), а в монографии Риделя из 52 видов этого семейства выделено 11 подвидов и всего лишь 3 вариации (30,6 и 26,9% соответственно). Такое объединение помогло произвести анализ в первом приближении; в противном случае мы должны были бы ограничиться выводом о малой изменчивости моллюсков, тогда как в большинстве случаев речь идет о недостаточной изученности некоторых групп. В этой же связи нужно отметить и тот факт, что количество вариаций и подвидов по всем рассматриваемым семействам (294) незначительно отличается от числа синонимов (около 270), что говорит об объективной связи трудностей классификации с изменчивостью видов.

В какой связи изменчивость по этому показателю находится с количеством политипических видов в семействе? Наибольшее число политипических видов сосредоточено в семействах Enidae (41,8%) и Clausiliidae (43,2). Во всех «большевидовых» семействах количество политипических видов составляет для раковинных моллюсков в среднем 34,1%, а для всех моллюсков 28,2%, т. е. почти в два раза меньше количества подвидов. Таким образом, большая часть подвидов сосредоточена в относительно небольшом числе видов. В целом в рассматриваемых авторами семействах преобладают монотипические виды.

В той же таблице приведено распределение видов в зависимости от количества входящих в него подвидов. Большая часть видов (из имеющих подвиды) содержит по одному подвиду (15,2%); заключающие от двух до десяти подвидов составляют 13,1%. Количество видов, имеющих наибольшее число подвидов, приходится, в основном, на семейства с большим числом видов.

Наибольшее число видов-двойников сосредоточено в семействе Clausiliidae (54,7%); в нем на один вид приходится 2,19 географических изолята. Так же высок последний индекс в семействе Zonitidae (1,90). В среднем на один вид приходится 0,63 изолята. Следует отметить достаточно высокий индекс отношения подродов (на род) в семействах Zonitidae (0,75), Eulotidae (1,20), Helicidae (0,95), Limacidae (0,86), причем большинство исследованных подродов и родов не монотипичны. В среднем монотипические роды составляют 9,7% (см. табл. 1).

Подчеркнутые взаимосвязи наблюдаются и в семействах, имеющих незначительное число видов. В ряде из них индекс отношения подрод — род очень высок: от 1,00 до 3,00. Восемь семейств из семнадцати с малым числом видов имеют по одному подвиду в составе многих своих видов, шесть — по 40% и более политипических видов, три — свыше 30% видов-двойников.

Полиморфизм по закрученности раковин невысок: от 1,2 до 3,6% в семействах Enidae, Clausiliidae, Eulotidae и Helicidae (табл. 2). Данные о левой и правой закрученности различных видов встречаются во многих работах (Chemnitz, 1782, Standen, 1890а, б; Mayer, 1902; Künkel, 1903; Flach, 1907; Steenberg, 1911; Pelseneer, 1920а, б; Alkins, 1923; Crampton, 1924; Boycott, Diver, 1925; Hesse, 1927; Schlesch, 1928; Wächtler, 1929; Degner, 1950; Pain, 1953). Людвиг (Ludwig, 1932) обобщил результаты многих из этих исследований в монографии, посвященной проблеме «левого» и «правого» в живой природе. Однако даже с учетом этих данных мы получаем достаточно низкий процент инверсных форм в различных семействах (табл. 3).

Распределение таксономических и иных единиц ниже семейства

№ п. п.	Семейства и высшие таксоны	Роды	Подроды	Монотипические роды	Виды	Подвиды	Политипические виды	Виды-двойники
1	Cyclophoridae	3	0	33,3 (1)	3	0	0	0
2	Pomatiasidae	1	0	0	1	1,00 (1)	100 (1)	0
3	Acmidae	1	2,00 (2)	0	3	0,33 (1)	33,3 (1)	0
4	Ellobiidae	1	0	0	3	0,33 (1)	33,3 (1)	0
5	Succineidae	1	1,00 (1)	0	8	0,25 (2)	25,0 (2)	0
6	Cochlicopidae	1	1,00 (1)	0	1	3,00 (3)	100 (1)	0
7	Pupillidae	12	0,33 (4)	0	48	0,65 (31)	33,3 (16)	14,6 (7)
8	Valloniidae	3	1,00 (3)	0	8	0,38 (3)	37,5 (3)	0
9	Strobilopsidae	1	0	0	1	0	0	0
10	Enidae	15	0,47 (7)	13,3 (2)	55	0,84 (46)	41,8 (23)	29,1 (16)
11	Clausiliidae	25	0,60 (15)	20,0 (5)	95	0,92 (87)	43,2 (41)	54,7 (52)
12	Ferussaciidae	1	0	0	2	1,50 (3)	50,0 (1)	0
13	Oleacinidae	1	0	0	2	0	0	0
14	Endodontidae	2	0	0	5	0,60 (3)	60,0 (3)	0
15	Zonitidae	8	0,75 (6)	12,5 (1)	49	0,31 (15)	22,4 (11)	32,7 (16)
16	Daudebardiidae	1	3,00 (3)	0	7	0	0	0
17	Vitrinidae	2	2,00 (4)	0	7	1,43 (10)	57,1 (4)	57,1 (4)
18	Ariophantidae	1	0	0	5	0,40 (2)	40,0 (2)	40,0 (2)
19	Eulotidae	5	1,20 (6)	20,0 (1)	47	0,53 (25)	27,7 (13)	27,7 (13)
20	Helicidae	19	0,95 (18)	0	81	0,53 (43)	29,6 (24)	27,2 (22)

Таблица 1

в таксонах высшего порядка *

Изоляты	Количество видов с определенным числом подвидов										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0,33 (1)	100 (3)										
0	0	100 (1)									
0,33 (1)	66,7 (2)	33,3 (1)									
0,33 (1)	66,7 (2)	33,3 (1)									
0,38 (3)	75,0 (6)	25,0 (2)									
0	0	0	0	100 (1)							
0,31 (15)	66,6 (32)	16,7 (8)	12,5 (6)	2,1 (1)	0	0	0	0	2,1 (1)		
0	62,5 (5)	37,5 (3)									
2,00 (2)	100 (1)										
0,76 (42)	58,2 (32)	27,3 (15)	7,3 (4)	3,6 (2)	1,8 (1)	0	0	0	0	0	1,8 (1)
2,19 (208)	56,7 (54)	17,9 (17)	13,7 (13)	5,3 (5)	2,1 (2)	3,2 (3)	1,1 (1)				
0	50,0 (1)	0	0	50,0 (1)							
0	100 (2)										
0	20,0 (1)	60,0 (3)	20,0 (1)								
1,96 (102)	77,5** (38)	14,3 (7)	8,2 (4)								
0	100 (7)										
0	42,8 (3)	14,3 (1)	14,3 (1)	14,3 (1)	14,3 (1)						
0	60,0 (3)	40,0 (2)									
0	72,4 (34)	17,0 (8)	4,3 (2)	2,1 (1)	2,1 (1)	0	0	0	0	0	2,1 (1)
0	71,6 (58)	16,1 (13)	4,9 (4)	4,9 (4)	2,5 (2)						

