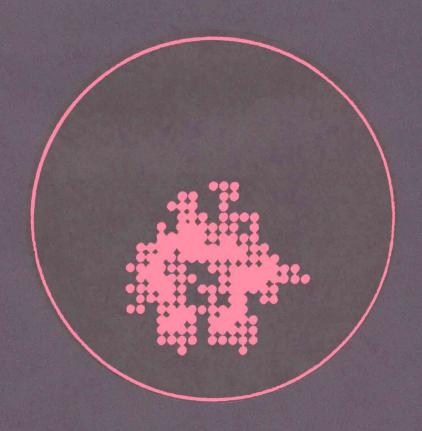
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ



ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ

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. $\Pi \frac{21008-912}{055(02)7}$ 21—1979

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 5,0 5 5	3 7,3 5 9	8,3 6 10
·	Группа 20—	30 e	•
Число особей (n)	5 6,2 4 8	29 7,9 3 15	12 8,5 7 11
	Группа с 3	s 0	
Число особей (n) Колич. молодых в помете среднее (M) минимальное максимальное	6 7,3 7 8	52 9,1 3 16	60 10,5 6 14
	Всего		
Число особей (n) Колич. мслодых в помете среднее (M) минимальное максимальное	6,6 4 8	84 8,7 3 16	83 9,9 2 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 поверхностных 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 узкочеренных 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 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 м² и заселен, по-видимому, одной семьей. Участки отделены друг от друга значительным расстоянием (до $50-60 \, \text{м}$), 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 Миддендорфа 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 ϵ составляли 25%, весом 15—25 ϵ —66%, весом 25—40 ϵ —9%, в районе Яптик-Сале (1957 г.) — соответственно 7, 89 и 4%, на мысе Каменном (1958 г.) — нет, 68, 21% и весом 40—50 ϵ —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 возрасте 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 oeco-nomus 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 овоеобразием. 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 большую 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 меньщей 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 влия-

нием 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 τ на 1 ϵa .

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 Місготаттата.

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 соспецифическими 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 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.

популяционная экология и изменчивость животных • 1979

Н. Г. СМИРНОВ, Б. В. ПОПОВ

ИСТОРИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЕКОВОЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ХОМЯКА ОБЫКНОВЕННОГО НА УРАЛЕ

Непосредственное изучение внутривидовых морфологических дифференцировок, происходящих на значительных временных отрезках, недоступно экспериментальному исследованию; единственно возможный путь изучения таких процессов - исторический. Наиболее существенные результаты были получены при анализе субфоссильных остатков млекопитающих 1959; Паавер, 1965). Обобщение опыта, накопленного при исследовании этого материала, позволило уже сейчас перейти от абстрактных, теоретических рассуждений к практическому изучению хроноструктуры микроэволюции. «Введение в эволюционную теорию понятия о хронологической структуре процесса микроэволюции означает признание его временной структурированности, возможности и целесообразности выделения в нем этапов развития, различающихся по эволюционному значению, длительности, адаптивности и масштабу изменений особей» структурно-функциональной организации 1976, c. 185).

Эмпирически установлены две формы изменчивости морфологических признаков животных во времени, связанных со сменой поколений: хронографическая (Шварц, 1963, 1969) и вековая (Паавер, 1965). Выделение этих двух форм — первый шаг на пути установления хроноструктуры микроэволюционного процесса. Но нельзя признать, что вековая и хронографическая изменчивости охарактеризованы полно. Не вполне ясны явления, которые можно отнести к каждому из этих понятий.

К. Л. Паавер (1965) выделил изменения морфологических признаков на длительных отрезках времени в особую форму изменчивости, которую предложил называть вековой. «Детальный анализ остеометрических различий, характеризующих популяции млекопитающих различных периодов голоцена, приводит к заключению, что эти различия являются проявлением особой формы групповой изменчивости, которую целесообразно именовать вековой (секулярной)» (Паавер, 1965, стр. 420).

Изучение вековой изменчивости проходит лишь начальные этапы, поэтому понятно, что К. Л. Паавер не дает всестороннего определения этого явления. На наш взгляд, в настоящее время наиболее важно определить круг процессов, которые можно считать проявлениями вековой изменчивости.

Ясно, что различия остеометрических признаков животных разных периодов голоцена далеко не во всех случаях можно считать обусловленными только вековой изменчивостью. При сравнении тех или иных выборок необходимо учитывать возможное влияние других форм изменчивости: хронографической, возрастной, сезонной, географической. Кроме того, вековая изменчивость, вероятно, должна проявляться при сравнении остатков животных не только разных периодов голоцена, но также и на временных отрезках другого масштаба.

В нашей работе под вековой изменчивостью остеометрических признаков понимается процесс статистически значимого сдвига среднемноголетних величин изучаемого признака в выборках из той или иной популяции, сформированных с учетом возможного влияния других форм изменчивости.

Это «рабочее» определение вековой изменчивости не претендует на всесторонний охват изучаемого явления, а умышленно концентрирует внимание на методической стороне отличия ее от других форм изменчивости и прежде всего хронографической.

Главными задачами при описании отдельных случаев проявления вековой изменчивости можно считать: установление ее скорости и направления по каждому из изучаемых признаков, а также оценку с позиций эволюционной экологии значимости и таксономического уровня происшедших изменений.

В данной работе такие задачи поставлены применительно к изучению вековой изменчивости размеров обыкновенного хомяка (Cricetus cricetus L.) в позднем голоцене Урала. Регрессионный анализ неслучайно выбран в качестве основного приема обработки, данных, так как именно он позволяет оценитьскорость, направление, а при некоторой модификации и рольтого или иного фактора в процессе изменчивости. Поскольку этот подход к изучению вековой изменчивости не является традиционным, значительное внимание в работе уделено методике исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования вековой изменчивости, вероятно, должны быть сформулированы некоторые специфические методические требования, обусловленные тем, что ее можно изучать только на фоссильном или субфоссильном материале.

Собирать его, на наш взгляд, наиболее удобно там, где костные остатки животных накапливаются относительно непре-

рывно на одном месте в течение как можно более длительного периода времени. Выделять отдельные горизонты в такой толще желательно с таким расчетом, чтобы внутри каждого горизонта было достаточно костей для усреднения сезонной хронографической изменчивости.

С этой точки зрения наиболее удобным объектом получения материала для изучения вековой изменчивости являются, на наш взгляд, норы хищников и места гнездовий хищных птиц. Норы животных по праву вошли в круг объектов исследований по исторической экологии (Динесман, 1968, 1976, 1977). Однако и этот материал имеет ряд недостатков, основной из которых заключается в том, что костные остатки из нор для изучения вековой изменчивости можно исследовать только «внутри себя». Известно, что разные способы отлова животных часто дают неодинаковые результаты и методически не совсем корректно сравнивать выборки грызунов, добытые с помощью плашек и из пищевых отходов хищников.

Чтобы избежать искажения результатов изучения вековой изменчивости биотопической, хронографической и отчасти другими формами изменчивости, мы предлагаем подбирать материал на основе принципа, который рекомендуем называть принципом тафономической однородности. Этот принцип является, вероятно, единственным специфическим методическим требованием к изучению вековой изменчивости.

В настоящей работе исследованы нижнечелюстные ветви обыкновенных хомяков из карстовых полостей Среднего и Южного Урала. Остеологические сборы из гротов, которые служили норами для лисиц, подразделялись на три группы сохранности по степени фоссилизации. На основании этого подразделения проводилась относительная датировка материала. В качестве главного критерия были выбраны признаки древности костей по Н. К. Верещагину и И. М. Громову (1953). К І группе сохранности отнесены остатки, имеющие охристо-коричневый цвет костной ткани и темно-желтый цвет эмали зубов. Это наиболее древняя часть материала. ІІ группа характеризуется охристо-желтым цветом кости и светло-желтым цветом эмали. К'III группе отнесены белые или слегка желтоватые кости. Как правило, группы сохранности соответствуют глубине залегания материала. Костные остатки, относимые к III группе сохранности, всегда лежат в приповерхностной толще отложений; под ними остатки II группы сохранности, а еще глубже — І группы сохранности.

Изучая сохранность костей из разных горизонтов однотипных местонахождений и сопоставляя ее с видовым составом обнаруженной в них фауны, нам удалось выявить некоторые закономерности. В гротах Зотинский I и Филин присутствовал мощный костеносный слой, в нижней части которого встречены кости I группы сохранности. Среди них обнаружены остатки



Рис. 1. Схема расположения гротов — мест сбора остеологического материала.

Цифрами обозначены среднегодовые температуры, °С (в числителе), и среднегодовое количество осадков, им (в знаменателе), треугольниками — места расположения гротов.

видов, не обитающих ныне на изучаемых территориях (степная пеструшка, степная пищуха, слепушонка). В слоях с остатками, отнесенными ко ІІ группе сохранности, этих видов либо нет совсем, либо они встречались реже. В приповерхностных отложениях гротов с остатками ІІІ группы сохранности

спектр видов полностью соответствует рецентной фауне с видами, появившимися на данной территории в текущем или предыдущем столетиях (серая крыса, ондатра). Этим временем и датируются костные остатки III группы сохранности. Значительно сложнее определить время отложения костей первой группы сохранности. Сделать это помогли наблюдения в гроте Зотинский I (Петрин, Смирнов, 1976). Гумусированный слой с остатками мелких млекопитающих, о которых идет речь, лежит на позднепалеолитическом культурном слое, но отделен от него прослойкой без остеологического материала. В гумусированном слое найдено разрушенное погребение человека раннего железного века (около двух тысяч лет от наших дней). Вероятно, эта дата и дает нам ориентировочное представление о времени первичного заселения грота лисицей. При устройстве норы она, вероятно, нарушила погребение, и поэтому кости человека и различные предметы из захоронения оказались в одном слое с пищевыми остатками лисицы. Это, видимо, произошло на начальных этапах заселения норы, поскольку материал разных групп сохранности перемешан слабо. Все это дает нам право относить остеологический материал I группы сохранности к началу позднего голоцена (около двух тысяч лет назад); материал II группы сохранности, занимая промежуточное положение между I и III, должен был появиться в отложениях около тысячи лет назад.

В данной работе использован следующий остеологический материал из раскопок пяти карстовых полостей (рис. 1): 203 нижнечелюстные ветви из грота Филин и пещеры Сказка, расположенных в 1 км выше по течению р. Белой от дер. Ак-

булатово Бурзянского района Башкирской АССР (I, II и III группы сохранности), 230 нижнечелюстных ветвей из грота Зотинский I, который находится на левом берегу р. Багаряк между деревнями Зотино и Колпаково Каслинского района Челябинской области (I, II и III группы сохранности), 92 нижнечелюстные ветви из грота Безымянный на р. Пышме из окрестностей г. Сухой Лог Свердловской области (III группа сохранности). Кроме того, нам было разрешено промерить нижние челюсти хомяков из коллекций ЗИН АН СССР (105 нижнечелюстных ветвей трех групп сохранности), собранные Е. М. Снегиревской в 1956 г. в отложениях навеса, расположенного на правом берегу р. Б. Сурень в 1,5 км к востоку от дер. Сербаиль Зианчуринского района Башкирской (см. рис. 1).

Все перечисленные пункты сбора проб будем условно называть популяциями, каждая в соответствии с названием реки, на которой находится местонахождение, т. е. Бельская, Бага-

рякская, Пышминская и Большесуреньская.

Анализировать вековую изменчивость размеров хомяков невозможно без учета возрастной изменчивости. Об особенностях последней в каждой из популяций можно судить, разделив нижнечелюстные ветви по принадлежности к разным возрастным группам. Это позволяет установить характер популяционного роста животных в разное геологическое время и в разных районах.

Нам кажется, что относительный возраст хомяков достаточно определять по такому критерию, как степень стертости зубов. У хомяков не наблюдается резкого различия по этому признаку между зверьками перезимовавшими и неперезимовавшими, так как хомяки, как известно, относятся к зимоспящим животным. Поэтому в выборках встречаются нижние челюсти с зубами, совершенно не стертыми (только что прорезавшимися), и всех степеней стирания коронок вплоть до полного их отсутствия. Последние встречаются достаточно редко и, вероятно, принадлежали зверькам, достигшим предельного возраста, до которого доживают хомяки. По Самошу (1972), этот возраст равен 2,5 годам, хотя в литературе приводятся и другие данные (Grasse, 1955). Три группы (по стертости зубов), на которые разделена каждая выборка, вероятно, соответствуют возрастам: 1 — от времени выхода из гнезда до одного года; 2 — от одного года до двух лет; 3 — более двух лет.

В качестве показателя стертости (рис. 2) мы использовали отношение величины расстояния между внешними краями эмали стертой поверхности M_2 в области протоконида и метаконида (1) к ширине коронки зуба в этой же области (2). Экземпляры с величиной отношения меньше 0,65 относились к I возрастной группе (a на рис. 2), с величиной от 0,65 до 0,85 ко II (δ) и от 0,85 до 1,0 — к III (θ).

Результаты измерений нижнечелюстных ветвей обыкновенных хомяков Бельской, Багарякской и Большесурень ской популяций

	Группа	Дли	Длина эубного ряда М1—М2	яда	Длив	Длина диастемы		Высота	Высота нижнечелю- стной ветви	елю-	Расстояние от подбо- родочного отверстия до края задней вырезки	асстояние от подбо- родочного отверстия края задней вырезки	от подбо- отверстия ей вырезки
	ности	•v	•	Ľ	۸	*	u	۸	s	ų	۸	s	r
			H	Бельска	ая попул	ляция							
Молодые (1)		7,90	1	1	7,45	1	2	7,45	<u> </u>	2	14,6	1	2
	II	8,04	0,295	37	7,47	699'0	40	7,87	1,538	38	14,40	3,0	53
	III	7,96	0,258	22	7,58	0,632	19	8,19	0,768	16	14,98	1,21	17
Вэрослые (2)	-	8,06	0,101	6	7,70	0,506	9	8,42	0,710	6 .	15,40	0,94	9
	Ξ	7,92	0,236	33	7,90	0,374	37	8,67	0,487	34	15,28	0,82	33
	III	96,7	0,214	31	7,83	909'0	53	8,62	0,770	18	15,07	1,02	18
Старые (3)	-	7,76	0,251	വ	8,14	0,622	2	8,65	0,506	4	15,20	0,73	જ
	II	7,88	0,302	17	8,28	0,478	19	9,13	0,487	17	15,97	1,35	15
	111	8,07	0,232	22	8,51	0,447	22	9,25	0,462	17	16,04	0,73	16
	-	-	- Ба	і агарякск	ая	популяция	ь .	_	-		-	-	
Молодые (1)		8,13	0,258	9	6,62	0,455	rc	7,65	7,65 0,614	4	113,70 0,17	0,17	က
	II	8,24	0,246	10	86,9	0,424	10	7,58	0,756	2	14,22	0,134	9
		8,17	0,266	9	6,63	0,252	က	7,07	0,386	4	13,82	0,260	4

7	10	က	6	6	6		91	7	7	6	9	7	91	14	7	
0,74	0,85	0,61	0,76	0,99	0,93		0,63	0,859	1	1,095	0,960	1	1,069	0,199	0,83	
15,08 0,74	14,92	15,46	15,56	15,27	10,01		13,67 0,63	13,16	13,35	14,27	15,35	15,75	15,01	15,44	15,70	
12	10	œ	6	7	6		16	7	7	6	∞	က	15	14	∞	
8,64 0,537	0,378	1,02	0,583	0,505	0,743		6,88 0,620	0,835	1	7,98 0,479	969'0	098'0	0,701	0,580	0,312	
	8,29	8,56	9,03	8,68	9,25		6,88	06,9	6,95	7,98	8,07	8,30	8,55	8,43	8,65	
01	19	10	01	18	6	ция	13	7	7	∞	7	က	14	13	∞	
0,453	0,467	0,775	0,341	0,460	0,371	популяция	0,402	0,550	1	0,362	0,556	0,115	0,677	0,423	0,475	
7,71	7,38	8,20	8,05	7,88	8,43		09'9	6,56	7,00	7,36	7,37	7,43	7,41	7,79	7,75	
19	22	11	12	23	11	Большесуреньская	20	∞	7	12	6	4	17	50	10	
0,362	0,280	0,197	0,144	0,263	0,232	Больц	0,245	0,207	0,141	0,323	0,332	0,150	0,260	0,271	0,280	
8,31	8,22	8,15	8,41	8,19	8,20	_	7,78	7,64	8,10	7,77	7.84	7,78	7.76	7.81	7,65	
н	11	III	Н	11	1111	_	1	II	III	-	=	: III		· =	111	
Взрослые (2)			Старые (3)	•			Молодые (1)			Взрослые (2)			Crantie (3)			

ullet у — среднее значение, s — стандартное отклонение, n — число промеренных экземпляров.

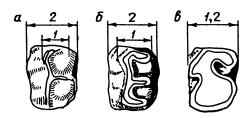


Рис. 2. Схема измерения M_2 хомяка обыкновенного для определения степени стертости зубов.

Объяснения см. в тексте.

Для характеристики размеров нижних челюстей измерялись длина зубного ряда $M_1 - M_3$ по альвеолам, длина диастемы, высота нижнечелюстной кости снаружи на уровне M_1 , расстояние от подбородочного отверстия до края задней вырезки. Результаты этих измерений приведены в табл. 1.

Таким образом, в нашем распоряжении было 630 нижнечелюстных ветвей хомяков из четырех точек сбора, размеры которых оценивались по четырем измерениям. Для того чтобы оценить их возрастную и вековую изменчивость, материал из каждой точки сбора был разделен на три группы сохранности и внутри каждой группы сохранности на три группы по онтогенетическому возрасту. Перед нами стояла задача сравнить результаты измерений костей из 30 выборок по каждому из четырех признаков.

Для выявления каких-либо количественных показателей вековой и возрастной изменчивости необходимо выбрать наиболее удобный и достаточно корректный метод математической обработки — математическую модель для описания вековой и возрастной изменчивости.

Получить представление о вековой изменчивости какой-либо популяции теперь можно, сравнивая попарно выборки разных групп сохранности для одной и той же возрастной группы при помощи критерия Стьюдента (t). Однако, по нашему мнению, такой методический подход в данном случае является неудачным, поскольку, во-первых, он требует проведения неоправданно большого числа вычислений; во-вторых, полученные результаты весьма трудно интерпретировать, в-третьих, при таком подходе не введена количественная характеристика направления и скорости вековой изменчивости и оценка ее статистической достоверности; наконец, при каждом сравнении используется только небольшая часть всего материала исследований, что снижает достоверность получаемых результатов. Более адекватным поставленной задаче способом обработки результатов исследования является регрессионный анализ.

результатов исследования является регрессионный анализ. Регрессионный анализ включает в себя три этапа: 1) выбор математической модели, 2) приближение («подгонка») математической модели к результатам наблюдений, 3) статистический анализ математической модели.

Выбор математической модели ¹. Если рассматривать вековую изменчивость как процесс, происходящий во времени, то результаты исследования можно представить в виде функциональной зависимости

$$y = f(x_1), \tag{1}$$

где y — значение признака, x_1 — геологическое время. Конкретный вид зависимости (1) нам неизвестен, поэтому первоначально мы ограничимся простейшим линейным уравнением

$$y = b_0 + b_1 x_1, \tag{2}$$

где b_0 и b_1 — постоянные коэффициенты.

Коэффициент b_1 в этом уравнении может рассматриваться в качестве характеристики вековой изменчивости: знак коэффициента указывает направление, а численное значение — скорость изменения признака y с течением геологического времени x_1 . Для расчета значений коэффициентов b_i в уравнении (2) теперь можно использовать уже три выборки одной возрастной группы и различных групп сохранности. Понятно, что в этом случае надежность наших заключений будет выше, чем при попарном сопоставлении. Еще более увеличить надежность оценки коэффициентов можно, добавив к уравнению (2) член, учитывающий изменение признака с индивидуальным возрастом животного

$$y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2, \tag{3}$$

где x_2 — индивидуальный возраст животного, b_2 — постоянный коэффициент, характеризующий скорость популяционного роста.

