АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 122 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1979

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

УДК 591.5+575.22

Популяционная экология и изменчивость животных. Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обсуждаются проблемы популяционной изменчивости животных как в пространственном, так и во временном аспектах, освещаются новые данные по экологии некоторых видов животных. Основное внимание уделено изучению изменчивости морфологических, морфофизиологических, кариологических и экологических признаков животных, особенностям приспособления мелких млекопитающих к горным условиям, структуре и динамике популяций в различных регионах.

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

Ответственные редакторы
Л. Н. Добринский, Э. А. Гилева

© УНЦ АН СССР, 1979. $П\frac{21008-912}{055(02)7}21-1979$

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ 1979

С. С. ШВАРЦ, В. Н. БОЛЬШАКОВ

ЭКОЛОГИЯ СУБАРКТИЧЕСКИХ *MICROMAMMALIA* ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И ИХ РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ

Настоящее сообщение является обобщением работ коллектива сотрудников лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных Уральского филиала Академии наук СССР [1]. Исследования проводились в 1957—1969 гг. в субарктических районах Урала и Западной Сибири (п-ов Ямал и прилегающие к нему территории).

В статье приводятся основные сведения по экологии наиболее обычных видов *Micromammalia* указанного района, для ряда видов они дополнены некоторыми важными для понимания экологии конкретными фактами и таблицами. Экология субарктических *Micromammalia* изучалась Н. С. Гашевым, О. А. Пястоловой, А. В. Покровским, К. И. Копеиным, В. С. Смирновым, а также авторами настоящей статьи.

АРКТИЧЕСКАЯ БУРОЗУБКА

(*Sorex arcticus* Kerr, 1792)

Арктическая бурозубка является наиболее эвритопным видом из всех субарктических *Micromammalia*. Мы находили ее буквально во всех типах местообитаний обследованных районов.

Наиболее часто и в наибольшем числе встречается бурозубка по берегам водоемов. Она заселяет заросшие ивами берега тундровых озер, обыкновенна в осоковых зарослях по речкам и притокам. Неоднократно отмечалась она даже на почти лишенных растительности песчаных отмелях, привлечен-

[1] Статья написана в 1970 г. по просьбе канадских зоологов. Хотя после написания этой работы вышли из печати статьи, развивающие и конкретизирующие проблему, редакционная коллегия института сочла целесообразным напечатать статью в сборнике.

ная, видимо, большим количеством выброшенных на берег водных беспозвоночных. Обыкновенная бурозубка на прилегающих к водоемам сильно заболоченных участках тундры, где она поселяется среди колоний полевки Миддендорфа или полевки-экономки.

В кочкарниковой тундре бурозубки встречались повсеместно, но, как правило, в небольшом числе.

На островках леса, проникающих в тундру, землеройки заселяют все доступные им места, но наиболее многочисленны они на полянах с богатым травостоем. Вместе с красной полевкой бурозубка — единственный обитатель наиболее сухих и темных участков субарктических лесов. В этих местах они никогда не достигают большой плотности, но в небольшом числе заселяют их почти повсеместно.

Не встречались нам бурозубки только на чисто моховых участках тундры, полностью лишенных травянистой растительности.

Наши данные говорят об очень высокой экологической валентности арктической бурозубки в условиях Субарктики.

Однако, несмотря на широкий диапазон заселяемых бурозубкой биотопов, высокой численности она достигает, по-видимому, только локально в местообитаниях, так или иначе связанных с водоемами, и на полянах, густо поросших травяной растительностью.

В условиях Заполярья арктическая бурозубка, по крайней мере местами, может достигать численности, соизмеримой с численностью доминирующих видов грызунов вне периода их массового размножения, но и не в период депрессии. Это обстоятельство в совокупности с отмеченным широким диапазоном распределения бурозубок по биотопам заставляет нас считать их одними из наиболее влиятельных членов субарктических биоценозов. Весьма вероятно, что они играют важную, но никем не изученную и неуточненную роль в распространении некоторых, характерных для тундры зоонозов.

Размножение арктической бурозубки начинается в те же календарные, но значительно более ранние фенологические сроки по сравнению с бурозубками из лесостепной зоны; ее плодовитость выше (до 12 эмбрионов), а половое созревание идет быстрее. Большая часть особей достигает половой зрелости в год своего рождения. Раннее половое созревание не связано с инволюцией тимуса. Динамика возрастной структуры популяции арктической бурозубки на Крайнем Севере может быть представлена следующей схемой.

Осенняя популяция в возрастном отношении в высшей степени однородна и состоит из сеголеток, родившихся в июле. Эта популяция перезимовывает и ранней весной дает первое, а затем и второе поколение молодых и к концу августа полностью вымирает.

В июле перезимовавшие особи и особи первого поколения представлены в популяции примерно в равном числе, что говорит об очень высокой смертности молодых ранневесеннего помета. Несмотря на незначительный материал, этот вывод кажется нам обоснованным, так как он подтверждается наблюдениями, проверенными в различные годы и в разных районах.

Часть особей первого поколения дает приплод в год своего рождения, а перезимовавшие особи дают второй помет. За этот счет к концу августа численность популяции землероек быстро возрастает и в ней все более доминирующее положение начинают занимать молодые особи, которые уже к концу августа составляют основу популяции.