№ п-п.	Семейства и высшие таксоны	Роды	Подроды	Монотипические роды	Виды	Подвиды	Политипические виды	Виды-двойники
21	Helicoidea	24	1,00 (24)	4,2 (1)	128	0,53 (68)	28,9 (37)	27,3 (35)
22	Arionidae	1	0	0	5	0,40 (2)	20,0 (1)	0
23	Philomycidae	1	0	100 (1)	1	0	0	0
24	Limacidae	14	0,86 (12)	7,1 (1)	100	0,14 (14)	8,0 (8)	22,0 (22)
25	Trigonochlamydidae	6	0	0	19	0,11 (2)	5,3 (1)	31,6 (6)
26	Слизни (№ 22—25)	22	0,55 (12)	9,1 (2)	125	0,14 (18)	8,0 (10)	22,4 (28)
27	Monotocardia (№ 1—3)	5	0,40 (2)	20,0 (1)	7	0,29 (2)	28,6 (2)	0
28	Basommatophora (№ 4)	1	0	0	3	0,33 (1)	33,3 (1)	0
29	Stylommatophora (№ 5—20)	96	0,79 (68)	9,4 (9)	421	0,65 (273)	34,2 (144)	31,4 (132)
30	Pulmonata (№ 4—20)	97	0,70 (68)	9,3 (9)	424	0,65 (274)	34,2 (145)	31,1 (132)
31	Prosobranchia+ Pulmonata (№1—20)	102	0,69 (70)	9,8 (10)	431	0,64 (276)	34,1 (147)	30,6 (132)
32	Раковинные моллюски и слизни	124	0,66 (82)	9,7 (12)	556	0,53 (294)	28,2 (157)	28,8 (160)

* Количество родов и видов в абсолютных числах, другие подразделе ство подродов и видов.

** По данным из монографии Риделя (Riedel, 1966): 44, 3 и 5 видов

Таким образом, наибольшее число полиморфных видов по инверсным формам обнаружено в семействах Enidae (13,1%) и Clausiliidae (7,2%); в других семействах их количество меньше (около 4,4%). В среднем по всем рассмотренным семействам они составляют 5,7%, а с учетом всех видов 4,3%. Эта цифра мало отличается от рассчитанной по меньшему количеству источников (1,1%). Общее число видов, полиморфных по инверсным формам, равно 25. Отчасти низкий процент полиморфных видов объясняется слабой изученностью многих из них. При исследовании относительно небольшого количества *Xeropicta krynickii* (Kryn) — 627 экз.— мы впер-

Изоляты	Количество видов с определенным числом подвидов										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	71,9 (92)	16,4 (21)	4,7 (6)	3,9 (5)	2,3 (3)	0	0	0	0	0	0,8 (1)
0	80,0 (4)	0	20,0 (1)								
0	100 (1)										
0	92,0 (92)	3,0 (3)	4,0 (4)	1,0 (1)							
0	94,7 (18)	0	5,3 (1)								
0	92,0 (115)	2,4 (3)	4,8 (6)	0,8 (1)							
0,29 (2)	71,4 (5)	28,6 (2)									
0,33 (1)	66,7 (2)	33,3 (1)									
0,64 (270)	65,8 (277)	18,8 (79)	8,3 (35)	3,8 (16)	1,7 (7)	0,7 (3)	0,2 (1)	0	0,2 (1)	0	0,5 (2)
0,64 (271)	65,7 (279)	18,9 (80)	8,3 (35)	3,8 (16)	1,7 (7)	0,7 (3)	0,2 (1)	0	0,2 (1)	0	0,5 (2)
0,63 (273)	66,0 (284)	19,0 (82)	8,1 (35)	3,7 (16)	1,6 (7)	0,7 (3)	0,2 (1)	0	0,2 (1)	0	0,5 (2)
0,49 (273)	71,7 (399)	15,2 (85)	7,4 (41)	3,1 (17)	1,3 (7)	0,5 (3)	0,2 (1)	0	0,2 (1)	0	0,4 (2)

ния — в процентах и долях от этого количества. Цифры в скобках — количе-

соответственно.

вые обнаружили у этого вида инверсную левую форму (одна особь).

Однако следует иметь в виду общую пониженную частоту инверсных форм у моллюсков. Отмечается всего лишь 135 правозавитых видов, среди которых встречаются левозавитые формы; по переднежаберным и легочным насчитывается 11 инверсных родов и 40 родов содержат инверсные виды (Pelseneer, 1920а, б; Ludwig, 1932). Если даже принять, что при дальнейшем изучении существенно увеличится количество полиморфных видов Pulmonata, то и тогда оно вряд ли превысит 1% от 40—60 тысяч видов.

Основное внимание следует обратить на существование инверсных форм в виде самостоятельных популяций. Вероятно,

№ п. п.	Семейства и высшие таксоны	Закрученность раковин		Опоясанность раковин или тела									
		Декстральная раковина	Полиморфные виды	Число полос									Полиморфные виды
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	
1	Cyclophoridae	66,7 (2)											
2	Pomatiasidae	100 (1)											
3	Acmidae	100 (3)											
4	Ellobiidae	100 (3)											
5	Succineidae	100 (8)											
6	Cochlicopidae	100 (1)											
7	Pupillidae	93,8 (45)		93,8 (45)	8,3 (4)	2,1 (1)	2,1 (1)						4,2 (2)
8	Valloniidae	100 (8)											
9	Strobilopsidae	100 (1)											
10	Enidae	92,7 (51)	3,6 (2)	92,7 (51)	7,3 (4)	1,8 (1)							1,8 (1)
11	Clausiliidae	2,1* (2)	2,1* (2)										
12	Ferussaciidae	100 (2)											
13	Oleacinidae	100 (2)											
14	Endodontidae	100 (5)											
15	Zonitidae	100 (49)											
16	Daudebardiidae	100 (7)											
17	Vitrinidae	100 (7)											
18	Ariophantidae	100 (5)											

Таблица 2

по «нетаксономическим» признакам, %

Зубной аппарат в устье										
Число зубов										Полиморфные виды
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
66,7 (2)	33,3 (1)									
100 (1)										
100 (3)										
0	0	33,3 (1)	66,7 (2)							
100 (8)										
100 (1)										
10,4 (5)	20,8 (10)	16,7 (8)	33,3 (16)	27,1 (13)	29,2 (14)	18,8 (9)	22,9 (11)	18,8 (9)	8,3 (4)	56,3 (27)
100 (8)										
0	0	0	0	0	0	0	100 (1)			
50,9 (28)	30,9 (17)	14,6 (8)	9,1 (5)	7,3 (4)	3,6 (2)	3,6 (2)	3,6 (2)	1,8 (1)	3,6 (2)	20,0 (11)
0	1,1 (1)	0	0	2,1 (2)	11,6 (11)	32,6 (31)	62,1 (59)	72,6 (69)	67,4** (64)	98,9 (94)
100 (2)	50,0 (1)									50 (1)
100 (2)										
100 (5)										
100 (49)										
100 (7)										
100 (7)										
100 (5)										

№ п. п.	Семейства и высшие таксоны	Закрученность раковин		Опоясанность раковин или тела									
		Декстральная раковина	Полиморфные виды	Число полос									Полиморфные виды
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	
19	Eulotidae	100 (47)	2,1 (1)	89,4 (42)	29,8 (14)	19,2 (9)	14,9 (7)	4,3 (2)					34,0 (16)
20	Helicidae	100 (81)	1,2 (1)	76,5 (62)	34,6 (28)	37,0 (30)	33,3 (27)	37,0 (30)	34,6 (28)	19,8 (16)	14,8 (12)	14,8 (12)	43,2 (35)
21	Helicoidea	100 (128)	1,6 (2)	81,3 (104)	32,8 (42)	30,5 (39)	26,6 (34)	25,0 (32)	21,9 (28)	12,5 (16)	9,4 (12)	9,4 (12)	39,8 (51)
22	Arionidae			20,0 (1)	20,0 (1)	80,0 (4)	20,0 (1)						20,0 (1)
23	Philomycidae						100 (1)						
24	Limacidae			7,0 (7)	5,0 (5)	22,0 (22)	16,0 (16)	5,0 (5)	4,0 (4)				12,0 (12)
25	Trigonochlamydidae				5,3 (1)		5,3 (1)	15,8 (3)					
26	Слизни (№ 22 — 25)			6,4 (8)	5,6 (7)	20,8 (26)	15,2 (19)	6,4 (8)	3,2 (4)				10,4 (13)
27	Monotocardia (№ 1—3)	85,7 (6)											
28	Basommatophora (№ 4)	100 (3)											
29	Stylommatophora (№5—20)	76,2 (321)	1,4 (6)										12,6 (53)
30	Pulmonata (№ 4—20)	76,4 (324)	1,4 (6)										12,5 (53)
31	Prosobranchia, + Pulmonata (№ 1—20)	76,6 (330)	1,4 (6)										12,3 (53)
32	Раковинные моллюски и слизни	81,8 (455)	1,1 (6)										11,9 (66)

* Расчет произведен от 97 видов.