В уравнении (3) возрастная и вековая изменчивость рассматривается как два независимо действующих фактора. Однако оснований *а* priori полагать, что онтогенез в различные геологические эпохи происходит с одинаковой скоростью, у нас нет, поэтому мы должны в уравнение (3) ввести еще один член, характеризующий вклад возрастной изменчивости в вековую в различные геологические эпохи

$$y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + b_{1,2} x_1 x_2. \tag{4}$$

Уравнение (4) описывает всю совокупность имеющихся в нашем распоряжении результатов, поэтому для вычисления коэффициентов b_i в этом уравнении мы можем теперь использовать весь набор данных одновременно и тем самым существенно увеличить надежность получаемых оценок.

Таким образом, в нашей работе из множества факторов, определяющих различия остеометрических признаков животных, мы будем учитывать лишь геологическое время (x_1) и индивидуальный возраст животных (x_2) . Конечно, полностью

¹ Наряду с термином «математическая модель» широко используются понятия «функция», «регрессия», «формула».

объяснить изменчивость этих признаков только действием названных двух факторов невозможно, поскольку помимо них имеются и другие неконтролируемые факторы, которые либо не рассматриваются на данном этапе исследований, либо не могут быть непосредственно измерены, хотя и увеличивают вариабельность признака. Поэтому наша задача состоит лишь в оценке вклада в процесс изменчивости включенных в программу исследования факторов.

Приближение математической модели (4) к результатам исследования заключается в подборе таких коэффициентов b_i , которые обеспечивают наилучшее соответствие между результатами, рассчитанными по этой формуле, и реальными измерениями. Оценка неизвестных коэффициентов b_i по результатам наблюдений может быть осуществлена методом наименьших квадратов, если выполняются следующие предпосылки регрессионного анализа:

1) результаты наблюдений y_1 , y_2 , ..., y_N представляют собой независимые, нормально распределенные случайные величины;

2) дисперсии σ^2 $\{y_u\}$, u=1, 2, ..., N равны друг другу (выборочные оценки s^2 $\{y_u\}$ однородны);

3) независимые переменные (факторы) $x_1, x_2, ..., x_h$ измеряются с малой ошибкой по сравнению с определением y_u .

Гипотезу о нормальном распределении удается проверить лишь для достаточно многочисленных выборок (десятки повторностей). Для остальных выборок это условие приходится просто постулировать (кроме тех случаев, когда известно, что это не так, и требуется специальное рассмотрение; (Адлер и др., 1976). Выполнение второго требования (равенство дисперсий) также должно проверяться на конкретном материале исследований с помощью критериев однородности дисперсий Кохрена, если объемы выборок одинаковы, либо Бартлета, если они различны. Третье условие в нашем случае выполняется всегда, поскольку факторы x_1 и x_2 принимают лишь фиксированные значения.

В общем случае, если не предусмотрены какие-либо ограничения на факторы x_j , коэффициенты регрессии b_i коррелированы, т. е. не могут быть определены независимо один от другого. Следовательно, изменение порядка полинома или опускание в нем хотя бы части членов приводит к изменению всех остальных коэффициентов регрессии (Налимов, Чернова, 1965). Поэтому в данном случае не имеет смысла придавать какоелибо значение индивидуальным коэффициентам регрессии и к уравнению регрессии следует подходить лишь как к некоторой интерполяционной формуле. Отсюда ясно, что необходимо так выбирать уровни факторов x_j , чтобы коэффициенты регрессии оценивались независимо друг от друга. Только в этом случае уравнение (4) рассматривается как регрессионная модель изучаемого процесса, а коэффициенты регрессии могут характери-

Полный факторный эксперимент для двух переменных x_1 и x_2 , варьируемых на трех уровнях (планирование типа 3^2)

№ строки		Результаты измерений			
u	x _{0u}	x_{1u}	x _{2u}	x_1x_2u	Уu
1 2 3 4 5 6 7 8 9	+1 +1 +1 +1 +1 +1 +1 +1	$ \begin{array}{c c} -1 & 0 \\ +1 & -1 \\ 0 & +1 \\ -1 & 0 \\ +1 & 1 \end{array} $	$ \begin{array}{c c} -1 \\ -1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ +1 \\ +1 \\ +1 \end{array} $	+1 0 -1 0 0 0 -1 0 +1	6,62 6,98 6,63 7,71 7,38 8,20 8,05 7,88 8,43

зовать роль соответствующих их факторов в этом процессе. Разрешить возникшую проблему позволяют методы теории планирования экспериментов (Налимов, Чернова, 1965; Адлери др., 1976; Максимов, 1975).

Воспользуемся тем, что каждый из рассматриваемых факторов принимает по три фиксированных значения (уровня), причем промежутки между двумя последовательными уровнями одинаковы. Это позволяет нам одинаково закодировать уровни разных факторов. Три уровня индивидуального возраста обозначим так: молодые — (—1), взрослые — (0), старые — (+1). По такому же принципу кодируются уровни фактора геологического времени: І группа сохранности — (+1). Ії группа сохранности — (+1). Таким образом, изменения признака в каждой из точек сбора (популяций) изучались в зависимости от двух факторов (x_1 и x_2), каждый из которых рассматривался на трех уровнях (+1).

Все N-возможные комбинации двух факторов, варьируемых на трех уровнях, приведены в табл. 2. Фиктивная переменная $x_0 = +1$ введена лишь для удобства вычислений. Эта таблица составляет матрицу планирования (МП). Каждой строке МП с номером u отвечает определенное сочетание факторов x_{1u} и x_{2u} , а значит, и соответствующее значение признака y_u . Приведенные термины в нашем случае могут употребляться лишь условно, поскольку речь идет не о проведении эксперимента в соответствии с принятым планом, а напротив, лишь о возможности применить данный тип математического анализа к уже собранным данным. Тем не менее, мы сочли целесообразным сохранить терминологию, принятую в теории планирования эксперимента, так как несмотря на указанное формальное отли-

чие, сущность обработки результатов исследования остается неизменной. В теории планирования эксперимента показано (Налимов, Чернова, 1965), что все коэффициенты регрессии оцениваются независимо один от другого, если МП является «ортогональной».

Приведенная в табл. 4 МП будет ортогональной, когда число

повторностей n_u в каждой выборке будет одинаково:

$$n_u = n, (u = 1, 2, ..., N).$$
 (5)

Возникшее затруднение можно преодолеть, если рассматривать все выборки как «бесповторные» (n=1), приняв в качестве y_u среднее арифметическое значение y_u каждой выборки. Однако это ведет к существенному увеличению дисперсии коэффициентов b_i и тем самым ухудшает шансы на обнаружение статистически значимых коэффициентов регрессии. Поэтому в нашей работе мы воспользуемся средним числом повторностей (n), одинаковым для всех выборок и равным

$$\frac{1}{n} = \sum_{u=1}^{N} n_u / N. \tag{6}$$

Такой прием не является вполне строгим и служит лишь аппроксимацией, позволяющей оценить порядок величины коэффициентов регрессии и их знак. Коэффициенты регрессии b_i легко вычисляются при помощи описанной МП по формуле

$$b_{i} = \sum_{u=1}^{N} x_{iu} y_{u} / \sum_{u=1}^{N} x_{iu}^{2}, \tag{7}$$

где x_{iu} — значение независимой переменной из МП, y_u — результат измерения, u — номер строки МП. Фактически, чтобы вычислить коэффициент b_i достаточно алгебраически сложить элементы столбца y_u со знаками, соответствующими i-му столбцу МП, и эту сумму разделить на число ненулевых элементов в том же столбце МП.

Статистический анализ уравнения регрессии (4) включает вычисление оценок дисперсий $s^2\{b_i\}$, характеризующих ошибки в определении коэффициентов регрессии, проверку статистической значимости коэффициентов регрессии и адекватности представления результатов исследования полученным полиномом.

Подробнее полную схему обработки результатов наблюдений проиллюстрируем на примере исследования изменчивости длины диастемы Зотинской популяции. Результаты измерений представлены в табл. 1, средние значения признака, соответствующие «планированию»,— в табл. 2.

Проверка гипотезы о нормальности распределений, проведенная при помощи одного из стандартных статистических тестов (χ²-критерия), показала, что выборки № 2, 4—8 распределены нормально. Остальные выборки слишком малочисленны, чтобы можно было определить их тип распределения.

Для рассматриваемого признака выборки имеют разное число повторностей (n_u) , поэтому проверка однородности выборочных дисперсий производится по критерию Бартлета

$$B = \frac{V}{C},\tag{8}$$

где

$$V = 2,303 \left[\lg s^{2} \sum_{u=1}^{N} f_{u} - \sum_{u=1}^{N} f_{u} \lg s_{u}^{2} \right];$$
 (9)

$$C = 1 + \frac{1}{3(N-1)} \left[\sum_{u=1}^{N} \frac{1}{f_u} - \sum_{u=1}^{N} f_u \right]; \tag{10}$$

 $f_u = n_u - 1$ — число степеней свободы дисперсии s_u^2 ; N — количество сравниваемых дисперсий;

 $\overline{s^2}$ — средняя арифметическая дисперсия, взвешенная по числу степеней свободы

$$\overline{s}^2 = \frac{\sum_{u=1}^{N} f_u s_u^2}{f}.$$
 (11)

Здесь $f = \sum_{u=1}^{N} f_u$ — число степеней свободы дисперсии $\overline{s^2}$. В нашем примере N=9, f=85, $\overline{s^2}=0,229$, V=9,85, C=1,06 и B=9,29. Бартлет установил (цит. по Гмурман, 1972), что случайная величина b распределена приближенно как χ^2 с N-1 степенями

чина b распределена приближенно как χ^2 с N-1 степенями свободы, если все $f_u>2$, поэтому вычисленное значение критерия b сравниваем с табличным значением $\chi^2(\alpha, N-1)$ при уровне значимости α :

$$B = 9,29 < \chi^2(0,05; 8) = 15,5.$$

Следовательно, выборочные дисперсии s_u^2 однородны. В этом случае величину \overline{s}^2 можно принять за усредненную оценку разброса результатов измерений — дисперсию воспроизводимости

$$s^2\{y\} = \overline{s^2} = 0,229.$$
 (12)

Коэффициенты регрессии, найденные по формуле (7) и МП, равны

$$b_0 = \frac{67,88}{9} = 7,54; \ b_1 = \frac{0,88}{6} = 0,146; \ b_2 = \frac{4,13}{6} = 0,688;$$

$$b_{12} = \frac{0,37}{4} = 0,0925.$$

При рассматриваемой схеме обработки результатов теория планирования эксперимента дает простую формулу для расчета дисперсии коэффициентов b_i :

$$s^{2} \{b_{i}\} = \frac{s^{2} \{y\}}{\overline{n} \cdot \sum_{u=1}^{N} x_{iu}^{2}}.$$
 (13)

По формуле (6) получаем $\overline{n} = 10,4 \approx 10$, тогда $s\{b_0\} = \left(\frac{0,299}{10 \cdot 9}\right)^{1/2} = 0,05$; $s\{b_1\} = s\{b_2\} = \left(\frac{0,299}{10 \cdot 6}\right)^{1/2} = 0,062$; $s\{b_{12}\} = \left(\frac{0,299}{10 \cdot 4}\right)^{1/2} = 0,076$.

Теперь можно оценить значимость коэффициентов регрессии (проверить гипотезу $b_i = 0$) с помощью t — критерия Стьюдента:

$$t_i = \frac{|b_i - 0|}{s \{b_i\}},\tag{14}$$

который сопоставляется с критическим значением $t(\alpha, f)$, найденным в соответствующей таблице, при уровне значимости α и числе степеней свободы f, с которым была определена дисперсия воспроизводимости $s^2\{y\}$. В нашем случае

$$t_0 = \frac{7,54}{0,05} = 150,8 > t^{\pi a 6 \pi} \cdot (0,05; 85) = 1,97;$$

$$t_1 = \frac{0,146}{0,062} = 2,36 > 1,97; t_2 = \frac{0,688}{0,062} = 11,1 > 1,97;$$

$$t_{12} = \frac{0,0925}{0,076} = 1,22 < 1,97.$$

Следовательно, только коэффициент b_{12} оказался незначимым. Поэтому он может быть отброшен.

Окончательно уравнение регрессии имеет вид

$$\hat{y}_{n} = 7,54 + 0,146x_{1} + 0,688x_{2}. \tag{15}$$

Статистический анализ уравнения регрессии заканчивается проверкой адекватности представления результатов наблюдений полиномом (15). Для этого составляется F-отношение

$$F = \frac{s_R^2}{s^2 \left\{ y \right\}},\tag{16}$$

где s_R^2 — остаточная дисперсия, вычисляемая по формуле

$$s_R^2 = \frac{\sum_{u=1}^N (\hat{y}_u - y_u)^2}{f_R},$$
 (17)

где \hat{y}_u — величина, предсказанная уравнением регрессии (15); y_u — результаты измерений признака; $f_R = N - k - 1$ — число степеней свободы остаточной дисперсии s_R^2 ; k — число значимых коэффициентов регрессии в уравнении (15). Рассчитанное значение F сравниваем с табличным:

$$F = \frac{0.96}{0.229} = 4.19 < F^{\text{Ta6}\pi} \cdot (\alpha, f_R, f) = F^{\text{Ta6}\pi} \cdot (0.05; 6; 85) = 2.2.$$

Таблица 3

Коэффициенты b_0 , b_1 , b_2 уравнений регрессии вида $y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2$

		-		
Коэффициент	1*	2	3	4
	Больше	суреньская попу.	ляция	
$\begin{smallmatrix}b_0\\b_1\\b_2\end{smallmatrix}$	7,79 — —	$7,25 \\ +0,135 \\ +0,465$	7,86 - +0,816	$ \begin{array}{r} 14,63 \\ +0,308 \\ +0,995 \end{array}$
	Бе.	льская п <mark>опул</mark> яци	Я	
$\begin{smallmatrix}b_0\\b_1\\b_2\end{smallmatrix}$	7,95 — —	7,87 + 0,105 + 0,405	$\begin{array}{ c c } 8,47 \\ +0,257 \\ +0,587 \end{array}$	$\begin{vmatrix} 15,21 \\ -40,538 \end{vmatrix}$
	Бага	арякская популя	ция	
$egin{array}{c} b_0 \ b_1 \ b_2 \end{array}$	8,22 — —	$7,55 \\ +0,15 \\ +0,62$	$ \begin{array}{c c} & 8,31 \\ & - \\ & +0,775 \end{array} $	14,89 +0,85
	Пыш	іми н ская популя	ция	
$\begin{smallmatrix}b_0\\b_1\\b_2\end{smallmatrix}$	8,19 	8,25 — +0,845	8,73 - +0,86	15,95 - +1,4

^{* 1 —} длина зубного ряда $M_1 - M_3$, 2 — длина диастемы; 3 — высота нижней челюсти; 4 — расстояние от подбородочного отверстия до края задней вырезки.

Таким образом, можно заключить что уравнение (15) адекватно экспериментальным данным описывает результаты исследования.

Аналогичная обработка проведена и для остальных признаков, представленных в табл. 1—3. Статистически значимые коэффициенты уравнения регрессии $y=b_0+b_1x_1+b_2x_2$ для каждого признака сведены в табл. 3, где y — значение промеров нижней челюсти; x_1 — геологический возраст; x_2 — онтогенетический возраст.

Итак, предлагаемая методика обработки результатов наблюдений обладает следующими преимуществами:

1) введена количественная характеристика направления и скорости вековой изменчивости (коэффициент регрессии b_1);

2) для определения численного значения этой величины используются одновременно все имеющиеся результаты измерений, что увеличивает надежность и точность оценки данного параметра;

3) все коэффициенты регрессии вычисляются независимо

друг от друга;

4) использование результатов теории планирования экспериментов позволяет существенно упростить все процедуры вычислений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В итоге статистической обработки данных по вековой и возрастной изменчивости каждого изученного признака нижнечелюстных ветвей хомяков Багарякской, Бельской и Большесуреньской популяций были получены уравнения, в общем виде аналогичные уравнению (4). Их коэффициенты приведены в табл. 3. Во всех рассмотренных случаях член $b_{1,2}$ оказался статистически незначимым, т. е. нам не удалось зафиксировать взаимозависимости между характером популяционного роста и вековой изменчивостью. Это свидетельствует о том, что: а) скорость популяционного роста нижнечелюстных ветвей в каждой из популяций в пределах изучаемого геологического времени была постоянна (различия статистически незначимы); б) скорость вековой изменчивости оказалась статистически одинакова при изучении ее у молодых, взрослых и старых животных в пределах каждой популяции. Все нижнечелюстные ветви хомяков из Пышминской популяции принадлежали к III группе сохранности, поэтому схема обработки этого материала сколько отличалась от приведенной. Для этого случая расчеты велись по схеме планирования типа 31, т. е. проводился факторный эксперимент для одной переменной, варьируемой на трех уровнях. Отсюда ясно, что член b_1x_1 в уравнениях для Пышминской популяции отсутствует (см. табл. 3).

Для Большесуреньской, Бельской и Багарякской популяций все коэффициенты, достигшие 95%-ного уровня значимости, имеют знак плюс. Это показывает, что за период от начала позднего голоцена до современности у хомяков изученных популяций происходило увеличение размеров нижнечелюстных костей. Об этом свидетельствует изменение значений следующих промеров: длины диастемы, высоты на уровне M_1 , расстояния от подбородочного отверстия до края задней вырезки. Ни в одной из этих популяций изменения длины зубного ряда по альвеолам не оказались статистически значимыми. Вероятно, это объясняется тем, что длина зубного ряда по сравнению с другими изучавшимися признаками вообще более стабильна (см. далее анализ географической изменчивости).

Для зафиксированных изменений можно определить не только направление, но и скорость. Величины скоростей вековых изменений изученных признаков нижних челюстей, вычисленные в дарвинах (Haldane, 1949) приведены в табл. 4.

Установленные скорости следует считать довольно высокими; так, Куртен (Kurtén, 1959) относит подобные скорости к типу А — скорости (наиболее высокие), характерные для изменений краниологических признаков ряда видов млекопитающих в постплейстоцене. Важно отметить, что соответствующие значения признаков молодых, взрослых и старых хомяков изменялись во времени на одни и те же величины. Это, по на-

Скорости изменения (в дарвинах) значений признаков нижней челюсти хомяка обыкновенного в популяциях Среднего и Южного Урала в позднем голоцене

	Популяция						
Признак	Большесурень- ская	Бельская	Багарякская				
Длина диастемы	17,0 —	12,5 27,5	17,5				
отверстия до края задней вырезки	19,5	_	_				

шему мнению, является следствием того, что скорость популяционного роста нижней челюсти оставалась статистически постоянной на исследованном отрезке геологического времени.

Попытаемся проанализировать полученные факты для выяснения вероятных причин установленных морфологических изменений. И. М. Громовым (1957) было показано, что длина диастемы нижней челюсти у хомяка обыкновенного изменяется так же, как и размеры осевого черепа. В изученных нами выборках нижних челюстей хомяков длина диастемы, как и высота нижней челюсти, и расстояние от подбородочного отверстия до края задней вырезки во времени увеличивались. Это дает нам право считать, что увеличение значений этих признаков связано с увеличением размеров осевого черепа хомяков и их тела. И. М. Громовым (1957) и Куртеном (Kurtén, 1960) на большом материале из разных районов Европы было установлено, что позднеплейстоценовые хомяки были крупнее современных. Постепенное измельчание животных этого вида в голоцене показано М. Н. Лозаном (1971) для территории Молдавии. Вероятно, эту тенденцию можно считать общей для всех участков ареала хомяка обыкновенного. Возможно, что позднеплейстоценовые предки хомяков, обитающих ныне на Урале, были так же, как и на других территориях, крупнее их современных потомков. К сожалению, в наиболее подробно изученных позднеплейстоценовых комплексах мелких млекопитающих Зауралья остатки хомяка обыкновенного не найдены (Малеева, 1970).

Установленное нами увеличение размеров хомяков в позднем голоцене не совпадает с тенденцией их уменьшения от позднего плейстоцена к современности. Из этого следует, что на протяжении голоцена происходили смены направлений изменения размеров хомяков, аналогичные тем, которые были установлены К. Л. Паавером (1965) для ряда видов млекопитающих Прибалтики.