Осенняя линька арктической бурозубки происходит позднее, чем у землероек более южных популяций и начинается не ранее конца октября. Благодаря этому период интенсивного роста и развития хронологически отделен от периода линьки.

В осеннее время происходят некоторые физиологические изменения в организме землероек. Важнейшие из них — инволюция тимуса и увеличение веса надпочечников.

Арктическая бурозубка обладает некоторыми специфическими морфофизиологическими особенностями: исключительно крупной печенью (до 10% от веса тела), высоким содержанием аскорбиновой кислоты в почках, низким содержанием витамина А в печени, высоким содержанием сахара в крови. Все эти показатели прямо или косвенно связаны с экологическими особенностями изученного вида.

УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА

(*Microtus gregalis major* Ognev, 1918-1922)

Тундровые районы Субарктики Западной Сибири населяет особый подвид узкочерепной полевки — *Microtus gregalis major* Ognev, четко отличающийся морфологически от южных подвидов.

Узкочерепная полевка заселяет берега рек, заливные луга, коренной берег, не встречаясь в заболоченных местах речных долин и редко выходя на открытые участки тундры. По-видимому, такая приуроченность характерна для узкочерепной полевки только в годы ее низкой численности. В годы же высокой (или, возможно, и обычной) численности, характер ее местообитания несколько меняется. В период работы полевки заселяли не только те стации, которые считаются типичными для вида (коренной берег, крутые склоны рек), но встречались и в таких местах, которые (согласно литературным данным) они избегают. Стоит отметить, что в некоторых случаях, именно в «нетипичных» стациях она достигала наибольшей плотности.

Величина пометов у узкочерепных полевок

Показатель	Май	Июнь	Июль
Группа до 20 *г*			
Число особей	1	3	11
Колич. молодых в помете			
среднее (*M*)	5,0	7,3	8,3
минимальное	5	5	6
максимальное	5	9	10
Группа 20—30 *г*			
Число особей (*n*)	5	29	12
Колич. молодых в помете			
среднее (*M*)	6,2	7,9	8,5
минимальное	4	3	7
максимальное	8	15	11
Группа с 30 *г*			
Число особей (*n*)	6	52	60
Колич. молодых в помете			
среднее (*M*)	7,3	9,1	10,5
минимальное	7	3	6
максимальное	8	16	14
Всего			
Число особей (*n*)	12	84	83
Колич. молодых в помете			
среднее (*M*)	6,6	8,7	9,9
минимальное	4	3	2
максимальное	8	16	14

Во всех сколько-нибудь пригодных для поселения полевок местах (небольшие бугры и гряды, большие кочки) равнинной моховой тундры и пологих увлажненных склонов встречались колонии и отдельные норы узкочерепной полевки. Во всяком случае, местообитания полевок (главным образом норы и колонии) зависят в основном от микрорельефа. Мы находили гнезда с молодыми на узких, слабовозвышающихся гривах, идущих по сильно увлажненной мохово-осоковой тундре. В таких местах нет больших гнездовых колоний полевок, а преобладают отдельные, простые по устройству норы, которые незначительно отличаются от примитивных нор обского лемминга. Мы неоднократно находили старые норы лемминга, которые использовались полевками. Кормовые дорожки последних (а также используемые ими старые кормовые дорожки леммингов) покрывали густой сетью всю местность, часто проходя по сильно увлажненным местам. В капканы, стоящие на кормовых по-

верхностных дорожках лемминга, нередко попадались одновременно полевки и лемминги.

Узкочерепная полевка использует для питания большой ассортимент растений: около 50 видов, большая часть которых хорошо поедается и идет в запас. Так же, как и у лемминга, кормовой рацион полевок меняется в зависимости от условий.

Наблюдения в виварии показали, что продолжительность лактации равна 16—18 дням. К этому времени молодые полевки весом 8,0—10,0 *г* полностью переходят на самостоятельное питание. Наименьший вес молодых, пойманных вне норы, составлял 8,3 *г*. Молодые весом 10,0—12,0 *г*, что соответствует примерно возрасту 16—20 дней, попадаются вне нор регулярно. Анализ таблицы показывает, что величина помета полевок меняется в зависимости от возраста самки и сезона года. Отмечено очень раннее половое созревание самок узкочерепной полевки: неоднократно добывались беременные самки (15-20 дневные) с весом тела 10—13 *г*. Размножение начинается в феврале — марте под снегом. В августе интенсивность размножения снижается, прекращаясь полностью в сентябре. За это время самки приносят три — четыре помета. Динамика возрастной структуры может быть представлена следующим образом.

Июльская популяция полевок состоит из представителей трех поколений. В августе основу популяции составляют животные первого и второго летнего поколения (90%), но встречаются и зверьки более ранних пометов. В сентябре и особенно в октябре уходящая под снег популяция состоит из зверьков летних пометов этого года с преобладанием последнего поколения. В мае популяция узкочерепных полевок состоит из перезимовавших особей и зверьков, родившихся зимой. В июне резко уменьшается количество перезимовавших. Их процентное уменьшение идет не столько за счет нарастания численности молодых, которое также имеет место, а главным образом за счет интенсивной смертности. Если в мае соотношение перезимовавших и зверьков зимних пометов составляет 1 2, то в июне — 1 : 9. Наиболее пестрый возрастной состав у июньской популяции, где в различной степени представлены все поколения, родившиеся в этом году, и у значительного количества перезимовавших. Более 50% популяции составляют молодые летних пометов, имеющие максимальную скорость роста. Таким образом, уходящая под снег популяция большой узкочерепной полевки состоит из молодых животных летних пометов, с преобладанием последних, которые наряду со зверьками зимнего поколения играют основную роль в нарастании численности полевок весной следующего года.