** Кроме того, имеются следующие варианты количества зубов в 15—13,7 (13); 16—10,5 (10); 17—9,5 (9); 18—9,5 (9); 19—5,3 (5); 20—22—

видов Gastropoda, содержащих такие популяции, насчитывается около двадцати — тридцати. В заключение этого раздела подчеркнем, что полиморфизм по признаку закрученности раковины проявляется в основном среди «большевидовых» семейств.

Зубной аппарат в устье										
Число зубов										Полиморфные виды
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
85,1 (40)	6,4 (3)	6,4 (3)	8,5 (4)	4,3 (2)	2,1 (1)	2,1 (1)	2,1 (1)	2,1 (1)		6,4 (3)
88,9 (72)	2,5 (2)	6,2 (5)	2,5 (2)	0	0	0	0	0	1,2 (1)	1,2 (1)
87,5 (112)	3,9 (5)	6,3 (8)	4,7 (6)	1,6 (2)	0,8 (1)	0,8 (1)	0,8 (1)	0,8 (1)	0,8 (1)	3,1 (4)
										32,5 (137)
										32,3 (137)
										31,8 (137)
										24,6 (137)

устье: 10—53,7 (51); 11—43,2 (41); 12—31,6 (30); 13—23,2 (22); 14—21,1 (20); 3,2 (3). Цифры в скобках — количество видов.

Признак «опоясанности» проявляется в наличии на раковинах спиральных полос различной окраски и различной выраженности. В популяциях большинства видов отдельные особи имеют незначительное число полос, зачастую они вовсе отсут-

Таблица 3

Распределение видов, полиморфных по закрученности раковины, в высших таксонах

Семейства и высшие таксоны	Колич. видов	Полиморфные виды по инверсным формам, %
Pupillidae	50	4,2
Enidae	61	13,1
Clausiliidae	103	7,8
Ferussaciidae	2	50,0
Eulotidae	48	4,3
Helicidae	84	4,9
Stylommatophora	442	5,7
Pulmonata	445	5,6
Prosobranchia и Pulmonata	452	5,5
Раковинные моллюски и слизни	577	4,3

ствуют; в популяциях других видов все особи имеют большое число полос, а также ряды спирально расположенных цветных пятен, чередующихся с ними. Наиболее яркое выражение этот признак находит в надсемействе Helicoidea: у 92 видов (71,9%) на раковине есть полосы, а популяции 51 вида (39,8%) полиморфны по данному признаку. Очень незначительно этот признак проявляется у Cyclophoridae, Pupillidae и Enidae (см. табл. 2).

Таблица 4

Распределение видов Eulotidae в зависимости от вариантов окраски, %

Колич. видов в семействе	Варианты окраски	Число полос				
		0	1	2	3	4
47	Виды с темной и белой полосой	76,6	44,7	21,3	14,9	4,3
47	Виды только с темной полосой	89,3	29,8	21,3	14,9	4,3
40*	Виды с темной полосой	90,0	29,8	25,0	17,5	5,0
37**	Виды с темной полосой	86,5	37,8	27,0	18,9	5,4

* Виды, имеющие белую полосу, исключены.
** Виды, отнесенные впоследствии к Helicidae, исключены.

Таблица 5

«Опоясанность» раковин некоторых видов надсемейства Helicoidea

Вид	Число цветных спиральных полос							
	0	1	2	3	4	5	6	от 7 до 21
Bradybaena fruticum	+	+	+*	+*	—	—	—	—
Br. schrencki	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. arcasiana	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. fragilis	+	—	—	—	—	—	—	—
Br. maacki	—	—	+	+	—	—	—	—
Br. ussuriensis	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. middendorffi	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. dieckmanni	+	—	—	—	—	—	—	—
Br. duplocincta	+	×	+	+	+	—	—	—
Br. paricincta	+	+	+	×	+	—	—	—
Br. lantzi	+	+	+	+	+	—	—	—
Br. almaatini	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. phaeozona	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. skwortzowi	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. dichrozona	—	—	+	—	—	—	—	—
Br. ravida	+	—	—	—	—	—	—	—
Br. selskii	+	+	×	+	—	—	—	—
Br. tomyris	+	—	—	—	—	—	—	—
Br. duensis	—	+	—	—	—	—	—	—
Br. weyrichii	—	+	+	+	—	—	—	—
Br. strelkovi	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. pavlovskii	—	—	+	—	—	—	—	—
Br. likharevi	—	—	+	—	—	—	—	—
Br. anachoretica	—	—	+	—	—	—	—	—
Br. bilaticincta	—	+	—	—	—	—	—	—
Br. necopinatus	+	+	—	—	—	—	—	—
Br. plectotropis	+	+	+	—	—	—	—	—
Fruticocampylaea narzanensis	+*	+	+	+*	+*	—	—	—
Caucasotachea atrolabiata	—	—	—	—	+	+*	+*	—
Xeropicta krynickii	+	—	—	—	—	+	+	+

Примечания. 1. Знак «+» — наличие признака; «—» — отсутствие; «×» — вероятное наличие признака; «*» — впервые отмечено для вида.

2. Таблица составлена нами на основании собственных материалов и литературных источников. Систематическое положение некоторых видов Bradybaena остается неясным до сих пор. Поэтому мы не учитывали некоторые надвидовые и подвидовые категории, а также формы, резко отличающиеся по окраске от основной массы видов. Приведены те виды, которые описаны у разных авторов. У *C. atrolabiata* была принята во внимание дополнительная полоса, проходящая под швом предпоследнего оборота. У *X. krynickii* точное количество полос ранее не учитывалось.