Судя по изменению видового состава млекопитающих, описанному выше, увеличение размеров хомяков от начала позднего голоцена к современности происходило на фоне изменения климата от теплого и сухого до холодного и влажного. Ранее Куртеном (Kurtén, 1960) было описано аналогичное явление для плейстоцена Западной Европы. Хомяки в периоды похолоданий были крупнее, чем в периоды потеплений. Этим же автором (Kurtén, 1960) было высказано предположение о том, что процесс изменения размеров животных во времени можно рассматривать в качестве аналога географических изменений. Достаточно убедительно подтвердить это положение Куртену не удалось, так как для установления закономерностей географической изменчивости им было использовано всего 10 экземпляров хомяков из Западной Европы и один — из Будапешта. При проведении прямых аналогий между географической и вековой изменчивостью приходится допустить, что процесс внутривидовой дифференцировки во времени — это только реакция на изменение условий среды, а реализуется она в такой же форме, как и при пространственной дифференцировке. Далее попытаемся проанализировать правильность такого допущения на примере описываемого материала.

Географическая изменчивость краниометрических признаков хомяка обыкновенного на Урале никем ранее не исследовалась. И. М. Громов (1957), изучавший в Европейской части СССР географическую изменчивость морфологических признаков осевого черепа и нижней челюсти хомяка, указывает, что в разных частях ареала этого вида направления географической изменчивости размеров могут быть разными. Это обстоятельство не дает права распространять закономерности, выявленные в других районах, на рассматриваемый нами участок ареала. Поэтому нам пришлось специально рассматривать географическую изменчивость изучаемых признаков нижней челюсти на Среднем и Южном Урале.

В качестве показателя географической изменчивости в нашем случае нецелесообразно использовать расстояния (в километрах), или какие-либо другие градиенты, кроме таких, которые бы объективно характеризовали наиболее существенные компоненты природной обстановки как среды обитания изучаемых животных. Наиболее распространенными количественными показателями природной среды являются среднегодовая температура и среднегодовое количество осадков. Эти показатели характеризуют в обобщенном виде две важнейшие составляющие климата — температуру и влажность. Особенности сочетания этих показателей определяют многие важнейшие свойства не только других климатических характеристик, но и в значительной степени ландшафтную зональность, а вместе с ней — особенности фаунистических и флористических комплексов.

В качестве объекта изучения географической изменчивости были использованы нижние челюсти хомяков III группы сохранности из описанных выше гротов, так как они представляют собой остатки почти современных животных:

Из литературных источников («Физико-географическое районирование...», 1964, «Советский Союз», 1968; Макунина, 1974) были взяты сведения по среднегодовым температурам t° и среднегодовому количеству осадков l районов, в которых находятся изучаемые популяции (см. рис. 1).

При нахождении географических закономерностей в изменении признаков нижних челюстей хомяков мы исходили из предположения, что величина признака P обусловлена, как минимум, двумя факторами: t и l. Искомая зависимость в самом простом случае должна принять вид

$$P = a_0 + a_1 l + a_2 t^{\circ}. {18}$$

Поскольку величины P, t° и l для каждой популяции нам известны, то нужно только найти значение коэффициентов a_0 , a_1 , a_2 . Это можно сделать, решив систему, состоящую из уравнений для каждой из популяций, способом наименьших квадратов. Закономерности географических изменений, выявляемые по значениям признаков у животных разных возрастных групп могут быть разными, поэтому расчет коэффициентов уравнений климатических зависимостей проводился отдельно на основании промеров нижних челюстей молодых, взрослых и старых хомяков (табл. 5). В основу поисков закономерностей географических изменений могут быть положены данные непосредственного их измерения и расчетные данные, полученные из соответствующих уравнений регрессий. Проверка показала, что оба варианта расчетов дают практически одинаковые результаты, поэтому далее мы будем пользоваться только данными, рассчитанными из уравнений регрессии (см. табл. 3). По этим данным определены (см. табл. 5) коэффициенты уравнения (18).

При подстановке в каждое из уравнений значений среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков районов, в которых находятся изученные популяции, получим соответствующие значения признака. Вполне удовлетворительное совпадение значений признаков, полученных из уравнений климатических зависимостей с рассчитанными по уравнениям регрессии, дает нам право считать следующее.

- 1. Найдена закономерность, по которой изменяется изученный признак в зависимости от среднегодовых температуры и количества осадков.
- 2. Величину признака в пределах изученного интервала значений l и t° можно рассчитать, исходя из этих величин. Иными словами, выбранные факторы среды являются решающими в пространственном изменении изученного признака.

Была проведена проверка данных выводов путем контроль-

Коэффициенты уравнений климатических зависимостей признаков нижней челюсти хомяка обыкновенного (в основе расчетов данные из уравнений регрессии)

Қоэффициент	Молодые	Взрослые	Старые							
	Высота нижн	ней челюсти								
$egin{array}{c} a_0 \ a_1 \ a_2 \end{array}$	$+5,99 \\ +0,0043 \\ -0,303$	+7,313 +0,0032 -0,352	$\begin{array}{ c c c } +8,63 \\ +0,00214 \\ -0,408 \end{array}$							
Расстояние с	от подбородочного от	верстия до края заб	дней вырезки							
$egin{array}{c} a_0 \ a_1 \ a_2 \end{array}$	$\begin{array}{c c} +12,98 \\ +0,00339 \\ -0,222 \end{array}$	+15,17 +0,00134 -0,482	$\begin{vmatrix} +17,36 \\ -0,00071 \\ -0,745 \end{vmatrix}$							
Длин	а зубного ряда нижн	ей челюсти по альве	голам							
$egin{array}{c} a_0 \ a_1 \ a_2 \end{array}$	=	$\begin{array}{c c} +8,388 \\ -0,000269 \\ -0,201 \end{array}$	'							
Длина диастемы										
$egin{array}{c} a_0 \ a_1 \ a_2 \end{array}$	+5,93 +0,003 -0,117	$ \begin{array}{r} +8,12 \\ +0,0007 \\ -0,47 \end{array} $	$\begin{array}{c c} +9,07 \\ +0,00005 \\ -0,52 \end{array}$							

ного просчета. Предположим, что величина длины диастемы у молодых хомяков в Пышминской популяции неизвестна. Рассчитаем коэффициенты климатической зависимости только на основании климатических данных и величин длины диастемы молодых хомяков в Большесуреньской, Бельской и Багарякской популяциях. Получим уравнение

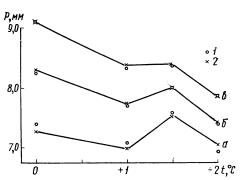
$$P = 5.81 + 0.0031l - 0.06t^{\circ}$$
. (19)

Подставив в это уравнение значения l и t° для Пышминской популяции, получим P, равное 7,21 мм. Сравнение этой величины с известными значениями данного признака дает удовлетворительные результаты.

Аналогичная проверка была проведена при установлении климатической зависимости длины диастемы у старых хомяков. Величина длины диастемы, вычисленная по уравнению климатической зависимости, построенному без учета данных Пышминской популяции, оказалась 9,00 мм, тогда как известно, что эмпирически полученное ее значение 9,03 мм, а рассчитанное по уравнению регрессии 9,09 мм. Такое совпадение теоретически рассчитанных значений и известных эмпирических убеждает нас в том, что искомая зависимость между величиной

Рис. 3. Длина диастемы нижней челюсти хомяка обыкновенного (p) в четырех популяциях Среднего и Южного Урала в зависимости от среднегодовых температур (t^o) .

a — молодые, δ — взрослые и θ — старые животные. l — значения, полученные по уравнениям киматических зависимостей; 2 — по уравнениям регрессии



признака и климатическими факторами найдена правильно. Хорошие результаты сопоставления данных, полученных разными способами, показывают, что уравнения климатических зависимостей признаков нижней челюсти хомяка обыкновенного адекватно описывают закономерности географических изменений этих признаков. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что для всех признаков коэффициенты a_2 имеют знак минус (см. табл. 5). Это значит, что величины всех изученных признаков во всех возрастных группах уменьшаются при увеличении среднегодовых температур, т. е. на изученном участке ареала размеры хомяка больше в «холодных» районах и меньше в «теплых».

Если сопоставить абсолютные значения коэффициентов в разных возрастных группах, то явно видно, что у молодых значения коэффициентов меньше, чем у взрослых, а у старых больше, чем у взрослых. Это свидетельствует о том, что влияние температуры в старших возрастных группах сильнее.

Обратное явление наблюдается при изучении влияния среднегодового количества осадков на величину изученных признаков. Увеличение среднегодового количества осадков максимально сказывается на размерах нижней челюсти у молодых хомяков (см. табл. 5), а с увеличением возраста сила этого эффекта уменьшается.

Если расположить значения признаков нижней челюсти (например, величины длины диастемы) в соответствии с возрастанием среднегодовых температур районов обитания хомяков (рис. 3), то кривая изменения величины признака у старых животных максимально приближается к прямой. Убывание значений длины диастемы наиболее резко происходит у старых животных, меньше — у взрослых и еще меньше — у молодых. Обращает на себя внимание небольшое отклонение от правильного клинального изменения в точке, характеризующей величину признака у старых хомяков Бельской популяции и возрастание степени излома у взрослых и молодых.

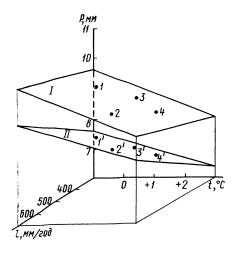


Рис. 4. Высота нижней челюсти хомяка обыкновенного (P, MM) в зависимости от среднегодовой температуры (t°, C) и среднегодового количества осадков (l, MM/200).

1, 2, 3, 4 — высота нижней челюсти старых хомяков соответственно в Пышминской, Багарякской и большесуреньской популяциях: 1', 2', 3', 4' — то же, молодых хомяков.

Все эти явления получают простую интерпретацию, если для их объяснения привлечь данные, полученные из уравнений климатических зависимостей. Разность наклона кривых длины диа-

стемы животных разного возраста хорошо согласуется с разной степенью зависимости величины признака у животных разных возрастных групп от среднегодовых температур (см. (табл. 5). Градиент температуры на рис. 3 не полностью совпадает с градиентом среднегодового количества осадков. В районе Бельской популяции величина среднегодового количества осадков максимальна (см. рис. 1), поэтому значение длины диастемы в этой точке отклоняется от линейной клинальной зависимости признака от температуры. Как видно из табл. 5, наиболее сильно среднегодовое количество осадков влияет на величину признака у молодых животных, поэтому именно на кривой а рис. 3 наблюдается максимальное отклонение от прямой в точке значения длины диастемы у зверьков Бельской популяции.

Проявления географической изменчивости абсолютных размеров признаков молодых, взрослых и старых животных неодинаковы. По нашему мнению, одна из основных причин этого в различии скоростей популяционного роста животных разных мест обитания. Это явление хорошо иллюстрирует рис. 4.

Плоскости I и II образованы двумя множествами точек, показывающих значения высоты нижней челюсти соответственно молодых и старых хомяков в районах, имеющих среднегодовые температуры от —1 до +3° С и среднегодовое количество осадков 300—700 мм. Отрезок перпендикуляра, проведенного к основанию графика и заключенный между плоскостями I и II, характеризует разницу в высоте нижней челюсти молодых и старых хомяков из одного района. Длину этого отрезка можно условно рассматривать как показатель скорости популяционного роста. Хорошо видно, что она минимальна в районах с большим количеством осадков и высокими температурами, а максимальна в сухих и холодных районах. Если мысленно продолжить плоскости в интервалы больших и меньших значений температуры и влажности, то скорость популяционного роста в одних районах окажется чрезвычайно большой, а в других сократится до нуля, а далее плоскости пересекутся. Это ясно показывает, что найденные закономерности связи размеров нижнечелюстных ветвей и климатических условий справедливы не для любых интервалов значений температуры и влажности. На обширном ареале хомяка довольно много таких районов, в которых закономерности связи размеров этих животных и климата, справедливые для Среднего и Южного Урала, оказываются неприменимыми. Будущие исследования должны очертить границы точнее.

Подводя итог описанию закономерностей географических изменений изученных признаков нижней челюсти хомяка обыкновенного, можно утверждать следующее.

- 1. Географическая изменчивость размеров нижнечелюстных костей удовлетворительно описывается уравнениями климатической зависимости величины изученных признаков от среднегодовой температуры и количества осадков: увеличение среднегодовой температуры ведет к уменьшению величин изученных признаков, а увеличение среднегодового количества осадков к их увеличению.
- 2. Степень зависимости размеров хомяков от изученных климатических характеристик неодинакова на разных этапах онтогенеза.
- 3. Характер связи размеров хомяков с температурой и количеством осадков на разных участках ареала различен: найденные закономерности нельзя распространять на любые интервалы их значений (даже внутри современного ареала этого вида).

Теперь, когда нам известны закономерности хода вековых и географических изменений изученных признаков нижней челюсти хомяка, можно перейти к их сопоставлению. Если изменения величин признаков во времени происходят по тем же законам, по которым они изменяются пространственно в зависимости от смены климатических характеристик, то можно сделать вывод о том, что вековые изменения это также есть изменения, связанные со сменой климата. Проверка этого предположения проводилась следующим образом.

Нам известны величины значений признаков нижней челюсти в начале позднего голоцена (I группа сохранности). Восстановим характеристику климата в этот период на основе фаунистических данных.

Выше было отмечено, что среди остатков I группы сохранности встречались кости степной пищухи, степной пеструшки и слепушонки. Первые два вида позже совсем исчезли из изучаемых районов, а численность третьего сильно сократилась. Попытаемся найти условия аналогичные ландшафтно-климати-

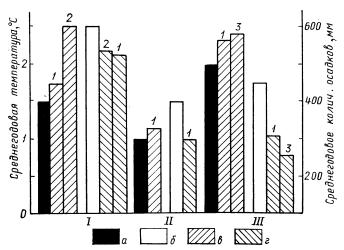


Рис. 5. Климатическая характеристика Бельской (I), Багарякской (II) и Большесуреньской (III) популяций хомяка обыкновенного в настоящее время и в начале раннего голоцена. a— современная среднегодовая температура, δ — современное среднегодовое количество осадков, θ — среднегодовая температура и z— среднегодовое количество осадков в начале позднего голоцена, рассчитанное на основании уравнений климатических зависимостей: I— длины диастемы, 2— высоты нижней челюсти, 3— расстояния от подбородочного отверстия до края задней вырезки.

ческой обстановке, в которой обитали эти виды накануне их исчезновения в данных районах. Вероятно, они должны быть в районах современного крайнего северного распространения этих видов. На основании данных С. В. Кирикова М. Я. Марвина (1969), такими районами можно считать южную лесостепь и северную степь Зауралья и нагорные лесостепи и степи на юге Башкирии. Эти районы характеризуются более высокой среднегодовой температурой и меньшей увлажненностью, чем те, в которых обнаружены субфоссильные остатки степной пищухи и слепушонки. Можно предположить, что основные характеристики климата и ландшафта в эпоху начала позднего голоцена были такими же, как в районах современного крайнего северного распространения степной пищухи и слепушонки. Иными словами, в районах нагорных широколиственных лесов Башкирии и северных лесостепях Зауралья в начале позднего голоцена климатические условия были аналогичны тем, которые характерны для современных южных лесостепей и степей Зауралья и нагорных лесостепей и степей на юге Башкирии. Разница современных климатических условий и условий начала позднего голоцена заключается прежде всего в более высоких среднегодовых температурах и меньшей увлажненности в начале позднего голоцена. Условимся, что характер зависимости величин морфологических признаков нижнечелюстных костей от среднегодового количества осадков и среднегодовой температуры при вековых изменениях был таким же, как и при географических. В уравнении климатических зависимостей подставим соответствующие значения P I группы сохранности и коэффициенты при факторах t^{D} и t^{D} , найденные для уравнений климатических зависимостей соответствующих возрастных групп; на основе этих данных вычислим t^{D} и t^{D} и t^{D} и t^{D} для начала позднего голоцена. Если вычисленные значения совпадут с предсказанными, на основании фаунистических данных, то значит географические изменения под воздействием климата хорошо описывают и вековые изменения; для объяснения последних не требуется привлекать других причин, кроме климатических.

Результаты проведенных вычислений представлены на рис. 5. Во всех случаях расчетные среднегодовые температуры начала раннего голоцена оказались выше современных, но не более чем на 1° С; среднегодовое количество осадков по расчетам должно было быть меньше в среднем на 80 мм.

Из этих данных видно, что подстановка в уравнения климатических зависимостей величин признаков, наблюдавшихся в начале позднего голоцена, приводит к вычислению таких климатических показателей этого периода, которые хорошо совпадают с предсказанными на основании данных изменения состава фауны.

Точного совпадения результатов расчетов, выполненных по разным промерам, трудно было бы ожидать, так как все расчеты велись на основании величин, вычисленных с определенными статистическими ошибками.

Итак, на основе знания величины изменения исследованных признаков нижней челюсти хомяка обыкновенного во времени и закономерностей их географических изменений достаточно точно предсказаны климатические характеристики интересующего геологического периода. Равной степенью правомочности обладает и обратный прогноз; зная закономерности географических изменений признаков в зависимости от климата и климат интересующего отрезка времени, можно рассчитать для него величины значений этих признаков. Можно считать доказанным, что для разобранного случая изменение морфологических характеристик популяций хомяка обыкновенного как при вековых изменениях, так и географических, имеют одну природу — это реакция на смену условий среды; причины изученных вековых изменений исследованных морфологических признаков этого вида ограничиваются только сдвигом величин среднегодовых температур и количества осадков.

Эти данные позволяют дополнить характеристику вековой изменчивости (Паавер, 1965) следующим положением: выражение вековой и географической изменчивости размеров млекопитающих в одних единицах измерения (единица измерения

размера животного на единицу измерения климатических параметров) позволяет считать, что эти формы изменчивости имеют одну экологическую основу и по своей адаптивной природе однозначны (Смирнов, 1976).

Признание однозначности адаптивной природы вековой и географической изменчивости не дает основания (при рассмотрении конкретных случаев) проводить между ними прямые аналогии без предварительного анализа. Для того чтобы использовать данные по географической изменчивости для объяснения того илк иного случая вековой изменчивости, необходимо не только выявить фактор среды, с которым адаптивно связан данный признак, и выяснить характер зависимости явления от изменения фактора среды, но и иметь в виду, что установленный характер зависимости нельзя без проверки распространять на любые интервалы значений данного фактора.

Для того чтобы понять, почему в данный исторический момент популяция имеет тот или иной морфологический облик. необходимо рассматривать ее прежде всего как естественноисторическую структуру (Глотов, 1975), развивающуюся в тесном контакте с биогеоценотическим окружением. Принципы и методы подобных исследований в последние годы начали формироваться в виде новой отрасли экологии — исторической эко-

логии.

ЛИТЕРАТУРА

Адлер Ю. П., Маркова Е. В., Грановский Ю. В. Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. М., «Наука», 1976, с. 1—279. Верещагин Н. К., Громов И. М. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1953, с. 1—37.

Глотов Н. В. Популяция как естественно-историческая структура.— Генетика ч эволюция природных популяций растений. Махачкала, Изд-во Дагестан. фил. АН СССР, 1975, с. 17-25.

Гмурман В. Е. Теория вероятностей и математическая статистика. М., «Высшая школа», 1972, с. 326. Громов И. М. Ископаемые четвертичные грызуны северной части нижнего Дона и прилежащего участка волго-донского водораздела.— Труды Зоол. ин-та АН СССР. М.— Л., 1957, с. 246—318.

Динесман Л. Г. Изучение истории биогеоценозов по норам живот-

ных. М., «Наука», 1968.

Динесман Л. Г. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины.— История биогеоценозов CCCP В голоцене. Μ., «Havka», c. 122—132.

Динесман Л. Г. Биогеоценозы степей в голоцене. М., «Наука», 1977.

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

Лозан М. Н. Грызуны Молдавии. Кишинев, 1971.

Максимов В. Н. Полиномиальные модели при решении задач экологической физиологии и биохимии.— Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 97. Свердловск, 1975, с. 3—17. Макунина А. А. Ландшафты Урала. М., Изд-во МГУ, 1974, с. 1—158.

Малеева А. Г. К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири.— Экология, 1970, № 1.

Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала. Млеко-

питающие, вып. 1. Свердловск, 1969.