Поколения, родившиеся весной и в начале лета, играют основную роль в нарастании численности популяции, уходящей под снег. Для настоящего вида характерна быстрая смена поколений.

СИБИРСКИЙ ЛЕММИНГ

(*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792)

Основными местообитаниями сибирского лемминга на Ямале являются различные типы моховых тундр.

При работах большая часть зверьков поймана в равнинной мохово-осоковой тундре и на пологих склонах рек и оврагов, имеющих плотный моховой ковер. Их распределение по территории очень неравномерно, пятнисто. Например, на одном из участков равнинной мохово-осоковой тундры, площадь которого около 5 *га*, добывали лемминга только в шести точках (капканы стояли по всей площади равномерно). На всей остальной территории его не было. Сходная картина выявлена и в других местах. В то же время по всей территории наблюдали большое количество старых нор, ходов и дорожек леммингов, которые указывают на более равномерное заселение территории в годы высокой численности зверьков. Для мест, где добывали леммингов, характерным является толстый моховой слой, в котором проложены кормовые ходы и помещаются временные убежища зверьков. В центре участка обычно находится небольшая кочка (не выше 15—20 *см*), в которой имеется нора с гнездовой камерой и двумя — тремя отнорками. Каждый из этих участков не превышает по площади 8—10 $м^2$ и заселен, по-видимому, одной семьей. Участки отделены друг от друга значительным расстоянием (до 50—60 *м*), на котором мы не обнаружили свежих следов обитания лемминга. Мозаичное распределение его по территории при низкой численности вполне естественно. Встречаясь в типичных угодьях, он и в них заселяет лучшие для себя места обитания, обязательное условие которых — наличие толстого мохового покрова и густых зарослей осок.

Основные кормовые растения сибирского лемминга в районе исследований — осоки. Из осок, которые поедаются леммингом, определены следующие виды: осока стройная (*Carex gracilis*), прямостойная (*C. stans*) и водная (*C. aquatilis*). Из пушиц поедаются темная (*E. opacum*) и влаголистная (*E. vaginatum*). Как осоками, так и пушицами, лемминги питаются круглый год, но при этом в использовании различных частей растений наблюдаются существенные отличия по сезонам. У лемминга исключительно большая относительная длина кишечника (превышает длину тела в 10 раз), что является приспособлением к использованию трудно перевариваемых кормов.

При содержании лемминга в неволе установлена продолжительность его беременности (18 дней). Родившиеся молодые имели средний вес 3,8 *г* (3,3—4,1) при средней длине тела 39 *мм* (36,0—42,0). Продолжительность лактации составила 18—22 дня. Мы ловили молодых леммингов (вне норы) с весом тела 14 *г*. Лемминги с весом 16,0—20,0 *г* регулярно попадаются

в капканы. Все отловленные вне нор молодые имели в желудках одну зелень. Средняя величина выводка обского лемминга (14 самок) равнялась 6,3 (три — девять). У молодых (весом 26,0—35,0 *г*) средняя величина выводка составляла пять детенышей (обследовано шесть особей) и у взрослых (обследовано шесть зверьков свыше 50 *г* веса) — 8,5. Наименьший вес пойманной в августе беременной самки равнялся 23,3 *г*, лактирующей — 26,5 *г*. Размножаться лемминги начинают еще под снегом — в феврале — марте. Животные, родившиеся зимой, могут достигать половой зрелости уже в апреле. Полностью размножение прекращается в сентябре. За сезон размножения самки приносят до трех — четырех пометов.

Динамика изменения возрастной структуры популяции сибирского лемминга сходна с описанной выше динамикой структуры *Microtus gregalis major*.

Среди изученных интерьерных признаков сибирского лемминга следует упомянуть незначительные размеры почек и относительно большие размеры сердца. Как и в случае с другими исследованными *Micromammalia*, первый показатель свидетельствует о том, что в районе Заполярья микроклиматические условия существования сглаживают общеклиматические условия Крайнего Севера. Относительно большие размеры сердца лемминга должны рассматриваться не как показатель более высокого обмена веществ, а как приспособление к временным, но значительным повышениям физической активности животного (миграции).