Необходимо помнить, что эти полосы могут иметь различный характер: кроме спиральных цветных, существуют спиральные белые полосы. Последние иногда имеют самостоятельное значение на более темном фоне; у других видов они возникают за счет того, что на белом фоне лежит очень широкая

Распределение видов по окраске

№ п. п.	Семейства и высшие таксоны	Цвет раковины или тела										
		Белый	Желтый	Красный	Коричневый	Черный	Зеленый	Голубой	Оранжевый	Фиолетовый	Прочие цвета	Полиморфные виды
1	Cyclophoridae	33,3 (1)	33,3 (1)	33,3 (1)	33,3 (1)	100 (3)						66,7 (2)
2	Pomatiasidae			100 (1)		100 (1)						100 (1)
3	Acmidae	33,3 (1)	33,3 (1)	66,7 (2)	66,7 (2)							66,7 (2)
4	Ellobiidae	100 (3)										
5	Succineidae	25,0 (2)	75,0 (6)	25,0 (2)	12,5 (1)	12,5 (1)	37,5 (3)					50,0 (4)
6	Cochicopidae	100 (1)	100 (1)	100 (1)								100 (1)
7	Pupillidae	8,3 (4)	50,0 (24)	25,0 (12)	58,3 (28)	4,2 (2)	2,1 (1)					37,5 (18)
8	Valloniidae	12,5 (1)	37,5 (3)	12,5 (1)	50,0 (4)	25,0 (2)	12,5 (1)					37,5 (3)
9	Strobilopsidae				100 (1)							
10	Enidae	45,5 (25)	38,1 (21)	14,5 (8)	41,8 (23)	47,3 (26)		3,6 (2)			7,3 (4)	56,4 (31)
11	Clausiliidae	7,4 (7)	38,9 (37)	40,0 (38)	77,9 (74)	40,0 (38)	16,8 (16)			1,1 (1)	4,7 (4)	85,3 (81)
12	Ferussaciidae	100 (2)	50,0 (1)									50,0 (1)
13	Oleacinidae		100 (2)									
14	Endodontidae	20,0 (1)	60,0 (3)	60,0 (3)	80,0 (4)	60,0 (3)	20,0 (1)					60,0 (3)
15	Zonitidae	38,8 (19)	36,7 (18)	14,3 (7)	22,5 (11)	14,3 (7)	26,5 (13)				2,0 (1)	32,7 (16)
16	Daudebardiidae	28,6 (2)	71,4 (5)	28,6 (2)		14,3 (1)	14,3 (1)			14,3 (1)		28,6 (2)
17	Vitrinidae	28,6 (2)	57,1 (4)	14,3 (1)	14,3 (1)	14,3 (1)	28,6 (2)					28,6 (2)
18	Ariophantidae	20,0 (1)	80,0 (4)		20,0 (1)	20,0 (1)	40,0 (2)					60,0 (3)
19	Eulotidae	29,8 (14)	61,7 (29)	25,5 (12)	40,4 (19)	17,0 (8)	38,3 (18)	2,1 (1)			10,7 (5)	55,3 (26)

Таблица 6

и наличию губы и киля, %

Цвет устья, губы и слизи								Губа		
Белый	Желтый	Красный—оранжевый	Коричневый	Черный	Голубой	Палевый	Полиморфные виды	Наличие губы	Полиморфные виды	Наличие киля
								66,2 (2)		
								31,3 (1)		
	100 (1)	100 (1)							100 (1)	
31,3 (15)			4,2 (2)				54,2 (26)			31,3 (15)
62,5 (5)								50,0 (4)		12,5 (1)
100 (1)										100 (1)
67,3 (37)	10,9 (6)		5,5 (3)	1,8 (1)	1,8 (1)			87,3 (48)	9,1 (5)	14,5 (8)
70,5 (67)	1,1 (1)	6,3 (6)	37,9 (36)	8,4 (8)			24,2 (23)	25,3 (24)	34,7 (33)	76,6 (73)
								60,0 (3)		20,0 (1)
6,4 (3)								6,4 (3)		
								100 (7)		
										14,3 (1)
20,0 (1)								20,0 (1)		
31,9 (15)		4,3 (2)	4,3 (2)			2,1 (1)	12,8 (6)	57,4 (27)	2,1 (1)	21,3 (10)

№ п. п.	Семейства и высшие таксоны	Цвет раковины или тела										
		Белый	Желтый	Красный	Коричневый	Черный	Зеленый	Голубой	Оранжевый	Фиолетовый	Прочие цвета	Полиморфные виды
20	Helicidae	50,6 (41)	60,5 (49)	28,4 (23)	32,1 (26)	54,3 (44)	6,2 (5)	3,7 (3)		1,2 (1)	2,5 (2)	64,2 (52)
21	Helicoidea	43,0 (55)	60,9 (78)	27,3 (35)	35,2 (45)	40,6 (52)	25,8 (23)	3,1 (4)		0,8 (1)	2,4 (7)	60,9 (78)
22	Arionidae		60,0 (3)	40,0 (2)	60,0 (3)	60,0 (3)			20,0 (1)			80,0 (4)
23	Philomycidae		100 (1)		100 (1)	100 (1)						100 (1)
24	Limacidae	13,0 (13)	34,0 (34)	9,0 (9)	3,0 (3)	68,0 (68)	2,0 (2)	7,0 (7)	7,0 (7)		2,0 (2)	53,0 (53)
25	Trigonochlamydidae	10,5 (2)	31,6 (6)		15,8 (3)	63,2 (12)		21,1 (4)				10,5 (2)
26	Слизни (№22—25)	12,0 (15)	30,4 (38)	8,8 (11)	8,0 (10)	67,3 (84)	1,6 (2)	8,8 (11)	6,4 (8)	0,8 (1)	1,6 (2)	47,9 (60)
27	Arionidae	40,0 (2)	40,0 (2)			40,0 (2)			20,0 (1)			
28	Limacidae	29,0 (29)	17,0 (17)	12,0 (12)	12,0 (12)	29,0 (29)	1,0 (1)	6,0 (6)	6,0 (6)	1,0 (1)	3,0 (3)	
29	Trigonochlamydidae	52,6 (10)			10,5 (2)	68,4 (13)		5,3 (1)	5,3 (1)			
30	Слизни (№ 27 — 29)	32,5 (41)	20,0 (25)	9,6 (12)	11,2 (14)	36,0 (45)	0,8 (1)	8,8 (11)	6,4 (8)	0,8 (1)	1,6 (2)	
31	Monotocardia (№ 1—3)	28,6 (2)	28,6 (2)	57,1 (4)	42,9 (3)	57,1 (4)						71,5 (5)
32	Basommatophora (№ 4)	100 (3)										
33	Stylommatophora (№ 5—20)	29,1 (122)	49,1 (206)	26,2 (110)	46,0 (193)	35,5 (149)	11,4 (48)					57,8 (243)
34	Pulmonata (№ 4—20)	29,6 (125)	48,7 (206)	26,0 (110)	45,6 (193)	35,2 (149)	11,4 (48)					57,5 (243)
35	Prosobranchia+ Pulmonata (№ 1—20)	29,5 (127)	48,4 (208)	26,5 (114)	45,6 (196)	11,2 (48)	35,6 (153)					57,7 (248)
36	Раковинные моллюски и слизни	25,6 (142)	44,3 (246)	22,5 (125)	37,1 (206)	42,5 (236)	9,0 (50)	3,4 (19)	1,4 (8)	3,6 (2)	4,5 (25)	55,5 (308)

Примечание. Окраска верхней и нижней сторон тела слизней физме окраски слизней рассмотрены совместно. В колонку «прочие цвета» ках — количество видов.

Цвет устья, губы и слизи								Губа		
Белый	Желтый	Красный—оранжевый	Коричневый	Черный	Голубой	Палевый	Полиморфные виды	Наличие губы	Полиморфные виды	Наличие киля
58,0 (47)	2,5 (2)	11,1 (9)	8,6 (7)	7,4 (6)	1,2 (1)		8,6 (11)	48,1 (39)	14,8 (12)	9,9 (8)
48,4 (62)	1,6 (2)	8,6 (11)	7,0 (9)	4,7 (6)	0,8 (1)	0,8 (1)	10,2 (17)	51,6 (66)	10,2 (13)	14,1 (18)
60,0 (3)	40,0 (2)	20,0 (1)					40,0 (2)			
10,0 (10)	3,0 (3)	1,0 (1)					1,0 (1)			
10,4 (13)	4,0 (5)	1,6 (2)					2,4 (3)			
								42,8 (3)		
									41,0 (172)	27,9 (117)
									40,7 (172)	27,7 (117)
									40,7 (175)	27,2 (117)
									31,5 (175)	21,1 (117)

различна, поэтому она была представлена раздельно. Данные о полимор-
входят: оливковый, лиловый, палевый, перламутровый. Цифры в скоб-

темноокрашенная полоса. Не вдаваясь в подробности происхождения темных и собственно белых полос (и их фона), отметим, что распределение видов по типам такой окраски нужно производить раздельно. В табл. 4 приведены разные варианты распределения видов Eulotidae при различном характере окраски полос.