Налимов В. В., Чернова Н. А. Статистические методы планирования экспериментов. М., «Наука», 1965.

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

Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, «Валгус», 1976.

Петрин В. Т., Смирнов Н. Г. Где искать стоянки людей палеолита

на Урале? — Природа, 1976, № 142—143.

Самош В. М. Рост и развитие хомяка обыкновенного.— Вестн. зооло-

гии, 1972, № 4, с. 86—89.

Смирнов Н. Г. Динамика териофауны и изменчивость некоторых млекопитающих Среднего, Южного Урала и Зауралья в голоцене. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1976, с. 1-20.

Советский Союз. Урал. М., «Мысль», 1968, с. 1—404.

Физико-географическое районирование Башкирской АССР. Уфа, 1964. c. 1-210.

Швард С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее

изучения. — Зоол. ж., 1963, № 3, с. 12.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, вып. 65. Свердловск, 1969, с. 1—198. Grasse P. P. Traite de Zoologie, vol. 18. Paris, 1955, p. 1—2300.

Haldane J. B. S. Suggestion as to quantitative measurment of evolution.— Evolution, 1949, N 3, p. 51—56. Kurtén B. Rates of evolution in fossil mammals.— Cold Spring Harbor

Symp. Quantitative Biology. 1959, vol. 24, p. 205-215.

Kurtén B. Chronology and faunal evolution of the earlier European glaciations.— Comment. Biol., 1960, vol. 21, N 5, p. 3—62.

1979

В. Г. ОЛЕНЕВ, А. В. ПОКРОВСКИЙ, Г. В. ОЛЕНЕВ

ОСОБЕННОСТИ ЗИМУЮЩИХ ГЕНЕРАЦИЙ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

Задача настоящей работы сводится к обобщению и дополнению данных о зимующих генерациях грызунов на основе материалов, полученных в результате многолетних стационарных исследований, проводившихся зоологами нашего института в различных районах Урала. Некоторые разделы дополнены экспериментальными данными, полученными при изучении биологии полевок в лабораторных условиях.

К качалу 60-х годов в результате полевых наблюдений было установлено, что зимой популяции полевых и лесных мышей, ряда видов полевок — рыжей, красной, пашенной и экономки — однородны по возрастной структуре и, как правило, представлены неразмножившимися зверьками последних позднелетних генераций (Оленев, 1964).

По данным многолетних проб размножавшиеся ранее особи в зимней выборке составляют менее 0,5%.

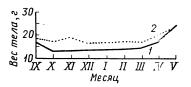
В тех случаях, когда молодняк более ранних генераций по каким-либо причинам не участвовал в размножении, он мог составлять заметную долю в зимней пробе, как это наблюдалось нами у рыжей полевки в окрестностях г. Свердловска в 1972 г. и очень ярко проявилось в условиях полного неразмножения сеголеток рыжей полевки на Южном Урале в 1975 г., где их оказалось более 60%.

Следующей важной особенностью можно назвать то, что молодняк последних генераций, составляющий зимой основную массу популяции, отличается значительно большей выживаемостью по сравнению с особями более ранних сроков рождения. Так, на примере полевых мышей (Оленев, 1964) было показано, что к месячному возрасту гибнет 80—90% молодняка весенне-летних генераций, родившегося в мае — июле, тогда как для последней (августовской) генерации, зверьки которой обычно не размножаются, этот показатель не превышает 30%.

Еще одной важной особенностью особей зимующих генераций является их очень низкая смертность в течение осенне-

Рис. 1. Изменение веса тела грызунов из природных популяций в зимневесенний период.

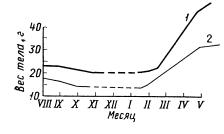
1 — Apodemus agrarius; 2 — Clethrionomys glareolus.



зимнего подснежного периода. По средним многолетним данным, конца октября по начало апреля численность ции снижается менее чем на 40%, а в годы с мягкой многоснежной зимой и при отсутствии резкого влияния лимитирующих абиотических факторов осенью и весной доля выживших может быть близка к 90%. Если даже результаты апрельского учета бывают и несколько завышены из-за сильной весенней активности зверьков, то и в этом случае ни одна другая сезонная генерация не обладает такой высокой продолжительностью жизни. Подавляющее большинство особей, родившихся в текущем генеративном сезоне и участвующих в размножении, элиминирует в возрасте максимум три — четыре месяца, тогда как более трети зверьков последней генерации доживает до восьми — девяти месяцев, а часть — даже до 10-12.

Для зимующих особей характерна длительная стабилизация размеров и веса тела на низком уровне, как правило, с предшествующим их снижением (рис. 1). Так, если особи первых генераций полевых мышей к полуторамесячному возрасту достигают веса взрослых (около 25 г), то зимой (с октября по март включительно) средний вес зверьков этого вида не превышает 15 г.

Это явление хорошо иллюстрируется рис. 1, где показаны изменения среднего веса тела двух видов. Аналогичное явление было прослежено нами при помощи мечения зверьков из природной популяции на рыжей и пашенной полевках (рис. 2). Зимнее торможение роста сохраняется у зверьков позднелетних пометов и у зверьков, содержащихся в относительно стабильных условиях вивария (рис. 3). Заслуживает внимания и то, что в этих условиях зимнее снижение веса четко выражено и у взрослых животных (Покровский, 1966). Зверьки осенних, «уходящих в зиму» генераций отличаются от весенних не только стабилизацией веса тела на период зимы, но и неспособностью к его увеличению при помещении их в стабильные условия вивария при неограниченном доступе к пище, в отличие от зверьков весенних генераций (Canguilhem, Marx, 1973). Хорошо известны факты осеннего уменьшения не только веса и размеров тела, но и размеров черепа землероек (Dehnel, 1949). Стабилизация веса зверьков последних генераций происходит одинаково у самцов и у самок. Самцы и самки последних генераций в зимнее время не отличаются по весу, а половые различия начинают проявляться только весной.



Puc. 2. Изменение веса тела полевок из природных популяций.

1 — Microtus agrestis; 2 — Clethrionomys glureolus.

Наконец, полученные многочисленные данные свидетельствуют о том, что у зимующих зверьков происходит снижение

не только веса тела, но и абсолютного и относительного веса большинства внутренних органов. Так, индекс почек у них ниже на 16—19, надпочечника на 30, печени на 9—15%, чем у равных по размерам зверьков летних генераций. Значительно падает вес гипофиза (у рыжих полевок, например, почти вдвое). Зобная железа многих видов мышей и полевок в зимнее время почти полностью инволюрует, увеличиваясь лишь весной следующего года с началом весеннего роста (Оленев, 1964). Аналогичные изменения зобной железы отмечены у землероек (Ваzan — Kubik, 1973) и у сурков, впадающих в спячку (Galletti, Cavallari, 1972).

Вес семенников, достигающий у зверьков последних генераций к полутора месяцам 20—30 мг, в дальнейшем (октябрь) падает до 6—8 мг и держится на этом уровне до весны. У самок не развиваются яичники и матка (Оленев, 1964). Тестовезикулярный и бакулярный индексы в зимнее время также снижаются и держатся на низком уровне до весны (Hrabe, 1972). Установлено зимнее снижение относительного и абсолютного веса такого органа, как головной мозг (Яскин, 1976).

После осеннего снижения все перечисленные показатели в течение всего подснежного периода держатся примерно на одном уровне, что мы склонны рассматривать (особенно стабилизацию индекса печени), как свидетельство относительной стабильности условий существования в этот период. Температура под снегом не опускается ниже —7, —8°, несмотря на значительные (до —50° С) морозы (Балахонов, 1976).

Особняком стоят факты зимнего увеличения индекса сердца и активации эпифиза. На золотистом хомячке и других видах

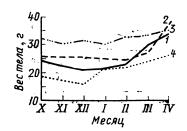


Рис. 3. Изменение веса тела полевок в зимне-весенний период, в условиях вивария.

^{1 —} Lagurus lagurus; 2 — Microtus gregalis gregalis; 3 — Microtus gregalis major; 4 — Clethrionomys glareolus.

было показано, что осеннее сокращение светового дня вызывает активацию эпифиза, что влечет за собой регрессию гонад и угасания половой функции (Reiter, 1975). Таким образом, и этот процесс в итоте ведет к снижению энергозатрат организма. Зимнее увеличение относительного индекса сердца менее ясно. Кроме того, ранее (Widdowson, Mc Cance, 1960; Шварц, 1962) было установлено, что его изменения обратно пропорциональны изменению веса тела. Предполагалось, что индекс сердца является отражением степени энергетической напряженности организма (Оленев, 1964). Впоследствии было подтверждено, что увеличение размеров сердца — средство метаболической аклимации к сезонным условиям (Sakai Akio, 1976).

Таким образом, заметное увеличение индекса сердца у зимующих зверьков возникает, очевидно, за счет совместного действия обоих факторов. Несомненно, адаптивное значение имеют изменения, происходящие у зимующих особей на физиологическом и биохимическом уровнях, причем в том же направлении, что и изменения морфофизиологических показателей. У рыжей полевки установлены сезонные изменения общего числа лейкоцитов (летом их 4308, зимой — 2579 в 1 мм³), которые отражают изменения реактивности организма (Марков, Димитрова, 1975).

Наконец, ряд наблюдений позволяет установить возникновение в зимний период поведенческих приспособлений, в итоге ведущих к снижению обменных процессов. Хорошим примером может служить часто наблюдавшийся нами в снежные зимы процесс сооружения гнезд полевками в толще снега, что, благодаря его низкой теплопроводимости, снижает расход энергии. Обитание зимой в одном гнезде нескольких зверьков (обычно пары) также следует отнести к этому виду приспособлений. Другой пример — снижение времени активности на поверхности или ее полное отсутствие в холодное время (Kenagy, 1973) и под снегом (Оленев, 1971).

Все это мы рассматриваем как свидетельство минимизации обмена зимующих особей в подснежный период, что приводит к снижению потребления корма и ограничению подвижности.

Это находит косвенное подтверждение, во-первых, в очень небольшой площади зимних индивидуальных участков (радиусом 3—5 м), с которых в большинстве случаев отлавливаются самец и самка (Murie, 1931, цит. по Огневу, 1950; Оленев, 1971). и, во-вторых, в замедленных более чем вдвое темпах стирания зубов по сравнению с летом (Оленев, 1971).

Кроме того, эта точка зрения находит прямое подтверждение в анализе данных о весе корма, потребляемого обыкновенной полевкой. Так, по данным польских зоологов (Ryszkowski, Goszczynski, 1973), в течение всего года среднемесячное потребление корма одной особью этого вида на полях люцерны составило 149 г (в воздушно-сухом весе). Исследования по

потреблению корма обыкновенной полевкой в течение подснежного периода, проведенные нами (Оленев, 1978), показали, что зверек весом 21 г поедает в месяц 124 г растительности (в пересчете на воздушно-сухой вес). Как видно, разница со среднегодовыми (несомненно, летние данные были бы значительно выше) составила 20%. Если же учесть, что наши наблюдения проводились в год, когда было отмечено подснежное размножение, а также сопоставить калорийность люцерны и мелкозлакового разнотравья, то различия в сезонном потреблении корма значительно возрастут.

Анализ как наших, так и литературных данных позволяет утверждать, что у всех зимующих особей происходит резкое торможение роста и развития. Практически в течение двух третей своей жизни они не достигают даже стадии Subadultus. По физиологическому состоянию семи-восьмимесячные особи позднелетних генераций соответствуют примерно месячным особям весенне-летних генераций, что подтверждается и некоторыми экспериментальными данными. Так, вес хрусталика у трехмесячных экономок, родившихся в марте, 2,5, у родившихся в августе 1,9 мг; та же закономерность отмечена и для узкочерепной полевки (Добринский, Михалев, 1966).

Вторым доказательством этого служат четко выраженные сезонные изменения скорости образования корней зубов, установленные на тяньшанской лесной полевке. Все животные забиты в возрасте 85—95 дней. Установлено, что наименьшие значения этого показателя приходятся на период с конца лета до весны и находятся в хорошем соответствии с сезонным изменением веса тела (Покровский, Лобанова, 1970). Темпы роста корней у рыжей полевки снижаются с 0,55 мм в месяц летом до 0,05 мм зимой (Lowe, 1971).

Биологический смысл этих явлений, которые мы называем «консервацией молодости», вполне понятен, поскольку специфика сезонных генераций грызунов — один из основных факторов, определяющих структуру и динамику численности популяции, так как каждая сезонная группа генераций играет совершенно определенную роль в жизни популяции и вида в целом (Шварц и др. 1957; Оленев, 1964; Пястолова, 1971).

Быстрое созревание и раннее вступление в размножение зверьков весенне-летних генераций способствует наращиванию численности вида. Задача зимующих генераций — сохранить при наименьших затратах популяцию до весны. Все это, в конечном итоге, способствует сохранению вида в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Балахонов В. С. Условия зимовки мышевидных в лесотундре приобья.— Экология, 1976, \mathbb{N}_2 4.

Добринский Л. Н., Михалев М. В. К методике определения возрастной структуры популяций животных.— Экспериментальное изучение вну-

-тривидовой изменчивости позвоночных животных. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 51. Свердловск, 1966.

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

М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяции. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.

Оленев В. Г. Морфофизиологические особенности зимующих генераций мелких видов грызунов. — Материалы отчетной сессии Ин-та экологии расте-

ний и животных УНЦ АН СССР, вып. 4. Свердловск, 1971.

Оленев Г. В. Опыт количественной оценки зимнего питания обыкновенной полевки. — Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 108. Свердловск, 1978.

Покровский А. В. Сезонные изменения веса тела у полевок. — Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 51. Свердловск, 1966.

Покровский А.В., Лобанова Н.А.О закономерностях образова-

ния корней зубов у тяньшанской лесной полевки.— Экология, 1970, № 4.

Пястолова О. А. Полевка-экономка. — Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. вып. 80. Свердловск, 1971, с. 127—149. Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек

на крайнем северном пределе их распространения. Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 29. Свердловск, 1962.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. — Грызуны Урала. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 8. Свердловск, 1957.

Яскин В. А. Сезонная изменчивость веса мозга полевки-экономки.—

Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1976. Марков Г., Димитрова П. Сезонна изменчивост на левкоците при

кафевата горска полевка. — Экология (НРБ), 1975, № 1.

Bazan Kubik Irena. Thymus de la musaraigne pygmee (Sorex

minutus L.).— Ann. UMCS, 1973.

Canguilhem B., Marx Ch. Regulation of the body weight of the European hamster during the annual cycle.—Pflügers Arch., 1973, vol. 338, N 2.

Dehnel A. Studies on the genus Sorex L .- Ann. Univ. M. Curie Sklodowska, Sect. C. Lublin, 1949, vol. 4.

Galletti G., Cavallari A. The thymus of marmots: spontaneous, natural seasonal thymectomy? — Acta anat., 1972, vol. 83, N 4.

Hrabe V. Contribution to the analysis of the sexual cycle of male

Clethrionomys glareolus Schreb. - Zool. listy., 1972, vol. 21, N 4.

Kenagy G. J. Daily and seasonal patterns of activity and energetics

in a heteromyid rodent community.— Ecology, 1973, vol. 54, N 6.

Lowe V. P. W. Root development of molar teeth in the bank vole (Clethrionomys glareolus).—J. Anim. Ecol., 1971, vol. 40, N 1.

Reiter R. J. Theppineal gland and seasonal reproductive adjustments.— Int. J. Biometeorol., 1975, vol. 19, N 4.

Ryszkowski L., Goszczynski J. Trophic relationships of the common vole in cultivated fields.— Acta theriol., 1973, vol. 18.

Sakai Akio. Dobutsugaku zasshi.— Zool Mag., 1976, vol. 85, N 2.

Widdowson E. M., Mc Cance R. A. Some effect of accelerating growth. 1. General somatic development.—Proc. Royal Soc., Ser. B, 1960, vol. 152, N 947.

Н. Г. СМИРНОВ, А. Г. ВАСИЛЬЕВ

ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПИСАНИЯ РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ M_1 ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (ARVICOLA TERRESTRIS L.) ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изучение формы жевательной поверхности коренных зубов полевок (Microtinae) является традиционным при рассмотрении морфологии этой группы. Во многих случаях проявление этого признака служит морфологическим критерием видовых диагнозов. Для ископаемых полевок форма и размер моляров часто бывают единственным видовым диагностическим признаком. Признаки, характеризующие строение коренных зубов, в частности, форма жевательной поверхности, используются для классификации и выяснения родственных отношений полевок (Громов, 1972). Все это объясняет большой интерес зоологов к изучению рассматриваемых структур.

Работами многих авторов отмечалось наличие индивидуальной изменчивости формы жевательной поверхности коренных зубов и особенно M_1 и M^3 . Это и послужило основой для изучения закономерностей групповой изменчивости. На разных видах полевок установлено наличие изменчивости по форме жевательной поверхности зубов как во времени, так и в пространстве (Zejda, 1960; Малеева, 1971; Малеева, Попова, 1975, и др.).

Перед нами стояла аналогичная задача, но для ее решения необходимо было выбрать критерии сравнения формы жевательной поверхности зубов.

Обычно сравнение рисунков жевательной поверхности зубов полевок в разных выборках ведется путем сведения всего многообразия рисунков к нескольким морфологическим типам. Для полевок рода Microtus показано (Ангерманн, 1973), что типичные варианты строения M_1 и M^3 (forma simplex, f. variabilis, f. maskii и др.) являются общими и гомологичными. Некоторые авторы проводят более дробное деление морфотипов зубов (Еремина, 1974; Малеева, Попова, 1975, и др.). Однако, как следует из описания десяти морфотипов M_1 водяной полевки, проведенного А. Г. Малеевой и В. Н. Поповой (1975), различия в их строении имеют скорее количественный, чем

качественный характер и, по-видимому, не сопоставимы с четкими качественными различиями между морфологическими типами, выделенными на основе критериев Р. Ангерманн (1973).

В связи с этим мы попытались исследовать пространственную и вековую изменчивость рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки с помощью количественных характеристик.

Работа выполнена на основе 432 рисунков M_1 водяной полевки. Поскольку рисунок зуба на жевательной поверхности и у основания практически одинаков, можно говорить об отсутствии возрастной изменчивости по этому признаку. Это дало возможность рассматривать выборку, не разделяя ее на возрастные группы. Из анализа исключались лишь единичные зубы самых молодых зверьков, которые легко отличить по сильному усложнению поверхности эмалевого слоя, а также по более широким входящим углам и узким выходящим (Огнев, 1950).

В форме жевательной поверхности M_1 , взятых от одной особи, но из разных нижнечелюстных ветвей, иногда наблюдалась слабо выраженная асимметрия. Мы сочли возможным пренебречь этим явлением из-за незначительности асимметрии и исчезновении ее при операциях с выборками даже среднего объема и рассматривать зубы из правых и левых нижнечелюстных ветвей совместно.

Основная масса материала представляет собой субфоссильные остатки нижнечелюстных ветвей водяных полевок, которые были найдены вместе с костями других животных в голоценовых отложениях известняковых гротов Среднего и Южного Урала. Каждая из точек сбора остеологического материала далее условно будет именоваться популяцией по названию реки, на которой расположен соответствующий грот. Эти гроты длительное время служили убежищами для хищников. Нижнечелюстные ветви были распределены по группам сохранности в зависимости от степени фоссилизации и стратиграфического положения. Группы I, II, III соответственно отражают относительный ранний, средний и поздний геологический возраст. Временной интервал между отложениями материала I—III групп сохранности ориентировочно составляет 2 тыс. лет. Кости III группы сохранности, лежавшие в верхних горизонтах отложений, накопились в 19-20 в.в. н.э. Критерии разделения материала на группы сохранности и обоснование датировки приведены в работе Н. Г. Смирнова и Б. В. Попова (см. статью в наст. сборнике). Рецентный материал из Курганской области (Курганской популяции) был взят из музея Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Контур жевательной поверхности всех зубов зарисовывался при постоянном увеличении (3,5×4,0) с помощью рисовального аппарата РА-6, установленного на микроскопе. Вся дальней-шая работа с материалом проводилась по рисункам. Первоначально было установлено, что во всех случаях варьирует только



Рис. 1. Схема измерений параконида M_1 водяной полевки.