ПОЛЕВКА МИДДЕНДОРФА

(*Microtus middendorfii* Poljakov, 1881)

Полевка Миддендорфа распространена на большей части территории Ямала. В 1957 г. была самым многочисленным видом грызунов. Она заселяла тундру на огромной площади довольно равномерно и с очень большой плотностью, о которой свидетельствуют следующие данные. В тундре, прилегающей к мощным зарослям кустарников по берегу р. Сап-Яха, в течение 2 *ч* в 15 ловчих сосудов попалось 14 полевок. Аналогичные результаты дал облов участков тундры у фактории и некоторых других мест. Эти данные показывают, что в мохово-кочкарниковой тундре, на широте около 70° с. ш., полевка Миддендорфа может достигать очень высокой плотности поселений при широком освоении территории. В конце сентября — в октябре полевки заселяли плоские, очень сильно увлажненные участки тундры, прокладывая свои ходы в промерзшем слое мха. Приуроченность к более возвышенным и сухим участкам тундры, характерная для узкочерепной полевки, у этого вида не наблюдается. В окрестностях пос. Новый Порт полевка Мид-

дендорфа встречалась только по берегам рек и речек. В пойме р. Хадыты она попадалась преимущественно в биотопах лесных типов. В районе фактории «Хадыта» мы добывали ее в высокоствольном лиственном лесу с моховым покровом лесного типа, с густым и высоким травостоем, а также на прибрежных участках в колониях узкочерепной полевки. В районе фактории «Хорвата» полевка Миддендорфа добывалась на лесных полянах.

Наше суждение о размножении и изменении структуры популяции полевки Миддендорфа, основанное на вскрытии около 500 особей, позволяет сделать следующие выводы. В июле молодняк первого помета достигает веса около 25 *г* и начинает принимать участие в размножении. Это можно считать косвенным, но довольно надежным показателем, что начало размножения у этого вида приходится на первые числа мая. Перезимовавшие самки успевают дать к этому времени два помета и вынашивают третий. К этому времени они достигают веса более 60 *г*. Однако смертность старших животных очень велика, и в августе перезимовавшие особи почти не встречаются; становятся редкими и зверьки первого поколения. В этот период популяция состоит в основном из молодых животных второго поколения весом 17—18 *г*. Часть из них принимает участие в размножении. Очень важно отметить, что некоторые полевки позднелетних пометов достигают половой зрелости в год своего рождения: три самки весом менее 25 *г* оказались рожавшими. Можно полагать, что процесс их полового созревания проходил в августе. Среди самцов этой возрастной группы также обнаружено несколько половозрелых особей. Это указывает на очень важную биологическую особенность полевки Миддендорфа, существенно отличающую ее от других субарктических видов грызунов.

О плодовитости полевок Миддендорфа говорят такие данные. У самок весом до 25 *г* среднее число эмбрионов или темных пятен (одной генерации) составило 7,4 (среднее для пяти самок), а у самок весом от 25 до 40 *г* — 8,3 (среднее для 23 самок) и весом от 40 до 50 *г* — 8,7 (среднее для девяти самок). Как и у других субарктических полевок, плодовитость полевки Миддендорфа повышена.

В осенней популяции полевки преобладают молодые особи. Проявление этой общей закономерности в разных участках и в разные годы несколько различно. Осенью 1957 г. в районе Нового Порта зверьки весом менее 15 *г* составляли 25%, весом 15—25 *г* — 66%, весом 25—40 *г* — 9%, в районе Яптик-Сале (1957 г.) — соответственно 7, 89 и 4%, на мысе Каменном (1958 г.) — нет, 68, 21% и весом 40—50 *г* — 11%.

Несмотря на естественные различия между отдельными поселениями, эти данные показывают, что основу осенних популяций составляют зверьки весом 15—25 *г*, т. е. животные в воз-

расте около 1,5—2 месяцев, родившиеся в конце июля (третье поколение). Следовательно, от условий складывающихся в середине лета, зависит в конечном итоге численность животных весной будущего года.

В виварии лаборатории были изучены особенности биологии размножения полевки Миддендорфа и предпринята попытка гибридизации ее и близкого вида — северо-сибирской полевки (*Microtus hyperboreus* Vinogradov, 1933). В результате получено 74 помета гибридов первого поколения и более 40 — второго. Плодовитость таких пар средняя между однородными формами. Гибриды *M. middendorfii* и *M. hyperboreus* полностью плодовиты, что позволяет говорить о видовой общности этих форм.

Приведенные наблюдения по экологии полевки Миддендорфа, а также некоторые морфофизиологические ее особенности — крупное сердце (7,6‰ у взрослых особей), очень крупные размеры печени (до 53,4‰), незначительные размеры почек (5,7‰) — свидетельствуют о том, что она является типичным грызуном Субарктики. Полевка Миддендорфа обладает специфическими биологическими чертами, позволяющими ей осваивать довольно широкий диапазон биотопов тундры и лесотундры и играющими поэтому более существенную роль в биоценозах приполярных ландшафтов, чем представляется сейчас.

ПОЛЕВКА-ЭКОНОМКА

(*Microtus oeconomus* Pallas, 1778)

Субарктические районы Западной Сибири населяют популяции, четко отличающиеся от южных крупными размерами тела, меньшей относительной длиной хвоста и ступни, а также окраской, что позволяет выделить их в подвид *Microtus oeconomus chahlovi* Scalon, 1935.

На всей обследованной территории для экономки характерно мозаичное распределение, а в районах крупных рек — ленточные поселения. Всюду она придерживается берегов водоемов с богатыми зарослями осоки. Приуроченность экономки к воде — общеизвестный факт. Однако по степени мозаичности распределения субарктические популяции полевок ближе к лесостепным, чем к лесным популяциям. Неспособность экономки существовать на прилегающих к рекам и озерам тундрах показывает, что в характере распределения ее по биотопам сказывается неизмеримо меньшая степень адаптированности к условиям тундры по сравнению не только с леммингом, но и с полевкой Миддендорфа.