Ряды распределения носят более «компактный» характер, когда рассматриваются виды с однородными признаками окраски полос (три последние строки таблицы), но и эти ряды видов не соответствуют теоретически ожидаемым на 20—30%.

Обратившись к соответствующим источникам, мы устанавливаем, что в близком семействе Helicidae в некоторых родах преобладают «белополосые» виды. И. М. Лихарев (1955), изучая анатомические особенности некоторых из таких видов, установил, что они относятся к родам *Zenobiella* и *Trichia* семейства Helicidae. Он же подчеркнул и существенную разницу в окраске их раковин. Таким образом, ряды параллельной изменчивости достаточно надежны в качестве критерия при выяснении систематического положения близких видов.

В табл. 5 приведены ряды параллельной изменчивости по признаку «опоясанности» на примере ряда видов Helicoidea.

Зубной аппарат устья характеризуется наибольшим разнообразием в семействе Clausiliidae; затем следуют Enidae и Pupillidae; меньшее число видов и с меньшим числом зубов встречается у Ellobiidae, Strobilopsidae, Ferussaciidae, Heliciodea [6]. Наибольшее число полиморфных видов встречается у Clausiliidae (98,9%) и Pupillidae (56,3%); затем у Enidae и всех остальных. Среди всех раковинных моллюсков по этому признаку полиморфные виды в среднем составляют 31,8%. Наибольшее разнообразие по зубному аппарату встречается в основном в тех семействах, где менее полно выражен признак «опоясанности». Из 9 семейств с «зубатыми» формами 5 имеют большое число видов, а по признаку «опоясанности» виды распределились в 4 семействах с большим числом видов.

Подытоживая вышеизложенное в отношении трех групп признаков, приходим к выводу о том, что среди семейств с наибольшим числом видов встречается и наибольшее число полиморфных видов. У представителей семейства Zonitidae раковина вообще не имеет этих признаков. В трех случаях, когда виды определенного семейства или не полиморфны или незначительно изменчивы по одной из групп признаков, то они в высокой степени изменчивы по другой группе признаков. Наибольшая изменчивость по признаку закрученности проявляется в основном в тех семействах, где отмечается полиморфизм по иным системам признаков.

---

[6] Учитывались также виды, имеющие зубы лишь в определенном возрасте.

По цвету раковины виды разнообразны в большей степени, чем по всем остальным признакам (табл. 6). Почти все семейства с большим числом видов содержат больше половины видов, полиморфных по окраске раковины. Полиморфизм по окраске тела очень высок в трех из четырех семейств слизней. Имеются и виды, полиморфные по окраске слизи. Что касается окраски устья и губы, а также наличия или отсутствия последней, то наибольшее разнообразие встречается среди Enidae, Clausiliidae и Helicoidea; здесь же встречаются и полиморфные виды. Киль имеется у видов с достаточно прочной раковиной, полиморфизм по этому признаку у них не выявлен.

Следует отметить, что в силу ряда причин системы этих признаков поддаются анализу с меньшей степенью точности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении географической изменчивости мы сталкиваемся с двумя категориями признаков, используемых для описания видов и характеристики популяций. Поскольку принципиальной разницы между этими категориями признаков нет, то их совместный анализ хорошо дополняет друг друга и не только способствует количественному исследованию внутривидовой изменчивости, но и позволяет провести сравнительное описание различных видов животных (Гептнер, 1956, 1961, 1965; Майр, 1968; Береговой, 1969, и др.).

При всей неполноте данных по изменчивости ряда групп животных показатель «количество видов и подвидов» является достаточно удобным и надежным стандартом сравнительной характеристики животных разных групп. Об этом в частности свидетельствует следующий факт: количество политипических видов рода *Clausilia,* приводимое Реншем (Rensch, 1933), точно совпадает с таковым в семействе Clausiliidae, полученным при анализе иного источника и для видов, обитающих в ином районе (43,2%). Эта цифра хорошо соответствует количеству политипических видов рода *Cypraea* — 50,9% (F. Schilder, M. Schilder, 1938). В среднем у изученных нами моллюсков фауны СССР отмечается 0,53 подвида на вид и в целом преобладают монотипические виды (71,8%). Являются ли эти величины характерными для «северной» фауны или они свойственны вообще всем моллюскам, сказать пока затруднительно. Во всяком случае, в отдельных семействах наблюдается высокая степень изменчивости, и она сопоставима с другими группами животных (сводку данных см. у Майра, 1968). Достаточно интересным показателем является количество географических изолятов. По Майру (1968), от части периферических изолятов образуются новые виды. Наибольшее их число мы встречаем в семействах Clausiliidae, Zonitidae и Enidae, т. е. в тех, где наблюдается значительное число видов.

Совместный анализ показателей различной таксономической значимости позволяет установить интересные и важные факты. В семействе Zonitidae резко преобладают монотипические виды (77,6%), в том же семействе на 8 родов приходится 6 подродов[7]. Аналогичная картина наблюдается в семействе Limacidae — на 14 родов приходится 12 подродов, а количество монотипических видов составляет 92%.

Вероятно, нет нужды вдаваться в подробности дискуссии о правомочности существования тех или иных категорий (подвид, полувид, надвид). По этому вопросу имеется достаточное число противоречивых точек зрения, высказанных компетентными авторами (Терентьев, 1957; Amadon, 1966; и др.). Нет, однако, сомнения в том, что вид выступает в качестве системы (Вавилов, 1967). Поэтому он соподчинен с системами низшего и высшего рангов (Шмальгаузен, 1968; Майр, 1968), и это находит свое отражение в структуре систематических категорий. Проведя анализ последних, можно отметить переход всей системы на более высокий (или низкий) уровень, и существо дела не изменится от того, как при этом будут названы эти категории.

Распределение низших категорий в таксонах высшего порядка в целом способствует исследованию изменчивости, и чем ниже по иерархической лестнице мы будет опускаться, тем больше приближаемся к изучению процесса видообразования. Анализируя количество и распределение категорий ниже вида, мы занимаемся внутривидовой изменчивостью точно так же, как и при исследовании полиморфизма популяций (Ford, 1940).

В этой же связи очень удачен термин Л. С. Степаняна (1970) «ex-conspecies» — «былой единый вид», ибо, анализируя высшие категории, мы сталкиваемся с потерей некоторых звеньев (вымершие виды) в бывших, ныне застывших системах.

В заключение отметим, что в тех семействах наземных моллюсков, где встречается наибольшее число подвидов и вариаций, достаточно высок процент политипических видов. В основном это семейства с большим числом видов. Наибольшая степень изменчивости по системам признаков, характеризующих популяции и наибольшее число полиморфных видов, наблюдается в этих же семействах. Желателен дальнейший анализ данных в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

Береговой В. Е. Географическая изменчивость и популяционная структура вида. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 71.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 26, вып. 3. М., «Наука», 1967.

[7] По Риделю (Riedel, 1966), среди кавказских Zonitidae на 9 родов приходится 8 подродов.