 ${
m CO^{1}}$ — основная ось, ${
m AB}$ — длинная ось параконида; ${
m CД}$ — наибольшая ширина петли, ${
m \alpha}$ — внутренний угол; ${
m \beta}$ — внешний угол; ${
m \gamma}$ — угол наклона длинной оси параконида.

форма передней непарной петли параконида, тогда как остальные элементы относительно постоянны. Это позволило провести основную ось зуба, служащую началом отсчета при измерении углов. Ось проводилась через наиболее вдающиеся точки наружного контура 1 и 3 входящих углов внутренней стороны зуба (рис. 1). Рисунки зубов выполнялись примерно в одном масштабе, но в каждом конкретном случае масштаб мог несколько отличаться, поэтому при количественном описании форма передней непарной петли характеризовалась относительными и угловыми величинами.

Большую роль при описании формы передней непарной петли параконида играет выраженность внешнего и внутреннего выступающих зубцов, вытянутость и асимметричность петли относительно ее длинной оси.

Количественные показатели, использованные для описания формы петли, следующие.

- 1. Внешний угол угол нависания внешнего выступающего зубца передней непарной петли относительно основной оси.
- 2. Внутренний угол угол нависания внутреннего выступающего зубца передней непарной петли основной оси.

Угол, характеризующий степень нависания зубца, образован касательной, проведенной к контуру нижнего края зубца в области перехода шейки петли в зубец и основной осью.

- 3. Наибольшая длина передней непарной петли (длинная ось передней непарной петли) длина прямой, проведенной от наиболее вдающейся точки 3 входящего угла внутренней стороны зуба до наиболее выступающей точки верхнего края петли.
- 4. Наибольшая ширина передней непарной петли вычисляется, как сумма длин перпендикуляров, восстановленных к длинной оси передней непарной петли от наиболее выступающих внешних и внутренних ее краев (см. рис. 1).
- 5. Угол наклона параконида угол наклона длинной оси передней непарной петли относительно основной оси. Угол по-казывает отклонение передней непарной петли от основной оси.
- 6. Индекс вытянутости передней непарной петли отношение наибольшей длины к наибольшей ширине петли.
 - 7. Индекс асимметричности передней непарной петли от-

ношение длин перпендикуляров, составляющих наибольшую ширину петли.

Введение этих количественных показателей позволяет освободиться от субъективности при оценке степени тех или иных элементов строения параконида M_1 . Далее необходимо объединить эти элементы для того, чтобы можно было описывать каждый экземпляр зуба, а затем классифицировать рисунки не по отдельным элементам, а по всей их совокупности. Для этой цели был использован простейший прием.

Учитывая всю совокупность имевшихся в нашем распоряжении данных, вариация каждого из пяти признаков разбивалась на три условных класса, каждый из которых обозначался цифрой 1, 2 или 3 в зависимости от величины соответствующего угла или отношения.

Для каждого из 411 зубов были составлены такие сочетания для поиска наиболее часто встречающихся:

Класс	Внешний	Внутре́нний	Индекс вытя-	Индекс асим-	Угол наклона
	угол	угол	нутости	метричности	параконида
I II III	30—60 61—90 <90	$0-30 \\ 31-60 \\ < 60$	1,2—1,45 1,46—1,75 <1,75	0,8-1,25 $1,26-1,7$ $< 1,7$	0—7 8—14 <14

С помощью таких классов для каждого зуба составлялись сочетания, например — 31231, где на первом месте стоит класс выраженности внешнего угла; на втором — внутреннего угла; на третьем — класс величины индекса вытянутости передней непарной петли; на четвертом — класс величины индекса асимметричности; на пятом — класс, обозначающий степень выраженности угла наклона параконида.

Теоретически можно было ожидать 243 варианта сочетаний (3⁵=243), однако встречено было 115. Наиболее часто (7,1%) встречалось сочетание 22222. Это и не удивительно, так как анализ распределений по каждому из признаков показал, что все они являются одновершинными с максимумом частот вариационного ряда в области значений, которые отнесены к классу II. Часто (5,8%) встречалось и сочетание 22212; 16 вариантов сочетаний встречались от шести до 16 раз, а остальные 97 вариантов — от одного до пяти раз, причем 40 из них были единичными.

Таким образом, варианты, все более уклоняющиеся от сочетания с максимальным количеством средних классов, встречаются с уменьшающимися частотами. Другими словами, все обнаруженное разнообразие строения параконида M_1 можно представить в виде отклонения от какого-то единого типа, наиболее представленного в варианте сочетания 22222.

Еще одной хорошей иллюстрацией единого типа строения M_1 у водяной полевки служит вариационный ряд, построенный

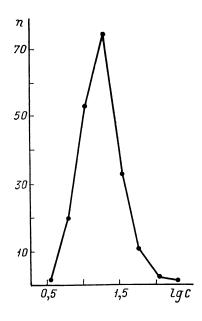


Рис. 2. Распределение величин индексов высшего порядка (С).

«суммарному показателю», отображающему рисунок передней непарной петли параконида в целом. Показатель складывается из произведения пяти индексов, характеризующих по отдельности форму непарной петли. На результаты полученного произведения влияет каждый составляющий его индекс - сомножитель, поэтому достигается в той или иной мере индивидуальное описание каждого конкретного рисун-Произведение представляет собой индекс высшего порядка (Хавесон, 1974), позволяющий достаточно хорошо сепарировать каждый рисунок, отражая его ин-

дивидуальность. Для удобства сравнения все полученные произведения были взяты в логарифмическом масштабе. Полученный вариационный ряд (рис. 2) представил собой одновершинную кривую с хорошо выраженным положительным эксцессом. Отсутствие нескольких вершин кривой вариационного ряда, ясное преобладание средних по значению показателей, безусловно, свидетельствуют о едином типе строения M_1 у водяной полевки. При этом нельзя не отметить значительную изменчивость рисунка M_1 в пределах этого единого строения. На единство типа строения M_1 у водяной полевки косвенно указывает и тот факт, что все встреченные варианты рисунков жевательной поверхности достаточно описывались одними и теми же количественными характеристиками, качественном разнообразии рисунка было при ществимо.

Во всем диапазоне варьирования как отдельных составляющих рисунка жевательной поверхности M_1 , так и их сочетаний не наблюдается дискретности, т. е. выделение морфотипов M_1 у водяной полевки, на наш взгляд, искусственно. Поэтому, вероятно, вести анализ формы M_1 водяной полевки можно двумя путями.

Возможно сознательно идти на выделение искусственных морфотипов, если выборка достаточно велика, но при этом четко характеризовать принципы их выделения. Основным требованием к методике выделения морфотипов следует считать

Изменчивость признаков параконида M_1 водяной полевки

2000		Виешний угол	100	Внутренний угол	гол	Индекс вытянутости		Индекс асимметрич- ности	-ыпли	Угол наклона параконида	она Да
сохранности	E .	M±m	Cv · %	$M\pm m$	C_v · %	$M\pm m$	c_v , %	M±m	Co , %	$M\pm m$	C_v , %
				Бельс	Бельская популяция	ะทหะง					
Ι	47	68,2±3,06	31,0	$36,8\pm3,32$	62,5	1,54±0,02	8,1	$8,1 \mid 1,34\pm0,04 \mid$	20,8	$10,7\pm0,44$	28,4
11	34	73,7±3,88	30,7	$35,9\pm4,04$	65,8	65,8 1,56±0,02	8,7	1,31±0,05	20,7	11,7±0,72	35,9
111	23	$72,7\pm 2,44$	25,7	$35,5\pm 2,36$	51,2	51,2 1,57±0,02	9,6	9,6 $1,29\pm0,03$	19,3	$ 12,2\pm0,47 $	30,0
				Багаряк	ская по	Багарякская популяция					
-	62	78,6±2,89	29,4	$35,1\pm 2,06$	46,9	$46,9 \mid 1,57\pm0,02 \mid$		9,5 1,35 \pm 0,04 21,4 11,7 \pm 0,42	21,4	11,7±0,42	28,3
11	82	$73,4\pm 2,29$	28,9	$37,3\pm1,72$	42,7	1,52±0,01	8,1	$1,43\pm 0,04$	22,1	22,1 $11,5\pm0,40$	31,8
1111	21	75,3±2,78	26,4	$35,3\pm 2,02$	40,9	40,9 1,47±0,02	8,0	8,0 1,36 \pm 0,05 26,7 10,3 \pm 0,62	26,7	10,3±0,62	42,8
				Уфимс	Уфимская популяция	вприня			•		
III	22	76,5±3,01	29,5	$35,2\pm 2,84$	60,3	60,3 1,63±0,02	2,6	9,7 1,32±0,04	23,8	$13,5\pm0,54$	29,2
_	_	_		Курган	ская по	Курганская популяция			•		
111	36	73,9±2,19	18,7	$36,7\pm3,29$	56,8	56,8 1,54±0,01	9,3	9,3 $1,46\pm0,06$ 24,6 $11,1\pm0,69$	24,6	11,1±0,69	38,7

повторяемость классификации вариантов строения разными исследователями, а употребление терминов «достаточно выражен», «несколько вытянут» и других сильно затрудняет воспроизводимость результатов разделения.

Сложен вопрос и о степени дробности выделения морфотипов. При выделении большого числа морфотипов (в разработанном нами случае каждый вариант сочетаний по сути дела — морфотип) для сопоставления частот встречаемости разных вариантов необходимы выборки очень большого объема. Выделение небольшого числа морфотипов неизбежно огрубляет результаты.

Более продуктивным может оказаться другой путь — изучение рисунка жевательной поверхности и его изменчивости на основе количественных характеристик, причем этот путь дает возможность количественного сравнения выборок по отдельным составляющим рисунок зуба элементам. Сравнение можно вести и на основе применения методов многомерной статистики.

Важно было установить, существует ли между показателями, выбранными для характеристики рисунка жевательной поверхности M_1 , какая-либо связь, если она имеется, и оценить жесткость таких связей.

Расчет коэффициентов корреляции показал ничтожно малую связь между всеми признаками при их попарном сравнении. Как правило, величина всех полученных коэффициентов корреляции не превышала 0,3. Это свидетельствует об отсутствии тесных зависимостей между сравниваемыми показателями и позволяет считать, что передняя непарная петля не представляет собой жестко связанную систему. Это, в свою очередь, позволило проанализировать признаки по отдельности как относительно независимые характеристики.

Наиболее интересно провести сравнение выраженности внешнего и внутреннего углов передней и непарной петли (см. таблицу).

Во всех изученных нами выборках величина внешнего угла в среднем почти в два раза больше внутреннего, однако его индивидуальная изменчивость, как правило, вдвое меньше изменчивости внутреннего угла. Показательно, что при значительной индивидуальной изменчивости рассматриваемых признаков их средние значения достаточно консервативны и на описываемых временных отрезках в пределах каждой популяции не изменяются. В относительно раннее геологическое время Багарякская и Бельская популяции достоверно отличались по величине внешнего угла (t=2,48), однако со временем это различие исчезает. Как видно из таблицы, и в Багарякской, и в Бельской популяциях наблюдается тенденция к уменьшению коэффициентов вариации обоих углов во времени при сохранении средних значений (особенно по величине внутреннего угла) относительно постоянными. Важно подчеркнуть, что различия

коэффициентов вариации разных временных отрезков статистически не достоверны.

Изменчивость внешнего угла в разных популяциях практически одинакова, чего нельзя сказать о варьировании внутреннего угла. Багарякская и Бельская популяции имеют устойчивую во времени разницу в величине коэффициентов вариации внутреннего угла. Межпопуляционные различия в варьировании внутреннего угла проявляются и между геологически поздними временными срезами Бельской и Уфимской популяций (t=2,78). Таким образом, в пределах каждой популяции величина изменчивости внутреннего угла во времени относительно постоянна. Это выделяет каждую синхронную популяцию, а межпопуляционные различия по величине изменчивости внутреннего угла оказываются достаточно устойчивыми во времени.

Важной характеристикой формы передней непарной петли M_1 является величина угла наклона параконида. При сравнении средних значений этого признака видно, что в Бельской популяции его величина достоверно увеличивается во времени, хотя изменчивость сохраняется относительно постоянной; напротив, в Багарякской популяции эти значения практически одинаковы, но изменчивость со временем сильно возрастает. В рассматриваемых синхронных популяциях, по-видимому, наблюдается разнонаправленное во времени изменение величины угла наклона параконида. У полевок Багарякской популяции угол наклона параконида M_1 проявляет тенденцию к уменьшению, тогда как у зверьков Бельской популяции он достоверно возрастает. Такое разнонаправленное изменение морфологического признака во времени в разных популяциях приводит к тому, что сходство, имевшееся по этому показателю у наиболее древних полевок, к настоящему времени исчезает и заменяется четкими межпопуляционными различиями и по величине средних значений (t=2,51) и по величине коэффициентов вариации (t=2,53). Та же картина наблюдается и при сравнении синхронных популяций по средним значениям индекса вытянутости передней непарной петли. Отсутствие межпопуляционных различий у наиболее древних полевок из-за разной направленности изменения этого признака во времени заменяется хорошо выраженными различиями у современных полевок. Нужно отметить, что и при сравнении вариантов индекса вытянутости в синхронных популяциях заметны противоположные во времени тенденции. Если в Бельской популяции изменчивость индекса вытянутости возрастает со временем, то в Багарякской — уменьшается. Однако эти тенденции не достигают уровня статистической значимости различий. Такого же рода противоположные тенденции можно отметить в этих популяциях и по изменчивости индекса асимметрии, но в этом случае в Бельской популяции он уменьшается, а в Багарякской — растет. Интересно, что противоположные тенденции варьирования индекса асимметрии в этих популяциях выражены сильнее, чем индекса вытянутости, и приводят они к статистическим различиям по величине коэффициентов вариации у наиболее близких к современности полевок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение формы жевательной поверхности субфоссильных и рецентных зубов M_1 водяной полевки показало, что эта структура подвержена значительной индивидуальной и популяционной изменчивости. Изменяется главным образом форма передней непарной петли. Для более строгого ее описания были изуметрические признаки: индекс вытянутости передней непарной петли, индекс асимметричности передней непарной петли, угол наклона параконида, степень выраженности внешнего и внутреннего зубцов передней непарной петли. Каждый из этих признаков образует непрерывный ряд варьирования без заметной многовершинности. Разделение вариационных рядов на три класса по степени выраженности признаков и описание каждого отдельного зуба с помощью классовых сочетаний показало отсутствие нескольких устойчивых дискретных сочетаний. Почти во всех выборках незначительно преобладает сочетание средних классовых величин, т. е. 22222.

Таким образом, отсутствие полимодальности вариацонных рядов по каждому признаку сопровождается отсутствием каких-либо устойчивых дискретных классовых сочетаний этих признаков. Следовательно, обнаруженная изменчивость представляет собой отклонения в пределах единого типа строения зуба. Наличие только одного типа строения M_1 , на наш взгляд, хорошо отражает и одновершинное распределение с ярко выраженным положительным эксцессом, построенное на основе вычисления индексов высшего порядка. Независимый характер варьирования всех изученных признаков полностью согласуется с отсутствием корреляции между ними.

Анализ изменения каждого признака во времени позволил выявить направленные тенденции для Багарякской и Бельской популяций. Эти тенденции в разных популяциях часто бывают разнонаправленными.

По некоторым признакам размах изменчивости во времени (вековая изменчивость по К. Л. Пааверу, 1965) внутри каждой популяции превосходит размах межпопуляционной (географической) изменчивости. Нам кажется, что при охвате большего временного интервала можно ожидать смены направлений этих тенденций, так как изучаемые признаки не могут длительное время однонаправленно увеличиваться или уменьшаться с такой высокой скоростью (скорость изменения признаков во времени колеблется от единиц до нескольких десятков дарвинов). Вероятно мы имеем дело с колебательными процессами, период

которых захватывает несколько тысячелетий. Подобные явления были уже установлены на других видах животных (Kurtén, 1960; Паавер, 1965).

Отсюда становится ясным, что исследование межпопуляционной изменчивости по изученным признакам не может привести к установлению каких-либо устойчивых географических закономерностей, так как в любой данный момент популяции могут находиться в разных фазах вековых колебаний.

Изучение закономерностей изменения коэффициентов вариации выявляет сложную картину. При изменении средних значений признака могут наблюдаться тенденции как увеличения. так и уменьшения коэффициентов вариации. При сохранении средних значений, например размеров внутреннего угла постоянными, коэффициенты вариации относительно постоянны во времени в каждой популяции, а межпопуляционные различия по величине изменчивости этого признака оказываются устойчивыми во времени, своеобразно маркируя каждую синхронную популяцию.

ЛИТЕРАТУРА

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae). — Проблемы эволюции, т. 3. Новосибирск, «Наука», 1973. c. 104—118.

Громов И. М. Надвидовые систематические категории в подсемействе полевок (Microtinae) и их вероятные родственные связи.— Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М., Изд-во МГУ, 1972, с. 8—33.

Еремина И.В. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки. — Физиологическая и популяционная экология животных, вып. 2 (4). Саратов, Изд-во Саратовского ун-та, 1974, c. 77—91.

Малеева А. Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (Microtus oeconomuc Pall) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области. — Уч. зап. Урал. гос. ун-та, сер. биол., вып. 9, № 115. Свердловск, 1971, с. 25—35.

Малеева А. Г., Попова В. Н. Позднеплейстоценовая водяная полев-ка (Arvicola terrestris L.) из состава «смешанных фаун» Среднего и Южного Зауралья. — Фауна Урала и Европейского Севера, вып. 3. Свердловск, 1975.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны, т. 7. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950, с. 1—706.
Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене.— Тарту, Изд-во АН Эст. ССР, 1965, с. 1—494.
Хавесон Я. И. Морфологические индексы высшего порядка и задача

разделения форм с трансгрессирующими характеристиками на примере краниометрии двугорбых верблюдов (Camelus bactrianus L.) — Териология, т. 2. Новосибирск, 1974, с. 18-41 (СО АН СССР).

Kurten B. Chronology and faunal evolution of the erlier European glaciations.—Soc. Sci. Fennica, Commentationes biol., 1960, vol. 21, N 25,

Zejda J. The influens of age on formation on third upper molar in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780; Mammalia, Rodentia).—Zool. listy, 1960, vol. 9 (23), N 2, p. 159—166.

популяционная экология и изменчивость животных • 1979

К. И. БЕРДЮГИН

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ ГРЫЗУНОВ КАМЕНИСТЫХ РОССЫПЕЙ УРАЛА

Изучение животных, населяющих каменистые россыпи, представляет несомненный интерес в связи с особыми условиями в этих местообитаниях. Почвенный покров незначителен, а часто отсутствует. Поэтому естественно, что на россыпях обеднен и растительный покров, особенно древесная растительность. Тем не менее животные, в первую очередь грызуны, охотно заселяют эти места. Следовательно, существуют какие-то благоприятные факторы, позволяющие им обитать среди камней. Несомненно, важным условием является высокая скважность, т. е. наличие большого числа пустот, образующих сложную сеть соединяющихся между собой полостей. Эти полости предоставляют массу укрытий для мелких животных, что является немаловажным фактором защиты от крупных наземных и воздушных хищников в безлесных высокогорьях. Существенное значение имеют и микроклиматические условия, возникающие в пустотах. На Южном Урале (гора Кукшик) нами ежедневно (между 9 и 10 ч утра) в течение двух месяцев проводились измерения температуры и влажности на поверхности почвы (под пологом леса) и в россыпях (в полостях между камнями на глубине не более чем 0,5 м от поверхности). Полученные результаты приведены в табл. 1. Как видно из приведенных данных, температура в камнях постоянно ниже, чем на поверхности, а влажность выше. Размах колебаний обоих факторов (и по лимитам, и по коэффициенту вариации) в первом случае меньше, чем во втором, т. е. микроклимат на камнях более стабилен, чем на поверхности почвы (даже под пологом леса), что должно сказаться на составе населения грызунов изучаемых местообитаний.