В пределах излюбленных экономкой биотопов численность ее различна, что связано, с одной стороны, с развитием осокового травостоя, а с другой — с обилием главного конкурента экономки — водяной полевки.

Важнейшее биологическое отличие северных экономок от южных заключается в характере их размножения. Субарктические полевки начинают размножаться несколько позднее, чем экономки в условиях лесостепи, но фенологически в совершенно иной ситуации. Размножение начинается в самом начале мая, когда тундра покрыта снегом, снеготаяние в разгаре, замкнутые водоемы еще не вскрылись, вегетация растений еще не началась, зеленой травы нет. Фактически экономка начинает размножаться в конце зимы, а не в начале весны. Плодовитость северных экономок исключительно велика. В среднем число эмбрионов на самку значительно больше, чем у южных форм. Так, в 1967 г. плодовитость экономок самой северной популяции (р. Яда-Яхода-Яха, мыс Слинкина) равнялась 8,7 эмбриона на самку. Даже глубокой осенью средняя плодовитость *M. oe. chahlovi* превышает плодовитость южных форм. Для субарктических популяций экономок характерно исключительно раннее половое созревание. Отмечены случаи участия в размножении самок, вес которых менее 10 *г*, что соответствует возрасту 10—12 дней. Высокая скорость полового созревания свойственна даже молодым, родившимся во второй половине лета. В сентябре размножаются самки весом около 20 *г*. Эти самки размножаются впервые (подтверждением этого служит высокий вес тимуса). В этом отношении *M. oe. chahlovi* качественно отличаются от южных форм, у которых молодые, родившиеся во второй половине лета, в год своего рождения не созревают или созревают значительно позднее, чем зверьки весенних и раннелетних генераций.

Половозрелые особи размножаются в течение всего теплого периода, прохолоставшие самки — большая редкость. У многих самок беременность сочетается с лактацией.

Указанные особенности биологии размножения экономки позволяют ей в благоприятные годы реализовать геометрическую прогрессию размножения в течение одного сезона и достигать столь же высокой численности, что и в экологическом оптимуме вида.

Важнейшие биологические особенности сезонных генераций полевки-экономки сводятся к следующему. Зимнюю популяцию составляют полевки, родившиеся в конце лета и начале осени. К наступлению холодов они достигают возраста 1—2 месяцев при весе 20—30 *г*. Биологически это наиболее своеобразная сезонная генерация. В течение всей зимы полевки не растут и не развиваются. Поэтому ранней весной они находятся почти в том же физиологическом состоянии, что и перед уходом в зиму. Весной начинается интенсивный рост полевок, сопровождающийся заметным увеличением тимуса. В то же время происходит их половое созревание — животные приступают к размножению, но продолжают расти в течение всей последующей жизни. Наблюдения, проведенные на крайнем северном

пределе распространения полевки-экономки (мыс Слинкина), позволяют полагать, что возобновление роста после зимнего покоя наступает раньше полового созревания. Полевки первой генерации отличаются быстрым ростом и, как указывалось, быстрым половым созреванием. В возрасте трех месяцев они по размерам догоняют перезимовавших, их рост замедляется, тимус исчезает. Вымирание животных первой генерации происходит почти одновременно с вымиранием перезимовавших. Часть особей последних генераций не отличается большим своеобразием. Можно лишь утверждать, что поскольку зверьки второй генерации в августе значительно меньше, чем зверьки первой генерации в июле, то скорость их роста несомненно выше. Трудно сказать, продолжается ли рост этой генерации в осеннее время и какова скорость роста третьей генерации. Можно лишь утверждать, что растут они медленнее предыдущей, так как даже в сентябре максимальный их вес не превышает 30 *г*.

Колебания численности полевки-экономки на Крайнем Севере столь же значительны, что и в более южных ландшафтных зонах. Важнейшим фактором резкого снижения численности являются неблагоприятные условия, складывающиеся весной. Неоднократные наблюдения показали, что даже при очень высокой численности экономки зимой весенние возвраты холодов, сопровождающиеся сильными дождями, сменяющимися резкими снижениями температуры до —10°, приводят к катастрофическому вымиранию полевок. Ухудшение погодных условий в другое время года существенного влияния на численность экономок, по-видимому, не оказывает. Известное значение могут иметь высокий паводок и разливы рек, приводящие к гибели бóльшую часть животных. Высокая интенсивность размножения позволяет экономке в благоприятных условиях с совершенно исключительной скоростью восстановить свою численность: за два года численность экономки может подняться от ничтожно малой (воспринимаемой как полное отсутствие вида) до максимально высокой. Естественно, что столь быстрое нарастание численности возможно лишь при благоприятных условиях. В обычных условиях численность экономки долгие годы может держаться на среднем уровне. Резкое нарастание численности происходит лишь при реализации потенциальной способности к быстрому размножению. И в этом отношении решающее значение имеют весенние условия существования.