Гептнер В. Г. О числе видов в фауне СССР и об отношении ее к мировой фауне. — Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 12.
Гептнер В. Г. О структуре надвидовых систематических групп. — Тезисы докладов I Всесоюзного совещания по млекопитающим, т. 3. М., 1961.
Гептнер В. Г. Структура систематических групп и биологический прогресс. — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 9.
Лихарев И. М. К систематическому положению некоторых среднеазиатских наземных моллюсков — Труды Зоол. ин-та, 1955, т. 21.
Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae).— Фауна СССР. Моллюски, т. 3, вып. 4. М.—Л., Изд-вс АН СССР, 1962.
Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР. Определители, № 43. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1952.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.
Степанян Л. С. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения. — Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 5.
Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. — Вест. ЛГУ, 1957, № 21.
Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. — Кибернетика в монографиях, вып. 4. Новосибирск, «Наука», 1968.
Alkins W. E. Clausilia bidentata (Ström.) m. dextrorsum in lake Lancashire.— J. Conch. Leeds, 1923, vol. 17.
Amadon D. The superspecies concept.— Systematic Zoology, 1966, vol. 15, N 3.
Boycott A. E., Diver C. Sinistral Helix nemoralis at Bundoran.— Irish Nats. J. Belfast, 1925, vol. 1.
Chemnitz J. H. Nachricht von der Fortpflanzung der linksgewundenen Weinbergschnecken.— Naturforsch., 1782, bd. 17.
Crampton H. E. The coincident production of dextral and sinistral young in the land-gastropod Partula.— Science, 1924, vol. 59.
Degner E. Zuchtversuche mit Laciniaria biplicata Mtg. monstr. dextrorsa (Gastropoda, Pulmonata).— Ergebn. Probl. Zool. (Klatt.— Festschr.), 1950.
Dehalu M., Leclercq J. Application de series logarithmiques de Fischer — Williams a la classification des Hymenopteres crabroniens.— Ann. Soc. roy zool. Belg., 1951, vol. 82.
Fischer R. A., Corbet A. E., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.— J. anim. ecol., 1943, vol. 12.
Flach E. Über eine rechtsgewundene Rasse der Clausilia (Papillifera) leucostigma Rossm.— Mitt. Naturwiss. Ver. Ashaffenburg, 1907, vol. 6.
Ford E. B. Polymorphism and taxonomy.— The New Systematics, Clar. Press, Oxford, 1940.
Hesse P. Über rechtsgewundene Clausilien.— Arch. Mollk. 1927, Bd 59.
Künkel K. Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken (Helix pomatia).— Zool. Anz., 1903, bd. 26.
Lüdwig W. Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen mit einem Anhang Rechts-Links-Merkmale der Pflanzen. Berlin., Verl. J. Springer, 1932.
Mayer A. G. Some species of Partula from Tahiti. A study on variation.— Mem. Comp. Zool. Cambridge, 1902, vol. 26.
Pain T. Sinistrality in Achatina fulica Bowdich.— J. Conch., London, 1953, N 23.
Pelseneer P. Les variations chez les Mollusques.— Mém. Acad. roy. Belg. Sci., 1920a, vol. (2), 5.
Pelseneer P. L'inversion chez les Mollusques au point the vue de la variation et de l'hérédité.— Bull. sci Franc.-Belg., 1920б, 48.
Rensch B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem.— Verh. Deutsch. Zool. Ces. Köln., 1933.
Riedel A. Zonitidae (excl. Daudebardiinae) der Kaukasusländer (Gastropoda) — Ann. zool., 1966, vol. 24, N 1.

Schilder F. A., Schilder M. Prodrome of a monograph on living Cypraeidae.— Proc. Malac. Soc., 1938, vol. 23.

Schlesch H. Nachtrag zu „Über Abnormitäten der Färbung, der Windungsrichtung und der Gehäusebildung bei den Clausiliiden." — Arch. Mollk., 1928, vol. 60.

Standen R. Sinistral Helix nemoralis in Lancashire.— J. Conch., 1890a.

Standen R. Helix aspersa monstr. sinistrosum in Lancashire.— J. Conch., 1890б.

Steenberg C. M. Blöddyr. 1. Lanshegle. Danmarks Fauna, 10, Gads Forl. Köbenhavn, 1911.

Wächtler W. Anatomie und Biologie der augenlosen Landlungenschnecke Caecilioides acicula Müll.— Z. Morph. Ökol. Tiere, 1929, Bd. 13.

Williams C. B. Some application of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems.— J. Ecol., 1944, vol. 32.

Williams C. B. The logarithmic series and its application to biologic problems.— J. Ecol., 1947, vol. 34, N 2.

Williams C. B. A note on the relative sizes of genera in the classification of animals and plants.— Proc. Linn. Sos. Lond., 1951, vol. 162.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ · 1975

Т. Г. Сазикова

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ДИКИХ И ДОМАШНИХ ПТИЦ

Изучение закономерностей возрастных изменений комплекса интерьерных признаков животных и, в частности, птиц особый интерес представляет по той причине, что характер этого процесса более полно отражает экологическую специфику вида, нежели признаки только взрослых животных (Шварц, 1958; Добринский, 1966). Результаты исследований в этом направлении отражены в работах С. С. Шварца (1958), Н. С. Аноровой (1965), Л. Н. Добринского (1962, 1964, 1966), С. Г. Пегельман и Е. С. Лысова (1971) и др. Возрастная изменчивость морфофизиологических признаков у важного промыслового вида — белой куропатки — подробно изучена Р. Н. Ворониным (1972).

Однако в большинстве названных работ рассматривается лишь общая направленность возрастных изменений внутренних органов. Детальное же выяснение вопроса о зависимости морфофизиологических признаков от экологических особенностей птиц на разных этапах их развития затрудняется из-за отсутствия методик, позволяющих с достаточной точностью определять возраст птиц (особенно после достижения молодыми птицами размеров взрослых особей).

Определенный интерес как с теоретической, так и с практической точек зрения представляет изучение в сравнительном плане возрастной изменчивости комплекса морфофизиологических признаков у близких в систематическом отношении диких и домашних птиц. Работы подобного рода могут способствовать решению вопроса о влиянии доместикации на характер возрастной динамики интересующих нас показателей. Это позволит оценить в количественном и качественном отношении воздействие условий среды на формирование внутренних органов в разные стадии развития организма.

Нами прослежены возрастные изменения относительного веса сердца, печени, почки, поджелудочной железы, желудка, селезенки, головного мозга, летательной мускулатуры и мускулатуры ноги в процессе эмбрионального и постэмбрионального развития у белых леггорнов. При препарировании органов и вычислении их относительного веса мы руководствовались рекомендациями, данными в монографии С. С. Шварца и др. (1968). В характере возрастной изменчивости величин интерьерных признаков самцов и самок существенных различий нет. Поэтому нами обсуждается материал лишь по самцам. Для сравнения использованы аналогичные материалы по белой куропатке (Воронин, 1972).

Анализ таблицы показывает, что куропатки и леггорны существенно отличаются как по характеру возрастных изменений некоторых морфофизиологических показателей, так и по их величине. Относительный вес сердца у белых куропаток непрерывно увеличивается в течение эмбрионального и постэмбрионального периодов развития. Уже у однодневных птенцов рассматриваемый показатель достигает значительной величины. Это объясняется экологическими особенностями выводковых птиц, птенцы которых ведут активный образ жизни уже с первых дней жизни. Однако у леггорнов отмеченная закономерность оказалась нарушенной — величина индекса сердца в процессе развития существенно снижается. В результате у взрослых леггорнов относительный вес сердца оказывается в 2,5 раза ниже, чем у белых куропаток. Предположительно это можно связать с влиянием доместикации.