В высокогорных районах каменистые россыпи населяют специализированные виды животных (грызуны и зайцеобразные). На Урале, где нет очень высоких поднятий, практически отсутствуют и такие виды, хотя каменистые местообитания представлены достаточно широко. Поэтому перед нами стоит задача выяснить, в чем проявляется специфика населения гры-

Температура и относительная влажность на поверхности почвы и в камнях на горе Кукшик в летние месяцы

	И	онь		Июль			
Показатель	Лимиты	М	C _v	Лимиты	М	c_v	
	K a	мни					
<i>t</i> , °C	7,0—14,5 78—100	10,6 95,1	18,8 5,8	9,0—19,0 71—100	14,0 90,8	16,8 7,9	
	Поверхно	сть	точвы				
<i>t</i> , °C	7,0—21,5 66—100	14,8 80,1	27,1	9,0—25,5 56—100	17,0 80,4	24,4 15,8	

зунов каменистых местообитаний на Урале, в первую очередь — видового состава и численности населяющих россыпи видов.

Сбор материала проводился в течение 1975 и 1976 гг. в следующих районах: на Южном Урале — хр. Ирендык (пос. Тубинск, Баймакский р-н, Башк. АССР, восточный макросклон Урала, лесостепная зона), гора Кукшик (ст. Кукшик, Салаватский р-н, Башк. АССР, западный макросклон); на Северном Урале — гора Косьвинский Камень и Красная (пос. Кытлым, Карпинский р-н Свердловской обл., западный макросклон); на Среднем Урале — гора Большой Сутук (Висимский заповедник, западный макросклон). На горах Кукшике и Красной проводились стационарные исследования в течение лета. Все вершины, на которых мы работали, не превышают 1000 м над ур. м. (за исключением Косьвинского Камня). Поэтому подгольцовый и гольцовый пояса на них не выражены, и растительность их уплощенных вершин содержит лишь элементы альпики и горной тундры, благодаря чему мы можем не опасаться, что фактор вертикальной поясности внесет свои изменения в рассматриваемую картину.

Характер распределения каменистого материала во всех районах примерно одинаков, но в каждом имеются, конечно, свои особенности. Основная схема распределения такова: в вершинной части расположены обширные каменистые поля, вниз по склонам спускаются более или менее длинные языки россыпей. Чем ниже по склону, тем реже встречаются россыпи и тем они меньше, так как поглощаются лесной растительностью, покрывающей склоны, и в конце концов уходят в почву. Имеющиеся различия в разных районах касаются в основном размеров участков, занятых обломочным материалом: на хребте Ирендык и горе Б. Сутук россыпи невелики, тогда как на

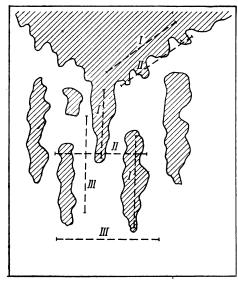


Рис. 1. Схема расположения давилок на субстратах.

I — линии давилок на россыпях, II — линии давилок на перемежающемся субстрате, III — линии давилок в лесу. Заштрихованные площади — каменистые россыпи.

Косьвинском Камне они занимают значительные площади, образуя выше границы леса огромные поля. Кроме того, на этой вершине хорошо выражен гольцовый пояс.

Ранняя весна и засушливое лето 1975 г. и поздняя весна 1976 г. наложили свой отпечаток на состояние популяций грызунов в изучаемых районах, что необходи-

мо: учитывать при обсуждении круга рассматриваемых вопросов.

Для выяснения степени приуроченности тех или иных животных к каменистому или лесному субстрату отлов грызунов проводился по следующей схеме. Обычно выставлялись три линии давилок: одна линия строго на россыпи (субстрат «чистые камни»), вторая в лесу возле россыпей («лесной субстрат», т. е. почва под пологом леса с покрывающей ее растительностью и растительным опадом), третья — перпендикулярно к длинной оси россыпей, таким образом, чтобы как можно чаще чередовались каменистый и лесной субстраты (перемежающийся субстрат). В разных районах имелись различные вариации в расположении линий давилок в зависимости от формы и размеров россыпей. Кроме трех основных, для отлова использовались также дополнительные линии давилок, выставляемых на разное время для изучения разных вариантов каменистых местообитаний. Схема расположения давилок дана на рис. 1.

Приступая к описанию миофауны каменистых россыпей в обследованных районах Урала, отметим, что подавляющее большинство населения в этих биотопах составляют полевки, в первую очередь лесные (Clethrionomys). Состав населения грызунов здесь следующий:

Субстрат

Перечень видов

Xp. Ирендык (18.6—21.6 1976 г.)*

Чистые камни

Clethrionomys rufocanus Cl. glareolus

Перемежающийся Лесной

Не обн.

Гора Кукшик (6.6—20.8 1975 г.)

Чистые камни	Cl. rufocanus
	Cl. glareolus
	Cl. rutilus
	Microtus agrestis
	M. arvalis

Apodemus sylvaticus

Cricetus cricetus Перемежающийся Cl. rufocanus

Cl. glareolus Cl. rutilus M. arvalis M. agrestis Ap. sylvaticus Cr. cricetus

Лесной Cl. rufocanus Cl. glareolus Cl. rutilus

M. agrestis M. arvalis Ap. sylvaticus Cr. cricetus Sicista betulina

Гора Б. Сутук (8.7—25.7 1975 г.)

Чистые камни Cl. rufocanus Cl. glareolus Cl. rufocanus Перемежающийся Cl. glareolus Cl. rutilus

M. agrestis M. arvalis M. oeconomus

Cl. rufocanus Лесной Cl. glareolus M. oeconomus

Гора Красная (31.5—22.8 1976 г.)

Чистые камни Cl. rufocanus Cl. rutilus

Перемежающийся Cl. rufocanus Cl. rutilus Cl. glareolus

Myopus schisticolor Microtus oeconomus

Лесной Cl. rufocanus

Cl. rutilus Cl. glareolus M. oeconomus

[•] В скобках — время сбора материала.

Как видно из приведенного перечня видов, в разных районах состав населения может значительно варьировать. К сожалению, не всегда ясны причины этих различий. Вполне определенно можно сказать, что на всем Урале постоянным обитателем россыпей является красно-серая полевка. Она обнаружена всех изученных нами районах. Известно, что на севере этот вид доходит до Полярного Урала (Большаков, 1975), где придерживается аналогичных биотопов (Семенов, 1975). Южная граница распространения красно-серой полевки на Урале в последнее время указывалась в Белорецком р-не Башкирской АССР (ст. Ишля Белорецкой узкоколейной дороги), т. е. не выходила за пределы лесной зоны (Большаков, 1975). Как нами установлено, эта граница проходит по крайней мере на 120 км южнее, через хр. Ирендык в районе пос. Тубинск, который расположен уже в лесостепи. Из трех отловленных там полевок были две перезимовавшие (самец и самка) и одна самка-сеголеток. Обе самки оказались с эмбрионами, самец с развитыми семенниками. Поэтому, несмотря на очень незначительный материал, мы, опираясь на вышеприведенные факты, можем утверждать, что красно-серая полевка является постоянным обитателем хр. Ирендык и имеет там нормальный жизненный цикл. Всего за очень непродолжительное время работы здесь обнаружено только два вида мышевидных. Кроме красно-серой, там встречается рыжая полевка. Все животные пойманы в камнях. На перемежающемся субстрате отловы не проводились из-за значительной удаленности россыпей друг от друга и их небольших размеров. В лесу мышевидные не найдены. Причины бедности видового состава концентрации зверьков в камнях не совсем ясны. Несомненно, что здесь сказалась кратковременность нашей работы. Кроме этого, по-випричиной отмеченных фактов могли быть 1975 г. (вызвавшая снижение численности и перемещение животных в местообитания с более стабильными условиями) или интенсивный выпас скота, приводящий к уплотнению почвы, либо и то, и другое вместе.

На севере Башкирии (гора Кукшик) видовое разнообразие намного больше. Нами обнаружено восемь видов мышевидных грызунов, из них семь встречается в россыпях и на перемежающемся субстрате. Только лесная мышовка отлавливалась строго в лесу (даже здесь единичные экземпляры). Естественно, все виды в разной степени используют каменистые субстраты, что хорошо видно при анализе численности. Интересно отметить появление обыкновенного хомяка не только в зоне россыпей, но и в чистых камнях.

Далее к северу количество видов, населяющих зону россыпей, уменьшается. Так, на Среднем Урале (гора Б. Сутук) оно сокращается до шести. Отсутствуют мыши, хомяки и мышовки, но имеется полевка-экономка. Особенно значительное уменьшение наблюдается в чистых камнях, где встречены только два вида — красно-серая и рыжая полевки. Наиболее разнообразен видовой состав на перемежающемся субстрате; два вида — обыкновенная и пашенная полевки — найдены только здесь. Отсутствие подобного эффекта на Кукшике, возможно, связано с несколько различающимся соотношением субстратов в этих районах. Лесная линия в Висиме проходила хотя и в непосредственной близости от россыпей, но тем не менее, ниже их, уже вне зоны курумников; тогда как на Кукшике эта линия располагалась между двумя языками в пределах полосы взаимопроникновения курумников и леса.

На Северном Урале общее число видов в изучаемой зоне сокращается до пяти. Исчезают обыкновенная и пашенная полевки. Снова добавляется новый вид — лесной лемминг. По-прежнему чистые камни населяют два вида, но если специфический вид сохраняется, более эвритопный замещается другим (рыжая полевка — красной). Наиболее разнообразно население на перемежающемся субстрате.

Из приведенных данных видно, что количество видов грызунов, обитающих в зоне россыпей, в направлении с севера на юг сначала увеличивается, затем падает. Наряду с этим пронсходит замена одних видов другими, причем у разных видов тем быстрее, чем сильнее вид (возможно только популяция) «экологически удален» от условий среды, характерных для ка-

менистых местообитаний. Но в чем выражается эта «экологическая удаленность», пока сказать трудно.

Анализ численности более четко показывает различия в составе грызунов в разных географических точках и на разных субстватах.

Относительная численность полевок на хр. Ирендык следующая, % на 100 *ловушко/суток*:

Субстрат	Рыжая олевка
Чистые камни	$^{2,5}_{0,0}$

На Ирендыке численность обоих видов, населяющих россыпи, невысокая и одинакова. По-видимому, красно-серая полевка и не может в этом месте быть многочисленной из-за разреженности подходящих местообитаний.

На Кукшике численность красно-серой полевки довольно высока (табл. 2). Во всяком случае, она выше, чем всех других видов в зоне россыпей. Тем не менее, она ниже тех величин, которые приводились ранее В. Н. Большаковым (1967). Более того, хотя численность на отдельных субстратах может увеличиваться в течение лета, в целом от июня к августу она падает (см. табл. 2). Так как размножение красно-серой полевки в июле еще продолжалось, уменьшение ее численности

Таблица 2

Динамика относительной численности грызунов на горе Кукшик в течение лета, % на 100 ловушко/суток

		Июн	ь		Июль			Август	
Вид	1+	11	111	ı	11	111	I	11	111
Красно-серая по-									
левка	5,0	21,3	0,4	9,1	7,3	1,1	5,5	6,5	0,8
Рыжая полевка .	0,9	2,0	3,8	2,3	0,7	6,3	4,5	0,2	2,5
Пашенная полевка	[0, 6]	0,7	1,1	0,7	0,6	2,0	6,8	2,0	2,0
Обыкновенная по-						·			
левка	1,7	1,1	2,9	0,1	0,1	2,1	0,2	0,0	1,2
Красная полевка.	[0,2]	0,2	0,2	0,1	0,1	0,0	1,2	0,0	0,0
Лесная мышь	0,0	0,4	0,4	0,0	0,0	0,4	0,5	0,0	0,2
Хомяк обыкновен-			i i						
ный	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,0	0,2
Мышовка лесная .	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

[•] Субстраты: І — чистые камни, ІІ — перемежающийся, ІІІ — лесной.

в этом месяце по сравнению с июнем, по-видимому, обусловлено повышенной смертностью. Вообще размножение на Кукшике в 1975 г. закончилось к середине июля, т. е. очень рано. И поэтому дальнейшее снижение численности в августе, меньшее по сравнению с июльским, могло быть результатом нормальной смертности при отсутствии размножения. Для выяснения последствий этих аномальных явлений летом 1976 г, были проведены контрольные отловы. Отработано на разных субстратах 300 ловушко/суток. Красно-серая полевка не обнаружена.

Таким образом, ее численность была не выше 0,3% на 100 ловишко/ситок. Вероятнее всего, описанные явления вызваны засухой 1975 г., усугубленной засушливостью лета 1974 г., хотя на горных склонах ее явного воздействия на растительность замечено не было. Но и воздействием регуляторных факторов, связанных с плотностью, раннее прекращение размножения и снижение численности объясняться не может, так как по приведенным ранее нами литературным данным, плотность популяции красно-серой полевки на Кукшике может быть значительно выше. Преимущественное влияние засухи подтверждается подобными же явлениями среди еще более малочисленного населения других видов. На основании изложенного мы можем дополнить вывод В. Н. Большакова (1967) о повышенной стабильности популяций красно-серой полевки, обитающей в каменистых россыпях Южного Урала, в том отношении, что резкие и значительные отклонения условий внешней среды от нормы могут вызвать сильное снижение численности

даже популяций, хорошо защищенных от их воздействий благодаря особенностям биотопа.

Рассмотрим изменения численности этого же вида по месяцам на разных субстратах. Как видно из табл. 2, в лесу численность очень низкая в течение всего лета, хотя в июле она несколько повышается. Очень существенна разница в численности на перемежающемся субстрате и в камнях в июне (более чем в четыре раза), хотя следовало бы ожидать, что на перемежающемся субстрате будет численность промежуточная, так как он в сущности представляет собой чередование того и другого субстрата. Подобное явление могло быть вызвано тремя причинами: во-первых, интенсивными перемещениями полевок в процессе расселения и перераспределения животных по территории в течение периода размножения; во-вторых, особой приуроченностью оседлого населения к кромке россыпей (линия на перемежающемся субстрате пересекает много границ раздела камни - почва, поэтому количество зверьков, отлавливаемых на ней, должно быть больше); в-третьих, красно-серые полевки в процессе своей жизнедеятельности могли чаще перемещаться через границу раздела субстратов, чем на одном и том же субстрате (например, имея гнездо и различные укрытия в камнях, совершать регулярные выходы в лес для кормежки), создавая тем самым эффект повышенной численности. Первоначально мы придерживались второго объяснения (Бердюгин, 1976). Но, по-видимому, наиболее существенна первая из приведенных нами причин. Действительно, если бы второе и третье объяснения были верны, то подобное соотношение между камнями и перемежающимся субстратом должно было сохраняться постоянно. На деле же в июле, когда практически закончился период размножения, прекратилось расселение и этот эффект исчез. Отметим также довольно значительное увеличение численности полевок (почти в два раза) в камнях в июле по сравнению с июнем на фоне общего ее снижения. Этот факт хорошо интерпретируется в рамках изложенной нами схемы динамики населения как естественный результат оседания полевок в россыпях после периода расселения и перераспределения особей на изучаемой территории.

Следующий по численности вид в зоне россыпей на Кукшике — рыжая полевка. Уже сравнение распределения численности этого вида на разных субстратах с красно-серой в июне (еще при относительно нормальных условиях) показывает их совершенно противоположное отношение к каменистым местообитаниям. Как у обычных лесных животных, численность максимальна в лесу и минимальна в россыпях. В июле картина начинает меняться. В целом численность несколько возрастает, но это происходит за счет каменистого и лесного субстратов (причем в россыпях увеличение в 2,6 раза, а в лесу только в 1,7); на перемежающемся субстрате происходит уменьшение количества животных. В августе происходят новые изменения: общая плотность населения вида падает за счет дальнейшего уменьшения численности на перемежающемся субстрате и в лесу. На камнях плотность продолжает увеличиваться (см. табл. 2), т. е. явно прослеживается тенденция к перемещению основного населения рыжей полевки в местообитания с более мягкими микроклиматическими характеристиками. Контрольные отловы летом 1976 г. показали, что общая плотность снизилась до 1,0% на 100 ловушко/суток, при этом в лесу рыжая полевка не обнаружена.

Отметим возможность внутрипопуляционной экологической дифференцировки животных по субстратам (на основании соотношения численности в лесу, на камнях и на перемежающемся субстрате в июле и августе 1975 г.), но это требует проверки другими методами.

Очень интересна динамика численности пашенной и обыкновенной полевок (см. табл. 2). В июне общая численность в зоне россыпей у обоих видов была низка. Пашенных было явно меньше, чем обыкновенных. Максимальная численность каждого вида наблюдалась в лесу (хотя разница, особенно у пашенной, невелика). В июле количество пашенных полевок увеличилось в лесу, а на каменистом и перемежающемся субстратах сохранилось то же. Обыкновенных полевок стало меньше на всех субстратах (на камнях и на перемежающемся субстрате они практически исчезли). В августе произошло дальнейшее снижение численности этого вида, и увеличение пашенных. Наибольшее увеличение наблюдается в камнях (почти в 10 раз), а в лесу численность остается на июльском уровне. Таким образом, явно наблюдается перемещение этого вида в каменистые местообитания (рост численности в августе не может происходить в результате размножения, так как оно к этому времени уже закончилось). Можно предположить, что уменьшение количества обыкновенных полевок в зоне россыпей также связано в основном с миграцией из-за засухи только в иные биотопы.

Следовательно, неодинаковый экологический статус этих видов в данном случае проявляется в перемещении животных в биотопы, наиболее благоприятные для них в сложившейся обстановке. В дальнейшем, вероятно, большее значение приобрели процессы элиминации, так как в 1976 г. эти виды в зоне россыпей не обнаружены. Остальные виды, встречающиеся в районе каменистых местообитаний на Кукшике, очень малочисленны и постоянного населения, видимо, не образуют, так как эти биотопы им не пригодны. Однако можно отметить, как проявление у грызунов общей тенденции к расселению на россыпих в условиях засухи, более частые заходы в россыпи в августе красной полевки, лесной мыши и обыкновенного хомяка (см. табл. 2).

Данные по численности грызунов в каменистых местообитаниях на Среднем Урале следующие, % на 100 ловушко/суток:

Вид полевки			İ*	I, I	III,
Красно-серая	•		7,3	11,6	2,2
Рыжая			2,2	10,6	20,6
Красная			0,0	1,5	0,0
Пашенная			0,0	2,5	0,0
Обыкновенная			0,0	1,5	0,0
Экономка	•	•	0,0	1,5	6,5

^{*} I-III - то же, что в табл. 2

Из полученных данных видно, что красно-серая полевка в обследуемой зоне по численности стоит на втором месте после рыжей. Но в россыпях она по-прежнему преобладает. Доминирующее положение рыжей полевки связано с действительным численным перевесом ее в зоне россыпей, а объясняется это тем, что линия давилок на лесном субстрате стояла ниже зоны россыпей, хотя и в непосредственной близости от нее (несколько десятков метров, т. е. в пределах расстояния суточного пробега полевки: Карулин и др., 1974), фактически в чисто лесном биотопе. Соотношения численности этих видов на разных субстратах аналогичны соотношениям на Кукшике в июне. Красносерые полевки наиболее часто попадались на перемежающемся субстрате, реже всего - в лесу. Превышение количества зверьков на этом субстрате не так велико, как на Кукшике, что вполне объяснимо более поздним временем сбора материала (первая половина июля).

Следующий по численности вид — полевка-экономка. Ее распределение по субстратам аналогично распределению рыжей полевки, но с той особенностью, что в россыпях она отсутствует полностью, т. е. только заходит в зону россыпей по участкам леса между языками камней. Три оставшихся вида — пашенная, обыкновенная и красная полевки — встречаются только на перемежающемся субстрате, где они немногочисленны. По-видимому, здесь мы сталкиваемся с явлением большего разнообразия животного населения в экотонах по сравнению с чистыми биотопами. В работах более ранних (Марвин, 1959) отмечалась очень низкая численность красно-серой полевки и высокая — красной. У нас получились обратные результаты. В 1974 г. в зоне россыпей отсутствовала полевка-экономка (отловы проводились нами в августе). Таким образом, и здесь наблюдаются миграции населения разных видов грызунов из одного биотопа в другой (Бердюгин, 1975). Дальнейшее изменение численности грызунов было сходно с изменением ее на Кукшике. Осенью 1975 г. проведены дополнительные отловы. В зоне россыпей сохранились только красно-серые полевки в небольшом количестве. Летом 1976 г. в том же месте грызуны обнаружены не были.