КРАСНАЯ ПОЛЕВКА

(*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779)

Изучение тундровых популяций красной полевки показало, что они отличаются крупными размерами тела (97—98 *мм*), очень коротким хвостом (30,4—30,9% к длине тела), короткой

задней ступней (17,3—23,8% к длине тела). У зимних экземпляров по краю задней ступни развиты волосы. Череп короткий (23,5—23,8%), окраска очень бледная. Отличия красных полевок тундры Ямала настолько значительны, что позволили нам выделить их в самостоятельный подвид *Clethrionomys rutilus tundrensis* Bolshakov et Schwartz, 1965. Следует отметить также большую близость по морфологическим показателям этих полевок с красными полевками тундровых районов Канады, описанных как *Clethrionomys rutilus washburni* Hanson, 1952.

Красная полевка является одним из стенотопных видов Субарктики. Она встречается только в зарослях кустарников и в лесу, где занимает местообитания различных типов от глухих участков темнохвойного леса, почти лишенных травостоя, до открытых полян с густой и высокой травяной растительностью. На Ямале сплошной ареал красной полевки идет до верхней границы леса (67° 40′). Изолированная колония красных полевок обнаружена нашей экспедицией на 68° с. ш. Является ли эта колония остатком некогда более широкого ареала вида (связанного с большим распространением леса на север) или возникла в результате случайного заселения обследованного участка небольшим числом особей, сказать трудно. Тем не менее эта находка представляет, по нашему мнению, большой интерес, так как показывает, что красная полевка способна существовать в типичной тундре, далеко за пределами леса и развитой кустарниковой растительности.

Наши данные говорят об очень большой интенсивности размножения красной полевки в условиях Заполярья. Время начала размножения — конец апреля — начало мая. Перезимовавшие особи дают не менее двух пометов. В июне подавляющее число перезимовавших самок были беременными или выкармливали второй помет. Вероятно, часть из них приносит и третий помет, так как в августе попадаются беременные перезимовавшие самки. Молодые особи первого поколения созревают в июле.

Наименьший вес беременной самки 17,8 *г*. Молодые самцы становятся половозрелыми примерно одновременно с самками или раньше, во всяком случае при меньших размерах тела. Прекращается размножение во второй половине августа.

Плодовитость красных полевок в Заполярье исключительно велика. Среднее число эмбрионов 9,8 (от 7 до 11). Это намного выше, чем у самок этого вида в южных частях ареала.

По сравнению с другими видами полевок, распространенными в Зауралье, потенциал размножения красной полевки низок, так как в год своего рождения в размножении принимают участие только животные первого и частично второго пометов. Однако большая продолжительность жизни, связанная, вероятно, с большей сопротивляемостью неблагоприятным факторам внешней среды и хорошими защитными условиями мест оби-

тания, делает возможным поддержание ее численности на относительно высоком уровне.

Численность красных полевок никогда не бывает столь велика, как у различных видов *Microtus* в период пика, но зато она не снижается до столь низкого уровня, как у последних. Важно отметить, что высокий паводок, вызывающий почти поголовную гибель в бассейне Оби экономки и водяной крысы, на численности красной полевки отражается в несравненно меньшей степени.

Для выявления роли *Micromammalia*, в первую очередь грызунов, в тундровых экосистемах сотрудниками лаборатории проводятся исследования на стационаре «Харп» (п-ов Ямал). Разработана методика изучения взаимосвязей между зоо- и фитоценозами, позволяющая определить не только качественные, но и количественные изменения растительности под влиянием определенной численности мышевидных грызунов.

Задачей экспериментов являлось выявление условий достижения оптимальной плотности грызунов для пушицево-осоково-сфагнового фитоценоза тундры, т. е. выявление такой численности полевок, заселяющих изученные нами биотопы, при которой продуктивность (прирост) фитомассы на 1 кв. *м* будет максимальной. Другая задача наших экспериментов — определение такой максимальной численности полевок, при которой структура фитоценоза остается неизменной.

Работы, проведенные на двух экспериментальных площадках, заложенных летом 1968 г. (с разной численностью грызунов в разные сроки), позволили установить следующее.

Ежегодный прирост фитомассы в контроле составляет 0,4 *т* на 1 *га*.

Полевки выгрызают только этиолированную часть побегов осок и пушиц, находящуюся в толще мха. Средняя длина выгрызаемого участка составляет 2,32±0,09 *см* (100 замеров), что в пересчете на воздушно-сухой вес составляет 0,01 *г*. Выгрызаемый участок составляет всего лишь 1/10 часть побега. Над поверхностью грунта остаются «пенечки» высотой 0,8—1,2 *см*, в дальнейшем уже никогда не дающие побегов.

К концу лета 1968 г. растительность на площадке № 1 (при высокой численности полевок) была уничтожена на 48% и восстановилась почти полностью к осени 1969 г. Дефицит фитомассы по сравнению с контролем составлял всего лишь 15%. Изменение фитомассы сопровождалось смещением доминантных соотношений осоки и пушицы и числа вегетативных и генеративных органов.

На площадке № 2 (с меньшей численностью грызунов, которые к тому же были выпущены позже) к концу лета 1968 г. отклонения от контроля по фитомассе не призошло, но осенью 1969 г. она была значительно ниже, чем в контроле. Так как почки возобновления у многих тундровых многолетников за-

кладываются в середине лета, можно предположить, что на этом участке большинство почек было съедено, ибо они достигли высоты, удобной для сгрызания полевками.