Характер возрастных изменений величины индекса летательной мускулатуры у леггорнов и белых куропаток одинаков: в процессе онтогенеза этот показатель непрерывно возрастает. Однако имеются и существенные различия. Однодневные цыплята леггорнов обладают очень невысоким относительным весом этой группы мышц (всего 5,1‰). В течение последующих 10 дней идет очень интенсивное нарастание массы летательной мускулатуры (индекс возрастает более чем в пять раз); в дальнейшем темпы роста значительно снижаются. Птенцы белой куропатки уже к моменту вылупления характеризуются сравнительно хорошо развитой летательной мускулатурой (21‰ у однодневных птенцов). Темпы нарастания массы летательной мускулатуры в постэмбриогенезе у птенцов белой куропатки остаются высокими вплоть до достижения ими размеров взрослой птицы. Относительный вес летательной мускулатуры у взрослых белых куропаток более чем в два раза выше по сравнению с курами (120,6 против 50,9%).

Характер возрастной изменчивости другой изученной нами группы локомоторной мускулатуры у кур и куропаток различен. Если у первых в процессе постэмбрионального развития относительный вес мускулатуры ноги увеличивается постепенно,

Возрастные изменения веса тела (г) и относительных размеров (%₀) внутренних органов самцов белого леггорна и белой куропатки *

Показатели	Возраст, дни							
	Эмбрионы		Птенцы					Взрослые птицы
	10	18	1	10	20	30	60	
Белый леггорн								
Вес тела	4,9	24,8	39,8	78,1	150,6	287,4	699,8	2065,8
Сердце	7,7	6,2	6,0	5,9	5,8	4,8	3,8	4,7
Печень	18,1	19,6	45,4	29,2	29,1	27,6	23,6	14,9
Почка	—	—	5,5	5,2	5,1	5,0	4,7	2,0
Поджелудочная железа	—	—	3,5	5,6	5,5	5,0	4,1	2,0
Желудок	20,4	48,3	55,4	65,0	57,1	49,0	38,2	16,4
Селезенка	—	—	0,7	0,7	1,2	1,9	1,7	1,2
Головной мозг	55,9	32,5	25,0	16,2	10,8	6,4	3,5	1,8
Летательная мускулатура	—	—	5,1	27,0	28,2	34,4	42,0	50,9
Мускулатура ноги	—	—	14,0	15,9	21,7	24,1	26,7	38,0
Белая куропатка								
Вес тела	7,7	11,6	13,9	45,5	115,5	216,0	593,5	698,8
Сердце	7,8	9,6	9,5	10,9	10,5	8,8	12,0	12,5
Печень	15,5	23,8	31,9	39,1	48,1	38,7	26,1	24,0
Почка				7,1	8,2	7,9	5,7	4,7
Поджелудочная железа				5,2	5,2	7,0	3,6	2,6
Желудок	24,5	24,8	48,1	49,6	40,1	46,9	35,8	26,7
Селезенка				0,5	0,9	1,6	0,8	0,8
Головной мозг	47,8	32,0	27,9	19,0	12,1	9,8	4,8	4,2
Летательная мускулатура	26,3	30,5	21,9	41,0	81,5	83,7	117,8	120,6
Мускулатура ноги		48,4	49,1	45,2	44,4	43,2	45,1	46,5

* В каждой возрастной группе исследовано по 25 экземпляров.

то у белых куропаток наблюдается изометрический рост массы тела и массы этой группы мышц (индекс остается практически неизменным на протяжении всего периода развития птиц). Причем уже у только что вылупившихся птенцов белых куропаток индекс мускулатуры ноги значительно выше, нежели у взрослых кур (49,1 против 38,0%). Однодневные цыплята курицы обладают более низким индексом мускулатуры ноги по сравнению с птенцами белой куропатки этого же возраста (соответственно 14,0 и 49%).

Ход возрастных изменений относительных размеров органов, функционально связанных с пищеварением, у кур и куропаток однотипен. Различия выражаются лишь в том, что относительный вес печени достигает наивысшего развития у однодневных цыплят леггорна, тогда как у птенцов белой куропатки лишь в двадцатидневном возрасте. Восемнадцатидневные эмбрионы кур и цыплята на ранних этапах постэмбрионального развития (1—10 дней) обладают более сильно развитой мускулатурой желудка, чем эмбрионы и птенцы белой куропатки этого же возраста.

Характер возрастной изменчивости относительных размеров остальных изученных органов (почки, поджелудочной железы, селезенки и головного мозга) у сравниваемых видов одинаков.

В целом анализ полученных нами данных свидетельствует о наличии очень четкой корреляции между характером возрастной изменчивости морфофизиологических признаков птиц и их экологическими особенностями на разных этапах развития. Можно предполагать, что процесс доместикации может существенно влиять не только на изменение относительных размеров внутренних органов, но и на характер их возрастной изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

Анорова Н. С. Возрастные изменения у птиц. — Орнитология, вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Воронин Р. Н. Эколого-морфологический анализ популяции белой куропатки Большеземельной тундры. Автореф. дисс. Свердловск, 1972.

Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. дисс. Свердловск, 1962.

Добринский Л. Н. К вопросу о возрастной изменчивости интерьерных признаков птиц. — Тезисы докладов совещания «Внутривидовая изменчивость и микроэволюция». Свердловск, 1964.

Добринский Л. Н. Возрастная изменчивость интерьерных признаков птиц. — Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966.

Пегельман С. Г., Лысов Е. С. Возрастные изменения величины мозга птиц. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1971, № 6.

Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

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.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Н. Большаков, А. Г. Васильев. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала 3

Н. Г. Евдокимов. Изменчивость лесной и желтогорлой мышей на Южном Урале в связи с проблемой гибридных популяций . . 32

А. В. Покровский, И. А. Васильева, Н. А. Лобанова. Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов 39

В. А. Обидина. Серебристая полевка на северной границе ареала (заповедник Аксу-Джабаглы) 63

Е. С. Некрасов. Особенности сезонной жизнедеятельности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал) . . 75

Л. П. Шарова. Видовой состав и популяционная изменчивость землероек (род *Sorex*) степных боров Зауралья и Казахстана . . . 91

Н. Г. Смирнов. О направлении изменчивости краниологических признаков южноуральских лесных куниц в голоцене 98

Ю. М. Малафеев. Возрастная и половая изменчивость некоторых морфологических признаков рыси на Среднем Урале . . . 106

А. А. Киселев. К морфологической характеристике косули двух популяций на Урале 112

И. М. Хохуткин. Полиморфизм и структура таксонов наземных моллюсков фауны СССР 116

Т. Г. Сазикова. Возрастная изменчивость некоторых морфофизиологических признаков у диких и домашних птиц 139

УДК 599. 323.4+591.52

Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала. Большаков В. Н., Васильев А. Г. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

На южной границе ареала (Оренбургская область) проведено изучение пространственной структуры популяций рыжей полевки. При анализе эпигенетического полиморфизма черепа установлено, что в этом районе можно выделить две изолированные популяции вида, приуроченные к поймам рек Сакмары и Урала. Внутри сакмарской популяции выделяются территориальные группировки (микропопуляции) с различной степенью изоляции. Проведено изучение межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости ряда морфологических, морфофизиологических и экологических показателей. Различия в экологических особенностях обеспечивают сохранение генетической разнородности, что является необходимым условием поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды.

Табл. 8, Илл. 8. Библ. 15 назв.