Динамика относительной численности грызунов на горе Красной в течение лета, % на 100 ловушко/суток

	Ī	Июнь		Июль			Август		
Вид	1*	11	111	I	11	111	I	11	111
Красно-серая полевка Красная полевка . Рыжая полевка . Полевка экономка Лесной лемминг .	0,0 2,8 0,0 0,0 0,0	0,3 4,8 0,0 0,0 0,0	0,2 1,5 0,2 0,2 0,0	0,8 3,1 0,0 0,0 0,0	1,7 3,2 0,0 0,0 0,1	0,0 7,0 0,0 0,0 0,0	2,3 10,3 0,0 0,0 0,0	4,4 8,4 0,4 0,1 0,0	0,0 3,8 0,0 0,0 0,0

^{*} I-III - то же, что в табл. 2.

На Северном Урале, как мы уже говорили ранее, рыжую полевку сменяет красная. Она и является доминантом в этом районе, а красно-серая по численности занимает второе место. Остальные полевки, обнаруженные там (в том числе и лесной лемминг), отлавливались в единичных экземплярах (табл. 3). Относительная численность красно-серой полевки в июне была крайне низкая. Поэтому мы воздержимся от каких-либо заключений о ее распределении по субстратам. В июле и августе оно сходно с размещением этого вида на Кукшике в июне и в Висиме в июле с той особенностью, что в лесу они полностью отсутствуют (рис. 2). С учетом более северного положения, запоздалой весны и нормальных условий летом мы можем сказать, что взаимоотношения этих животных на разных субстратах тождественны таковым в более южных районах (ряд факторов указывает на то, что на севере красно-серая полевка менее строго приурочена к переходной зоне между рассыпными полями и лесом, точнее к участкам камней в лесу, покрытым моховым покровом).

Более сложно размещение на разных субстратах красной полевки (см. рис. 2). В июне максимальная численность наблюдается на перемежающемся субстрате, а минимальная — в лесу. В июле картина резко меняется. На камнях и на перемежающемся субстрате численность падает, а в лесу значительно увеличивается. В августе происходят новые изменения. Значительно возрастает численность красных полевок на камнях. Снова увеличивается количество зверьков на перемежающемся субстрате. В лесу они исчезают. Таким образом, более широкое распределение красной полевки по местообитаниям сопровождается ясно выраженными перемещениями из одного биотопа в другой. Эти данные по перемещениям получили подтверждение еще с одной стороны. На Северном Урале мы про-

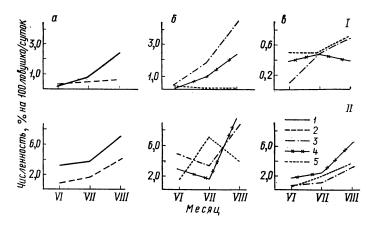


Рис. 2. Динамика численности красно-серой (I) и красной (II) полевок в зоне россыпей на Северном Урале. a— изменение суммарной численности на всех субстратах (I— оседлые, 2— мигранты); δ — изменение численности оседлых и мигрантов вместе и s— изменение численности мигрантов на разных субстратах (3— перемежающийся субстрат, 4— чистые камни, 5— лес).

водили отловы на трех стационарных линиях, располагавшихся в течение всего лета на одном месте, и на переносных, переставлявшихся каждые три — четыре дня. Обнаружено, что количество ловившихся на стационарных линиях зверьков было все время меньше, чем на переносных.

На наш взгляд, это объясняется следующим. Оседлое население вблизи постоянных линий было выловлено уже в первые дни и далее попадались животные, набегавшие с соседних участков, т. е. мигрирующие. А в давилки, которые регулярно переставлялись, отлавливались все полевки с близлежащей территории. Этот факт очень важен в методическом отношении, так как он позволяет достаточно точно оценить соотношение мигрантов и оседлых особей в популяциях мелких млекопитающих при их невысокой численности. В нашем случае уже общий ход изменения числа мигрантов и общего числа зверьков в изучаемом районе различны у красной и красно-серой полевок (см. рис. 2). Если у красной полевки количество мигрантов и их доля в общей численности возрастают (в июне их было 28, в июле 41, в августе 56% от общей численности), то у красносерой — количественный рост незначителен, а доля в общей численности падает: (в июне получается величина порядка 100%, но это, видимо, артефакт, вызванный очень низкой численностью в это время; в июле — 62, в августе — 27%. Уже из этих данных видны различия в подвижности популяций этих видов. Неодинаково распределяются мигранты на разных субстратах. У красно-серых полевок количество их более или менее заметно увеличивается только на перемежающемся субстрате, что вполне объяснимо общим ростом численности, на этом субстрате наиболее интенсивном. В лесу и на камнях эта величина остается практически постоянной (см. рис. 2). Количество мигрирующих красных полевок увеличивается везде, но к июлю наиболее быстро наблюдается в лесу (соответственно в июле увеличение численности происходит там же), а к августу — на камнях (когда здесь максимальное увеличение численности). Все же на камнях в течение всего лета количество мигрирующих красных полевок выше, чем на других субстратах. Причиной этого, на наш взгляд, является «шум», который вносит повышенная мобильность населения самого местообитания (здесь сосредоточен в основном неразмножающийся молодняк).

образом, из полученных материалов следует, что основу фауны россыпей составляют лесные полевки. Серые полевки используют этот субстрат в значительно меньшей степени. Самый постоянный обитатель россыпей на Урале — красно-сеполевка, расселившаяся благодаря интерзональности своего характерного местообитания от зоны тундры до лесостепи. Тем не менее присутствие лесного полога для нее не безразлично, вследствие чего основная масса зверьков сосредоточена в переходной зоне, где происходит взаимопроникновение леса и каменистого субстрата. Более эвритопные виды лесных полевок - красная и рыжая - достаточно многочисленны в россыпях в тех районах, где они характерны для окружающих лесных биотопов, т. е. по каким-то причинам они не способны воспользоваться для расселения интерзональностью россыпей. Для них также характерна (особенно для красной полевки) наряду с более широким спектром заселяемых биотопов лабильность в использовании разных местообитаний в течение лета (на разных стадиях генеративного цикла).

Каменистые местообитания благодаря своим особенностям, по-видимому, могут служить естественным резерватом для населения грызунов прилегающих к ним биотопов при воздействии как неблагоприятных условий естественной среды, так и антропогенных факторов, но только до тех пор, пока отрицательные воздействия не достигнут некоторого предела.

ЛИТЕРАТУРА

Бердюгин К. И. К фауне грызунов Висимского заповедника. — Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара по итогам 1974 г. Свердловск, 1975, с. 75-78.

Бердюгин К. И. К фауне грызунов каменистых россыпей Урала.—

Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976, с. 32—35. Большаков В. Н. Структура и динамика популяций красно-серой по-левки в каменистых россыпях хребтов Южного Урала.— Структура и функционально биогеоценотическая роль животного населения суши. (Материалы совещания 23—24 февраля 1967 г.). М., 1967, с. 119—121 (МОИП). Большаков В. Н. О распространении и систематическом статусе красно-серой полевки (Clethrionomys rufocanus Sund.) Южного и Среднего Урала.— Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Труды Биол. ин-та, вып. 23. Новосибирск, «Наука», 1975, с. 151—154.

Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Хляп Л. А., Литвин В. Ю., Альбов С. А., Охотский Ю. В. Некоторые итоги и перспективы применения радиоактивных изотопов для изучения мелких млекопитающих — носителей инфекций.— Териология, т. 11. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 218—226. Марвин М. Я. Материалы по мышевидным грызунам Висимского рай-

Марвин М. Я. Материалы по мышевидным грызунам Висимского района Свердловской области. Уч. зап. Урал. гос. ун-та, сер. биол., вып. 31. Свердловск. 1959. с. 74—79.

Свердловск, 1959, с. 74—79. Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975, с. 1—28. популяционная экология и изменчивость животных • 1979

Э. А. ГИЛЕВА, И. А. ВАСИЛЬЕВА, В. Г. ИЩЕНКО, А. В. ПОКРОВСКИЙ

К ВОПРОСУ О СВЯЗИ МЕЖДУ ЧИСЛОМ ХРОМОСОМ И ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПОЛЕВОК РОДА *MICROTUS*

Усовершенствование цитологических методов в последние два десятилетия привело к небывалому расцвету частной кариологии. Описаны хромосомные наборы многих растений и животных, а для некоторых групп видов достаточно убедительно показаны цитогенетические механизмы эволюционного преобразования кариотопов (Patterson, Stone, 1952; Koulischer и др., 1972; Pathak и др., 1973). Однако фундаментальные закономерности эволюции хромосомных наборов остаются в основном неизвестными; так, практически не исследована относительная роль естественного отбора и случайных процессов в хромосомной эволюции. В связи с этим интересна попытка оценить адаптивное значение числа хромосом в наборе.

Принято считать, что возрастание числа хромосом (и тем самым числа групп сцепления) должно увеличивать изменчивость фенотипических признаков в силу повышения комбинативных возможностей генома (Darlington, 1939; Stebbins, 1971; Майр, 1973; Selander и др., 1974). Фактических данных по этому вопросу, насколько нам известно, нет, за исключением попытки Г. В. Никольского и Н. К. Каневской (1972) связать изменчивость количественных признаков с числом хромосом у рыб. Однозначное решение вопроса можно было бы получить путем сравнения степени фенотипической изменчивости у живущих в одинаковых условиях форм с идентичным генотипом, но с разным числом хромосом. Однако столь строгий подход не представляется реальным, хотя бы в связи с эффектом положения, сопровождающим хромосомные перестройки. Кроме того, в последние годы стало известно, что даже очень близкие в систематическом отношении формы, например подвиды, могут различаться по организации генома, в частности, по относительному содержанию уникальных и повторяющихся последовательностей нуклеотидов в ДНК (Мирошниченко и др., 1976; Hatch и др., 1976).

Цель настоящей работы — рассмотреть, существует ли взаимосвязь между числом хромосом и степенью изменчивости некоторых количественных признаков (краниологических и показателей окраски) у восьми видов и подвидов полевок рода Microtus. Мы заранее учли, что обнаружить такую взаимосвязь возможно лишь, если ее роль достаточно существенна по сравнению с влиянием других факторов, определяющих степень морфологической изменчивости (относительной роли генотипической и паратипической составляющих в общей изменчивости; числа генов, кодирующих тот или иной признак; частоты и локализации кроссинговера и т. д.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованные для анализа животные были взяты из виварных разводок, происходящих от 8—12 основателей каждая. Только колония северосибирской полевки была разведена от двух пар животных, что привело к сравнительно высокой инбредности (коэффициент инбрадинга равнялся в среднем 0,25). В остальных случаях средний коэффициент инбрадинга был невелик (0,1-0,15). Были изучены следующие виды и подвиды: Microtus oeconomus chahlovi (Южный Ямал), 2n=30; M. gregalis gregalis (Южное Зауралье), 2n=36; M. g. major (Южный Ямал), 2n=36; M. middendorffi (Южный Ямал),2n=50; M. hyperboreus (Северная Якутия), 2n=50; M. carruthersi (Гиссарский хребет), 2n=54; M. juldaschi (Памир, окрестности пос. Чечекты), 2n=54; M. subarvalis (окрестности г. Свердловска), 2n = 54. Все животные содержались в стандартных условиях вивария и были забиты в трех-, четырехмесячном возрасте. Хромосомные наборы сравниваемых были определены по общепринятым методикам. Среди краниологических показателей были изучены кондилобазальная длина, длина зубного ряда, скуловая ширина, межглазничный промежуток и высота черепа. Окраска описывалась с помощью белизны (процент отраженного шкуркой света по сравнению с абсолютно белым телом) и показателя оттенка (отношение коэффициента отражения в красной части спектра к белизне в процентах), которые определялись фотоколориметрическим методом (Покровский и др., 1962). Степень изменчивости каждого из перечисленных признаков была охарактеризована с помощью коэффициента вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

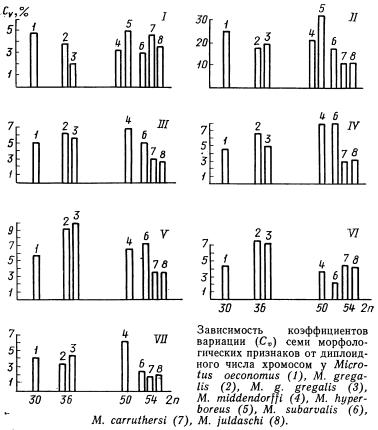
Коэффициенты вариации семи изученных признаков и их ошибки представлены в табл. 1 и 2. На рисунке показана зависимость коэффициентов вариации (C_v) от числа хромосом (2n) восьми исследованных форм Microtus; в подписях к ри-

T а б л и ц а 1 Коэффициенты вариации краниологических признаков и их ошибки у полевок рода $\it Microtus$

Вид, подвид	n	Кондило- базальная длина	Длина зубного ряда	Скуловая шири на	Межглаз- ничный промежу- ток	Высота черепа
M. oeconomus chahlovi 2n=30	70	4,90±0,41	4,45±0,37	5,58±0,47	4,40±0,36	4,36±0,37
M. gregalis major 2n=36	25	6,16±0,93	6,29±0,89	$ 8,77\pm1,29 $	7,66±1,08	3,55±0,56
M. gregalis gregalis 2n=36	54	5,51±0,55	4,83±0,46	9,53±1,03	7,14±0,69	5,65±0,49
M. middendorffi 2n=50	72.	$ _{6,88\pm0,57}$	7,56±0,63	6,19±0,52	3,39±0,28	$6,71 \pm 0,5$
M. carruthersi 2n=54	39	$2,72\pm0,28$	3,04±0,31	3,16±0,32	$4,52 \pm 0,46$	$2,04\pm0,20$
M. juldaschi 2n=54	48	3,00±0,31	$3,13\pm0,32$	3,20±0,33	$4,26\pm0,44$	$2,13\pm0,22$
M. subarvalis 2n=54	34	4,99±0,61	$7,60 \pm 0,92$	6,67±0,81	2,15±0,26	$2,87 \pm 0,35$

 $\begin{tabular}{llll} T аблица & 2 \\ \begin{tabular}{llll} Коэффициенты вариации показателей окраски и их ошибки \\ y полевок рода $Microtus$ \\ \end{tabular}$

Вид, подвид	п	Белизна	Показатель оттенка
M. oeconomus chahlovi $2n=30$	92	24,5±1,8	4,8±0,4
M. gregalis major 2n=36	124	16,4±1,0	$3,7\pm0,2$
M. gregalis gregalis 2n=36	97	19,4±1,4	$2,1\pm0,2$
M. middendorffi $2n = 50$	92	$22,6\pm1,7$	3,3±0,2
M. hyperboreus $2n=50$	160	$32,4\pm1,8$	5,3±0,3
M. carruthersi $2n = 54$	80	12,0±0,9	4,9±0,4
M. juldaschi 2n=54	81	12,3±1,0	3,7±0,3
M. subarvalis 2n=54	38	16,8±1,9	3,2±0,4



I — показатель оттенка, r =0,15, p =0,65; II — белизна, r =—0,29, p =0,78; III — кондилобазальная длина, r =—0,35, p =0,82; IV — длина зубного ряда, r =0,08, p =0,58; V — скуловая ширина, r =—0,34, p =0,97; VI — межглазничный промежуток, r =—0,10, p =0,61; VII — высота черепа, r =—0,52, p =0,92.

сунку приведены коэффициенты корреляции (r) между C_v и 2n и вероятность отличия r от нуля (p).

Из табл. 1, 2 и рисунка видно, что ни в одном случае не наблюдается достоверной корреляции между числом хромосом и степенью изменчивости краниологических признаков и показателей окраски. Достоверно наименьшие коэффициенты вариации большинства исследованных признаков обнаружены у памирской и арчевой полевок (кондилобазальная длина длина зубного ряда, скуловая ширина, высота черепа и белизна). Между тем диплоидное число хромосом у этих полевок, как и у М. subarvalis, наивысшее среди рассмотренных форм — 54. По-видимому, меньшая изменчивость морфологических признаков у памирской и арчевой полевок связана с большей степенью специализации и экстремальными условиями жизни этих форм,

определяющими существование жесткой адаптивной нормы. *М. juldaschi* и *М. carruthersi* — горные грызуны, обитающие на значительных высотах в условиях резких перепадов температур, высокой инсоляции, ограниченности пищевых ресурсов (последнее относится в основном к памирской полевке). У эвритопной *М. subarvalis*, имеющей то же число хромосом, вариабельность большинства изученных признаков сходна с их изменчивостью у остальных сравниваемых форм.

Таким образом, проведенный нами анализ не выявил связи между числом хромосом и степенью изменчивости морфологических признаков у восьми форм рода *Microtus*. Вероятнее всего, эта попытка оказалась неудачной потому, что вклад комбинативной изменчивости, определяемый числом групп сцепления, в общую вариабельность рассмотренных признаков невелик по сравнению с ролью других факторов, перечисленных выше. Полученные нами результаты свидетельствуют, в частности, о несомненной значимости генетических факторов в определении степени изменчивости: несмотря на продолжительное (тричетыре года) содержание всех сравниваемых форм в стандартных условиях вивария, памирская и арчевая полевки сохранили заметно пониженную вариабельность большинства изученных признаков, возникшую, очевидно, в результате действия стабилизирующего отбора в экстремальных условиях среды.

На основании наших результатов было бы неправомерно отрицать адаптивную и эволюционную значимость числа хромосом в наборе. Весьма вероятно, что она связана в первую очередь с реорганизацией первичной структуры ДНК, сопровождающей хромосомные перестройки робертсоновского типа (основной цитогенетический процесс, ведущий к изменению числа хромосом у многих групп организмов). Эти перестройки по крайней мере в некоторых случаях приводят к потере или изменению доли повторяющихся полинуклеотидных последовательностей в ДНК, составляющих по современным представлениям основу регуляторной части генома (Comings, Avelino, 1972; Schnedl, Czaker, 1974). В то же время в последние годы складывается концепция, согласно которой видообразование и более крупные эволюционные события осуществляются в основном за счет преобразования регуляторной фракции ДНК, а не структурных генов (Wilson и др., 1975; Hatch и др., 1976). Поэтому поиски связей между числом хромосом, макроструктурой генома и эволюцией фенотипа представляются актуальными и перспективными.

ЛИТЕРАТУРА

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968. Мирошниченко Г. П., Вальехо-Роман К. М., Гилева Э. А. Внутривидовая изменчивость организации генетического материала у серой крысы Rattus norvegicus Berk.— Докл. АН СССР, 1976, т. 226, № 4, с. 947—950.

Нижольский Г. В., Каневская Н. К. Некоторые данные о связи величины изменчивости признаков и свойств осетровых с характером их карио-

типа— Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, № 3, с. 422—429.

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов.—Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР,

вып. 29. Свердловск, 1962, с. 15—28. Соmings D. E., Avelino E. DNA loss during robertsonian fusion in studies of the tobacco mouse.— Nature — N. Biol., 1972, vol. 237, № 76, p. 199.

Darlington C. D. The evolution of genetic systems. Cambridge Uni-

versity Press, 1939.

Hatch F. T., Bodner A. J., Mazrimas J. A., Moore D. H. Sattellite DNA and cytogenetic evolution. DNA quantity, satellite DNA and karyotypic variations in kangaroo rats (genus Dipodomys).— Chromosoma, 1976, vol. 58, № 2, p. 155—168.

Koulischer L., Tijskens J., Mortelmans J. Chromosomes and speciation in the superfamily Bovoidea. Genen en Phaenen, 1972, vol. 15,

№ 2-3, p. 65-72.

Pathak S., Hsu T., Arrighi F. E. Chromosomes of Peromyscus (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution.—Cytogenetics and Cell Genetics, 1973, vol. 12, N 5, p. 315-326.

Patterson J. T., Stone W. S. Evolution in the genus Drosophila.

N. Y., McMillan, 1952.

Schnedl W., Czaker R. Centromeric heterochromatin and comparison of G-banding in cattle, goat and sheep chromosomes (Bovidae).—Cytogenetics and Cell Genetics, vol. 13, N 3, 1974, p. 246—255.

Selander P. K., Kaufman D. W. Baker R. J., Williams S. L. Genic and chromosomal differentiation in pocket gophers of the Geomys

bursarius group.— Evolution, 1974, vol. 28, N 4, p. 557-564.