Как показали наблюдения, проведенные на площадке № 1, суточное потребление корма полевкой составляет в пересчете на воздушно-сухой вес 18 *г*.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Многочисленные населяющие субарктические районы виды млекопитающих обладают рядом характерных биологических особенностей, связанных со спецификой географической среды их обитания. Изучение биологии их размножения и развития, структурно-популяционных и морфофизиологических особенностей показывает, что освоение субарктами тундры и лесотундры связано с различными экологическими и морфофизиологическими приспособлениями.

Полученные сотрудниками материалы свидетельствуют о том, что среди населяющих субарктические районы млекопитающих можно наметить несколько групп, отличающихся по степени приспособленности к условиям Субарктики, точнее — по степени морфофизиологической и экологической специализации, связанной с освоением субарктических пространств.

Первую группу составляют субарктические популяции широко распространенных видов (полевка-экономка, красная полевка, пашенная полевка, водяная крыса, арктическая бурозубка). От южных популяций тех же видов животные этой группы отличаются комплексом биологических особенностей: большей плодовитостью, ранним половым созреванием, фенологически более ранним началом размножения и некоторыми морфофизиологическими особенностями, из которых важнейшая — очень крупные размеры печени.

Анализ показывает, что высокая плодовитость и раннее половое созревание животных этой группы определяется географическими условиями их существования. В Субарктике они сохраняют сезонную цикличность жизнедеятельности, свойственную более южным популяциям. Частное проявление этой закономерности — раннее начало их размножения. Однако они не способны полноценно использовать преимущества ранневесеннего размножения: молодняк первого поколения не выносит суровых условий арктической весны и гибнет в непропорционально большем числе. Вследствие этого, несмотря на раннее начало размножения, динамика возрастной структуры популяций животных этой группы не приобрела еще характерных особенностей субарктических *Micromammalia*.

Отсутствие существенных отличий субарктических популяций от южных по интерьерным особенностям говорит о том, что микроклиматические условия мест обитания позволяют живот-

ным уходить из-под влияния климатических условий Крайнего Севера.

Представители рассматриваемой группы осваивают южные районы Субарктики не путем специфических приспособлений, а в силу высокой экологической валентности. Однако условия Заполярья накладывают на их биологию глубокий отпечаток, изменяют направление отбора в популяции и, таким образом, дают предпосылки для образования форм, специфические особенности которых обязаны своим существованием условиям Крайнего Севера.

Знание биологических особенностей субарктических популяций широко распространенных видов позволяет предсказать основное направление отбора на первом этапе приобретения млекопитающими особенностей типичных субарктов.

Мы видели, что в условиях Субарктики популяции широко распространенных видов млекопитающих в какой-то степени сохраняют характерную для них сезонную цикличность жизнедеятельности, начинают размножаться в те же календарные сроки, что и в более южных. Так как сроки окончания сезона размножения в Заполярье и на средних широтах примерно совпадают, то и темп нарастания численности южных и полярных популяций мог быть примерно одинаковым. Однако в Заполярье высока смертность животных первого поколения. Это ведет не только к тому, что осенняя численность вида уменьшается на одну генерацию, но и к тому, что ее нарастание идет гораздо медленнее из-за резкого уменьшения числа исходных производителей.

Отсюда понятно, что повышенная способность животных выкармливать первый помет в ранневесенних условиях приобретает огромную селективную ценность. Она является необходимым условием стабилизации численности животных на юге Субарктики и расширения ареала на всей территории Субарктики. Весьма показательно поэтому, что в фауне Субарктики видное место занимает форма, которая по существу только этой особенностью и отличается от субарктических популяций широко распространенных видов. Это северный подвид полевки-экономки.

Большая узкочерепная полевка — типичный представитель второй экологической группы животных Субарктики. У этой формы отсутствуют какие-либо особенности морфофизиологического характера, которые можно было бы рассматривать как приспособительные к условиям Субарктики. Однако биология ее размножения типично субарктическая: весеннее размножение начинается еще зимой, смертность молодняка первого поколения существенно от смертности молодняка последующих поколений не отличается, по сравнению с южными подвидами молодняк рождается более крупным и сохраняет более высокую скорость роста (по крайней мере до полуторамесячного воз-

раста). Комплекс этих особенностей позволяет ей глубоко проникать на север Субарктики, сохранять относительно устойчивую численность и в благоприятные годы достигать огромных плотностей поселения.

Непосредственной причиной, позволяющей большой узкочерепной полевке осваивать огромные территории Субарктики, являются отличия возрастной структуры ее популяций, но в их основе лежат некоторые серьезные особенности биологии размножения и развития молодняка.

Есть, однако, основания полагать, что изменения возрастной структуры популяций, делающие возможным широкое освоение животным тундры, могут явиться непосредственным следствием прямого действия полярных условий существования, стимулирующих процесс полового созревания. Примером может служить арктическая бурозубка. В отличие от южных популяций в Зауралье арктическая бурозубка становится половозрелой уже в год своего рождения. Естественно, что это коренным образом изменяет характер динамики возрастной структуры популяции вида и приводит к значительно более быстрому нарастанию его численности.

Третья экологическая группа нашей схемы включает в себя типичных субарктов, обладающих специфическими морфофизиологическими особенностями приспособления к условиям Субарктики. Ее представителем является лемминг.