УДК 591.153

Изменчивость лесной и желтогорлой мышей на Южном Урале в связи с проблемой гибридных популяций. Евдокимов Н. Г. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Описаны результаты проводившейся в 1972 г. работы по изучению лесной и желтогорлой мышей в Оренбургской области (Кувандыкский район). Сделан вывод о том, что в районе исследований желтогорлая мышь ведет себя как стенотопный вид, а доминирующим видом в местах совместного обитания является лесная мышь (соотношение лесной и желтогорлой мыши примерно 2 : 1). Установлено, что лесная и желтогорлая мыши на Южном Урале не дают межвидовых гибридов. Сравнением нескольких микропопуляций не выявлено существенных различий между ними, кроме биотопической изменчивости по ряду признаков.

Табл. 4. Илл. 3. Библ. 7 назв.

УДК 599.323.4

Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов. Покровский А. В., Васильева И. А., Лобанова Н. А. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Гибридологическими экспериментами доказано отсутствие репродуктивной изоляции между полевками Миддендорфа и северосибирской. Получено 97 пометов F_1, 106 — F_2, 15 — F_3. Гибридизация не вызывает снижения плодовитости и нарушений эмбрионального и постэмбрионального развития. Различия по окраске у исходных форм не превышают подвидого уровня; гибриды по этому признаку занимают промежуточное между родительскими формами положение. Различия по краниологическим показателям между исходными формами достоверны, но не могут быть использованы в качестве диагностических признаков из-за широкой зоны трансгрессии. Изучением изменчивости M^3 установлено, что более 90% животных обладают общими для всех исследованных форм морфотипами.

На основании полученных результатов делается вывод о видовой общности исследованных форм.

Табл. 9. Илл. 8. Библ. 21 назв.

УДК 599.323.4

Серебристая полевка на северной границе ареала (заповедник Аксу-Джабаглы). Обидина В. А. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Изучение экологических и морфологических особенностей серебристой полевки на северной границе ареала (Таласский Алатау, Аксу-Джабаглы) показало отсутствие у нее четких отличий от других популяций вида. Выявлена внутрипопуляционная изменчивость по ряду признаков у полевок разных высот (морфофизиологические показатели, питание, размножение, численность, активность). Эти особенности можно рассматривать как конкретную реакцию животных внутри одной популяции на специфические условия различных высотных поясов.

Табл. 5. Илл. 1. Библ. 28 назв.

УДК 599.15

Особенности сезонной жизнедеятельности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал). Некрасов Е. С. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Изучение ряда биологических особенностей большого суслика на северной границе ареала (Свердловская область) показало, что по таким признакам, как начало пробуждения, сроки размножения, начало расселения молодняка, уход в спячку, популяционных различий между животными северных и центральных районов ареала нет.

Табл. 7. Библ. 29 назв.

УДК 599.363+591.526

Видовой состав и популяционная изменчивость землероек (род *Sorex*) степных боров Зауралья и Казахстана. Шарова Л. П. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

В степных борах Зауралья и Казахстана зарегистрированы следующие виды бурозубок: обыкновенная, средняя, арктическая и малая. Наиболее обычным видом является обыкновенная бурозубка. Местонахождение средней бурозубки в Кокчетавском и Каркаралинском бору Карагандинской области значительно южнее отмеченной в литературе границы ареала вида.

На фактическом материале (312 экз.), добытом в 1973 г. в степных борах Зауралья, Казахстана и лесных районах Свердловской области, отмечена значительная межпопуляционная изменчивость между *S. araneus* степных боров и лесной зоны по ряду морфологических показателей.

Табл. 3. Библ. 14 назв.

УДК 599.742.4+551.794

О направлении изменчивости краниологических признаков южноуральских лесных куниц в голоцене. Смирнов Н. Г. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Описываются черепа и нижние челюсти южноуральских лесных куниц, найденные в голоценовых отложениях пещеры Сумган-Кутук (Башкирия). Морфологические особенности этих остатков изучались автором по 29 качественным и количественным признакам. По этим признакам древние куницы сравнивались с современными соболями и южноуральскими куницами.

Выяснено, что голоценовые остатки по основным, систематически важным, признакам идентичны современным южноуральским куницам и четко обособляются от соболя. Зафиксировано измельчение размеров куниц во времени и уменьшение относительной высоты тела нижней челюсти. Достоверно различаются современные и голоценовые представители южноуральской популяции лесных куниц и по частоте встречаемости вертикального желобка на наружной поверхности M^1.

Табл. 3. Библ. 8 назв.

УДК 599.747+591.4

Возрастная и половая изменчивость некоторых морфологических признаков рыси на Среднем Урале. Малафеев Ю. М. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

На большом фактическом материале (исследованы 223 черепа рыси) освещен возрастной и половой состав популяции рыси на Среднем Урале. Получены экстерьерные и интерьерные характеристики 18 животных. Приводится сравнение уральских рысей с беловежскими. Делается вывод, что рыси обеих популяций относятся к типичному подвиду *Lynx lynx lynx* Z., а обнаруженные различия по величине некоторых морфологических показателей можно отнести к разряду межпопуляционных, связанных с особенностями условий обитания.

Табл. 4. Библ. 15 назв.

УДК 591.4

К морфологической характеристике косули двух популяций на Урале. Киселев А. А. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Излагаются краткие оригинальные данные по морфометрической и краниологической характеристике косуль северной (Свердловская область) и южной (Челябинская область) популяций. Показаны сходство и различия между ними.

Табл. 2. Библ. 5 назв.

УДК 594.3 : 591.151

Полиморфизм и структура таксонов наземных моллюсков фауны СССР. Хохуткин И. М. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

На основании литературных данных и собственных материалов автором произведен анализ взаимосвязи структуры таксонов и полиморфизма популяций наземных моллюсков фауны Советского Союза. Показано, что семейства наземных моллюсков с наибольшим числом подвидов и вариаций содержат высокий процент политипических видов. В первую очередь к ним отнесены семейства с большим числом видов. Высокая степень изменчивости по системам признаков, характеризующих популяции и наибольшее число полиморфных видов, наблюдается в этих же семействах.

Табл. 6. Библ. 40 назв.

УДК 598.2/9 : 591.5+591.4

Возрастная изменчивость некоторых морфофизиологических признаков у диких и домашних птиц. Сазикова Т. Г. «Популяционная изменчивость животных». Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

Проведен сравнительный анализ хода возрастных изменений относительного веса сердца, печени, почки, поджелудочной железы, желудка, селезенки, головного мозга и локомоторной мускулатуры в процессе эмбрионального и постэмбрионального развития белых леггорнов и белых куропаток. Показано, что эти виды существенно отличаются как по характеру возрастных изменений некоторых морфофизиологических показателей, так и по их величине. Автор на основе анализа полученных данных доказывает наличие очень четкой связи между направленностью возрастной изменчивости интерьерных признаков птиц и их экологическими особенностями на разных этапах развития. Высказывается предположение, что процесс доместикации может существенно влиять не только на изменение относительных размеров внутренних органов, но и на характер их возрастной изменчивости.

Табл. 1. Библ. 8 назв.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ

Труды Института экологии растений и животных, вып. 96

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Уральского научного центра АН СССР

Редактор А. М. Хазрятов
Обложка художника М. Н. Гарипова
Техн. редактор А. С. Асс
Корректор Т. П. Бондарович

РИСО УНЦ № 664—24(75). Сдано в набор 6/I 1975 г. Подписано к печати 28/VII 1975 г. НС 15169. Формат 60×90 1/16. Усл.-печ. л. 9,25. Уч.-изд. л. 10,3. Цена 1 р. 03 к. Тираж 1000 Заказ 29.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, К-49, Первомайская, 91.
Типография издательства «Уральский рабочий», пр. Ленина, 49.