Плодовитость лемминга ниже, чем у первых двух видов. У нас есть все основания считать ее оптимальной в условиях Крайнего Севера. При отсутствии специальных приспособлений, облегчающих выкармливание больших пометов, известное сокращение плодовитости биологически целесообразно. В настоящее время не только наблюдения, но и специальные эксперименты показывают, что увеличение числа эмбрионов ведет к резкому замедлению их роста, а следовательно — к известной потере жизнеспособности молодняка. В условиях Субарктики это обстоятельство имеет особое значение. Наши данные свидетельствуют о том, что размножение лемминга связано с меньшей степенью напряженности организма, чем у родственных видов в аналогичных условиях среды. Некоторое сокращение плодовитости легко может быть компенсировано более быстрым половым созреванием и ранним началом воспроизводства популяций. Обе эти особенности свойственны леммингу.

Сезонная ритмика жизни популяции и прежде всего ее проявления, связанные с размножением, зависят от основных метеорологических элементов.

В тропиках, где сезонные изменения светового фактора выражены менее резко, чем в более северных широтах, у животных самых различных групп резко ослабляется зависимость размножения от продолжительности светового дня. Поэтому особенно интересно, что типичные субаркты — лемминги — прак-

тически сохраняют половую потенцию в течение всего года и свет не оказывает стимулирующего действия на их половую активность. Естественно, что эта их особенность имеет в условиях Заполярья огромное биологическое значение. Она означает известную автономизацию годовой цикличности жизнедеятельности популяций по отношению к сезонным изменениям во внешней среде.

Исходя из наших знаний о зависимости, которая существует между температурными условиями и интенсивностью обмена веществ животного, можно было бы ожидать, что для типичных субарктов характерен более интенсивный метаболизм. В действительности это не так. Как раз у леммингов из всех обследованных видов уровень обмена веществ наиболее низок, что подтверждается как прямыми наблюдениями, так и косвенными данными, полученными в результате анализа их морфофизиологических особенностей. Здесь мы не ставим перед собой задачу анализа конкретных механизмов, которые позволяют леммингам и другим субарктам существовать в условиях Крайнего Севера при относительно низком обмене веществ и при отсутствии тесной привязанности к участкам тундры со специфическими микроклиматическими условиями существования. Поскольку уровень основного обмена в конечном итоге определяет условия поддержания энергетического баланса животного, можно полагать, что лемминг отличается от других полевок очень широким комплексом физиологических признаков, которые в настоящее время только еще начинают изучаться. Разнообразные приспособления типичных субарктов, в том числе связанные с резким повышением энергетических затрат организма в отдельные периоды его жизни (большая плодовитость, миграции, хронологическое совпадение линьки с периодом размножения и др.), развиваются на фоне относительно низкой интенсивности метаболизма и приобретают в силу этого характер особой специфичности.

Несомненно, что снижение интенсивности обмена веществ в условиях севера имеет огромное биологическое значение. Оно делает животное менее чувствительным к возможным нарушениям нормального режима кормления и позволяет полнее использовать благоприятные условия для создания энергетических резервов.

Таким образом, третья экологическая группа млекопитающих Субарктики, в которую помимо леммингов должны быть включены полевка Миддендорфа и некоторые американские виды, характеризуется глубокими морфофизиологическими приспособлениями к условиям существования на севере, не говоря уже о комплексе морфологических приспособлений, направленных на сохранение тепла (высокие теплоизоляционные свойства шкурки). Освоение ими субарктических пространств наиболее полное. Они не только широко заселяют тундру, но и

внутри занятого ими пространства заселяют его с большей однородностью, не имея столь узкой привязанности к биотопам определенных типов, как это свойственно животным двух предыдущих групп.

Суммируя сказанное, мы можем разбить млекопитающих, заселяющих Субарктику, на три группы по степени их приспособленности к условиям существования на Крайнем Севере.

1. Популяции широко распространенных видов, способные заселять субарктические пространства в силу их высокой экологической валентности, отличающиеся от южных популяций тех же видов некоторыми биологическими особенностями, являющимися прямым следствием условий существования на Крайнем Севере. Специфические морфофизиологические особенности у животных этой группы отсутствуют. Их распространение ограничено южными районами Субарктики, но и в их пределах они встречаются только в строго определенных типах биотопов.

2. Формы, обладающие некоторыми специфическими особенностями биологии размножения, позволяющими им широко расселяться по территории Субарктики, но при относительно узком диапазоне заселяемых биотопов. Существенные морфофизиологические особенности у животных этой группы отсутствуют.

3. Типичные субаркты, обладающие специфическими особенностями биологии размножения и специфическими морфофизиологическими особенностями. Заселяют всю Субарктику и характеризуются крайне широким диапазоном заселяемых биотопов. Поскольку степень освоения определенной формой территорий Субарктики определяется в конечном итоге не столько морфофизиологическими особенностями отдельных особей, сколько особенностями биологии их популяций, мы считаем правильным называть выделяемые нами группы млекопитающих Субарктики экологическими.

Их изучение представляет большой теоретический интерес, так как позволяет полнее и глубже понять пути приспособления млекопитающих к условиям Крайнего Севера.