Stebbins D. L. Chromosomal evolution in higher plants. Addison -

Wesby, Reading, Massachusets, 1971.

Wilson A. C., Busch G. L. Case S. M., King M.—C. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution.—Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 72, N 12. Washington, 1975, p. 5061-5065.

Н. Г. ЕВДОКИМОВ

ИССЛЕДОВАНИЯ МЕХАНИЗМОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ В ИСКУССТВЕННО РАЗРЕЖЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ГРЫЗУНОВ ЛЕСНОГО БИОЦЕНОЗА

Изучение экологии грызунов в условиях разреженной популяции имеет важное значение как в теоретическом, так и в практическом аспекте. Разрежение популяции грызунов может происходить не только под влиянием погодных условий, лесных пожаров и хозяйственной деятельности человека (вспашка земель, вырубка лесов, мелиоративные работы и т. д.), но и при специальных истребительных работах, проводимых в природных очагах инфекционных заболеваний (чумы, туляремии, геморрагической лихорадки и т. д.).

Разработка лесов путем сплошной рубки, сопровождаемой выжиганием кустарника и другой растительности, обычна для севера США и юга Канады, поэтому там изучаются состав фауны и численность мелких млекопитающих на вырубках и гарях в процессе их зарастания (Stout и др., 1971; Beck, Vogl, 1972; Hooven, 1973; Sims, Buckner, 1973; Krefting, Ahlgren, 1974).

У нас в стране проводятся большие работы по истреблению грызунов в природных очагах инфекционных заболеваний. В основном они ведутся на степных видах: песчанках (Дубянский, 1963; Стогов, 1963; Яковлев, 1968; Климченко и др., 1972; Дмитриев, Лобачев, 1973, и др.), сурках (Поле, 1974) и сусликах (Гладкина, 1958).

Ряд работ посвящен изучению влияния истребительных мероприятий на лесные виды мелких грызунов в очагах геморрагической лихорадки (Панина, Мясников, 1960; Рыльцева и др., 1971).

Исследование лесных видов полевок, их биологических особенностей под влиянием локальных истреблений интересно не только для разработки правильных и эффективных мер борьбы, но и для понимания популяционных адаптаций и механизмов, направленных на восстановление численности и структуры популяции. Нами для такой работы был выбран давно существующий очаг уральской геморрагической лихорадки (Соло-

мин, 1957; Большаков, Соломин, 1959) в Удмуртской АССР (Кизнерский р-н), где проводились локальные истребления мелких грызунов путем дератизации. В качестве ратицида применялся фосфид цинка, относящийся к ядам острого действия, смешанный с овсом и растительным маслом, в соответствии с применяемыми в практике медицинской дератизации нормами (Вашков и др., 1974).

Местом работы являлся значительный лесной массив, перемежающийся с участками старых и новых вырубок, с холмистоовражистым рельефом. Овраги представляют собой старые пойменные участки мелких речек бассейна р. Вятки. Лес смешанный, состоит из хвойных (ель, сосна, пихта) и лиственных пород (липа, дуб, вяз, ильм, береза, осина, клен, орешник), захламленный, с высоким травостоем, но местами заболоченный.

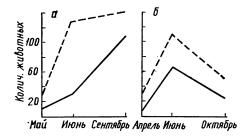
Такой лес очень благоприятен для мелких грызунов; благодаря этому постоянно поддерживается их высокая численность. Доминирующим видом в данном биоценозе является рыжая полевка (Большаков, Соломин, 1959; Евдокимов, 1976), что отмечают и в соседней Кировской области (Аристова, 1970; Никитина, 1970).

Истребление грызунов отравленной приманкой в опыте проводилось на участках леса площадью 5—6 га. Для контроля использовались аналогичные участки в непосредственной близости от обработанной территории.

Отлов грызунов проводился по общепринятой методике ловушками Геро (по 100 давилок в опыте и в контроле) три раза в год по 7—10 дней (в 1974—1975 гг. весной, летом и осенью; в 1976 г. только весной). Отработано 8000 ловушко/суток, отловлено 1050 животных: рыжая полевка (Clethrionomys glareolus Schreb.), красная (Clethrionomys rutilus Pall.), лесная (Apodemus sylvaticus Linn.) и желтогорлая (Apodemus flavicollis Melch.) мышь, бурозубки.

Известно, что анализ возрастной структуры полевок очень затруднен из-за сложности выделения отдельных генераций. Вследствие этого нам пришлось выделять группы генераций (возрастные группы). Возраст корнезубых полевок определялся по методике Н. В. Тупиковой и др. (1970).

До начала весеннего размножения рыжие и красные полевки представляют собой относительно единую возрастную группу перезимовавших особей (длина корней превышает высоту коронки зуба). Первая генерация появляется в течение первой половины мая. Ко второму периоду отлова (в июне) полевки состоят из трех возрастных групп: 1) перезимовавшие (старые), 2) первая генерация или 1-я возрастная группа, появившаяся в мае, и 3) 2-я группа, появившаяся в июне (второй помет перезимовавших полевок и первый помет сеголеток первой генерации). Полевок, добытых осенью во время третьего отлова, мы разбили по корням зубов на четыре возрастные



Динамика численности мелких млекопитающих на опытном (сплошная) и контрольном (штриховая линия) участках на 300 ловушко/суток в 1974 г. (а) 1975 г. (б).
В мае отлов проведен через неделю

В мае отлов проведен через неделю, в апреле — через пять дней после обработки.

группы: 1) старые (возраст больше 12 месяцев), 2) 1-я, 2-я группы (возраст четыре-пять месяцев), 3) 3-я группа (возраст два-три месяца) и 4) 4-я группа (возраст один-два месяца). Последние две группы представляют собой основу популяции следующего года и состоят из нескольких пометов, появившихся в течение года у старых полевок и сеголеток.

Истребление грызунов проводилось в 1974 г. в середине мая, в 1975 г. в конце апреля. Одновременно производился контрольный отлов. На каждом опытном участке перед истреблением определялась контрольная численность на 100 ловушко/

суток

После обработок резко снижалась численность животных: в 1974 г. с 23% попадания до 3 (на 100 ловушко/суток), в 1975 г. с 16 до 1.%. Если сравнить результаты отловов на дератизированной и контрольной площадях весной, летом и осенью 1974 г., то можно заметить, что на необработанной территории население увеличилось с весны до осени в 5,4 раза (с весны до лета — в пять раз, с лета до осени в 1,1 раза), в то время как на обработанном участке численность животных с весны до осени увеличилась в 9,6 раза (с весны до лета в три, с лета до осени — в 3,2). В 1975 г. к осени произошло снижение численности как в контроле, так и в опыте почти в равных соотношениях, что объясняется засушливым летом (см. рисунок).

Как уже отмечалось, доминирующий вид в исследованном биоценозе — рыжая полевка. До обработки на опытном участке в мае 1974 г. она составляла 87,0, на контрольном — 84,0%. Красная полевка малочисленна (8,7 и 10,5%). После дератизации соотношение этих видов несколько изменяется (табл. 1). Весной 1975 г. обработка опытного участка проводилась в апреле, до этого рыжие полевки составляли 76,9, красные — 7,7%. Более ранняя затравка и ранняя весна сказались на видовом соотношении полевок в июне, т. е. при высокой численности быстро восстанавливается соотношение видов. В мае 1976 г. за 300 ловушко/суток было отловлено в опыте четыре грызуна (одна лесная мышовка, одна красная и две рыжие полевки), в контроле — пять (одна лесная мышь и четыре рыжие полевки).

Видовое соотношение мелких млекопитающих на опытном и контрольном участках, %

	Опыт Контроль			Опыт		Контроль			
Вид	Июнь	Сентябрь— октябрь	Июнь	Сентябрь— октябрь	Июнь	Сентябрь— октябрь	Июнь	Сентябрь— октябрь	
	1974 г.					1975 г.			
Рыжая полевка	45,5 42,4 3,0 9,1 —	37,7 34,9 20,7 6,7 —	87,6 8,5 0,8 — 3,1	65,2 15,6 15,6 0,7 2,9	43,3 14,9 3,0 — 35,8 3,0	50,0 11,5 — 34,6 3,9	44,2 17,1 7,2 3,6 26,1 1,8	76,4 5,9 2,0 — 15,7	
Всего, экз	33	106	129	141	67	26	111	51	

Важным показателем в жизни популяции является соотношение полов. Б. С. Кубанцев (1964) причисляет грызунов к типу животных с неустойчивым половым составом, у которых соотношение полов непостоянно и колеблется в разных условиях и в разные годы.

Для лучшего понимания структуры популяции необходимо рассматривать соотношение полов отдельно в каждой генерации или хотя бы возрастной группе, что мы и попытались сделать на примере рыжей полевки.

Анализ соотношения полов у рыжей полевки на заселяемых и контрольных участках показал преобладание на первых летом (в июне) 1974 и 1975 гг. старых самцов (табл. 2). В первой весенней генерации (1-я группа) в опыте и контроле летом 1974—1975 гг. отмечается больший процент самок.

В годы низкой численности имеет место возрастание количества самок, что приводит к повышению интенсивности размножения (Наумов и др., 1969). Почти всегда весной в популяции низкая численность, и большее количество самок является ее резервом, который реализуется в зависимости от внутрипопуляционных отношений и внешних факторов. Как отмечает Т. В. Кошкина с соавторами (1972), при небольшом проценте старых самок интенсивнее размножаются молодые самки; в годы низкой весенней численности у молодых самок рыжих полевок наблюдается более интенсивное созревание (Тупикова, Коновалова, 1971).

Как уже указывалось, при заселении обработанных участков отмечаются некоторые особенности в соотношении полов

Соотношение полов у рыжей полевки по возрастным группам на опытном и контрольном участках

Лето (июнь) Осень (сентябрь — октябрь)									
	Опыт Контроль		роль	Опы	T	Контроль			
Возрастная группа	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1974 г.									
Старые	10*	4	16	16	6		1	4	
Старые	71,4	28,6	50,0	50,0	100	_	20,0	80,0	
1 a pourro	7	19	25	45	1			\ \	
1-я группа	26,9	73,1	35,7	64,3	1 1	2		·3	
0	•	2	36	34			_		
2-я группа	-		51,4	48,6	11				
0					8	2	17	14	
3-я группа	-	_		_	80,0	20,0	54,8	45,2	
					13	6	10	^{1.} 8	
4-я группа	_	_	_	_	68,4	31,6	55,5	44,5	
	17	25	77	95	27	10	28	29	
Bcero	40,5	59,5	44,8	55,2	73,0	27,0	49,1	50,9	
			1975 г.						
Carriera	9	1	7	4	ŀ	1		1	
Старые	90,0	10,0	63,6	36,4	_	_	_		
•	7	20	2	12	۱ ۱	}			
1-я группа	26,9	73,1	14,3	85,7		2		2	
0	9	2	10	20	}				
2-я группа	81,8	18,2	33,3	66,7					
0					4	7	10	9	
3-я группа	_		_	-	36,4	63,6	52,6	47,4	
4					3	7	10	10	
4-я группа		_	-	_	30,0	70,0	50,0	50,0	
	25	23	19	36	8	16	20	21	
Bcero	${52,1}$	47,9	34,5	65,5	33,3	66,7	47,8	52,2	
	'			'-	'-	'	'	1	

^{*} В числителе — количество особей, экз.; в знаменателе — то же, %.

Таблица 3

Размножение рыжей полевки на опытном и контрольном участках

1.	Опыт				Контроль			
Возрастная группа	1*	2	3	4	1	2	3	4
1974 г. (июнь)								
Старые	4 21	3 12	1 4	16,0 64,0	16 79	12 4	4	16,8 5,3
Всего %		75,0	25,0	80,0	-	76,2	23,8	22,1
		1974 г	·. (июн	ь)				
Старые Молодые	$\frac{1}{22}$	1 3	<u>-</u>	4,3 91,3	4 32	1 2	3 10	11,1 33,3
Всего, %	l –	18,2	81,8	95,6	_	18,8	81,2	44,4

^{*} Самки: 1 — общее колич.; 2 — с эмбрионами; 3 — с пятнами; 4 — участвующие в размножении, %.

 ${\rm T}\, a\, 6\, \pi\, n\, u\, u\, a\, 4$ Соотношение возрастных групп у рыжей полевки на опытном и контрольном участках, %

	(Ик	онь)	Сентябрь	— октябрь				
Возрастная группа	Опыт Контроль		Опыт	Контроль				
1974 г.								
Старые	33,3 61,9 4,8 —	18,6 40,7 40,7 — —	5,4 27,0 51,4	8,8 5,3 54,4 31,5				
Всего, экз	42	172	37	57				
	1978	5 г.						
Старые	21,3 55,3 23,4 —	20,0 25,4 54,6 —	— 11,5 50,0 38,5	4,8 45,2 50,0				
Всего, экз.	48	55	26	42				

у старых полевок и полевок 1-й группы. Заселяют опытный участок из перезимовавших зверьков в основном самцы (71,4% — в 1974 г. и 90,0% — в 1975 г.), а из 1-й группы — самки (86,4% и 77,8). Может быть партнерство старых самцов и молодых самок характерно для популяции в годы низкой численности или при заселении новых территорий.

Интересно также отметить, что в опыте летом 1974 г. на 10 старых самцов приходилось 23 самки (четыре старых и 19 молодых 1-й группы); в 1975 г. — на девять самцов приходилась 21 самка (одна старая и 20 молодых); в то время как в контроле в 1974 г. на 16 самцов приходилась 61 самка, (16 старых и 45 молодых), а в 1975 г. на семь самцов — 16 самок (четыре старых и 12 молодых), что и сказалось на размножении в это время (табл. 3).

Больший процент молодых самцов 2-й группы в опыте (летом 1975 г.) объясняется активным набеганием их на обработанный участок, в 1974 г. эта группа была еще малочисленна, составляя всего 4,8% от общего количества зверьков. Этим же определяется преобладание самцов 3 и 4-й групп (в опыте) осенью 1974 г. Значительное увеличение числа самцов рыжей полевки при заселении обработанных участков отмечалось и Ф. Р. Штильмарком (1959). К осени 1975 г. произошло снижение численности грызунов, поэтому осенью не было активного расселения молодняка (в частности самцов).

Важной характеристикой популяции служит и возрастная структура, которой определяется поддержание численности популяции на определенном уровне (Шварц, 1959). Возрастная структура популяции является одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды обитания (Шварц, 1962, 1964).

Истребление населения рыжей полевки привело в последующем при заселении к изменению соотношения возрастных групп. Как видно из табл. 4, при заселении отмечается большая доля полевок 1-й возрастной группы и меньшая (особенно в 1974 г.) — полевок 2-й группы. Летом и осенью 1974 г. в опыте наблюдается больший процент старых полевок (в основном самцов) по сравнению с контролем. Летом 1975 г. это явление не повторилось, а осенью старые полевки отсутствовали вообще. Характерно, что осенью 1975 г. в опыте преобладали сеголетки старших возрастных групп (1-й и 2-й). Продление жизни грызунов на вновь заселяемых участках отмечено и польскими учеными (Анджеевски, Вроцлавек, 1962), Осенью 1974 г. в опыте было больше молодых последней возрастной группы, чем в контроле и опыте 1975 г. Это объясняется высокой численностью полевок осенью 1974 г.

После истреблений в условиях разреженной плотности происходит интенсивное размножение и в основном за счет молодых самок (см. табл. 3). В 1974 г. в опыте участвовало в раз-

Средняя величина помета (по эмбрионам и пятнам) у рыжей полевки на опытном и контрольном участках

		Опыт		Контроль					
Возрастная группа	Лими- ты			Лими- Средняя вели ты чина помета		n			
1974 г. (июнь)									
Старые	5—8	6,2 5,7	4 16	5—8 5—7	6,4 6,0	16 5			
1975 г. (июнь)									
Старые	7 4—8	7 6,2	1 21	5—8 4—6	6,6 5,0	4 12			

множении 64,0% молодых самок, а в контроле — 5,3%; в 1975 г. соответственно 91,3 и 33,3%. Последняя цифра объясняется более ранними сроками начала размножения полевок, что в свою очередь подтверждается высоким процентом самок с плацентарными пятнами.

При сравнительно одинаковой средней величине помета у старых полевок в опыте и контроле, у молодых полевок 1-ой группы в опыте летом 1975 г. отмечается большая средняя величина помета (табл. 5).

В июне 1974 г. в опыте 18,6% молодых размножавшихся самок были беременны вторично, в контроле этого не отмечалось. Осенью (1 октября)в опыте из шести старых самцов было отловлено три с развитыми семенниками, а из четырех молодых самок (1-ой, 2-ой и 3-ей групп) у трех в матке наблюдались плацентарные пятна, в то время как в контроле с такими пятнами отмечались среди старых полевок две из четырех, а у молодых — одна из 17. Осенью 1975 г. в опыте из молодых самок участвовали в размножении 11,1, а в контроле — 18,2%, этим также, видимо, объясняется больший процент последней возрастной группы в контроле.

Чтобы полнее выяснить влияние локальных истреблений на физиологическое состояние населения рыжей полевки, мы проследили за изменчивостью веса и длины тела, абсолютного и относительного веса сердца, почки и печени. Индексы внутренних органов служат хорошим показателем физиологического состояния животных (Шварц и др., 1968). Анализ изменчивости этих органов под влиянием плотности популяции лучше проводить в пределах однородных половых и возрастных групп зверьков. Подобный анализ мы провели на перезимовавших

Экстерьерные и интерьерные показатели рыжей полевки на опытном и контрольном участках

T	1974 г	. (июнь)	1975 г. (июнь)		
Показатель	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	

Перезимовавшие самцы

Вес тела, г	$25,66 \pm 1,22$	$25,38 \pm 0,39$	$ 25,13\pm0,64 $	$25,78 \pm 0,94$
Длина тела, мм	$ 103,90\pm1,60 $	$103,10\pm0,90$	$ 103,10\pm1,40 $	$106,10\pm1,90$
Вес сердца, г	$[0,220\pm0,008]$	$[0,237 \pm 0,010]$	$[0,181\pm0,009]$	$0,187 \pm 0,007$
Индекс веса сердца, %	$8,65\pm0,33$	$9,38\pm0,44$	$7,24 \pm 0,43$	$7,26 \pm 0,17$
Вес почки, г	$0,264 \pm 0,014$	$0,283 \pm 0,010$	$0,214 \pm 0,008$	$0,224 \pm 0,019$
Индекс веса почки, %о	$10,29\pm0,36$	$11,14\pm0,39$	$ 8,53\pm0,24 $	$8,70\pm0,68$
Вес печени, г	$1,880 \pm 0,230$	$1,890 \pm 0,060$	$ 2,034\pm0,110 $	$1,714 \pm 0,102$
Индекс веса печени, %	$72,12\pm6,16$	$74,63\pm 2,18$	$ 81,40\pm 5,25 $	$66,56 \pm 3,54$
Колич. зверьков	10	14	9	7,,

Самцы первой генерации

Вес тела, г	$ 18,86 \pm 1,24 $	$15,77 \pm 0,23$	$ 18,49\pm0,61 $	$17,41 \pm 1,46$
Длина тела, мм	$93,0\pm 2,60$	$86,90\pm0,70$	$93,60\pm1,30$	$94,0 \pm 4,42$
Вес сердца, г	$0,174 \pm 0,015$	$0,151 \pm 0,003$	$0,121 \pm 0,005$	$0,138\pm0,009$
Индекс веса сердца, %	$9,23 \pm 0,48$	$9,56\pm0,22$	$6,56\pm0,38$	$7,85\pm0,15$
Вес почки, г	$0,204 \pm 0,014$	$0,170\pm0,004$	$0,168 \pm 0,01$	$0,155\pm0,003$
Индекс веса почки, %о	$10,88 \pm 0,56$	$10,77\pm0,25$	$9,08\pm0,33$	$8,98 \pm 0,81$
Вес печени, г	$ 1,421 \pm 0,152 $	$1,114 \pm 0,032$	$1,354 \pm 0,11$	$1,317 \pm 0,041$
Индекс веса печени, %	$ 75,03\pm5,0 $	$70,56 \pm 1,53$	$ 73,29\pm 5,40 $	$76,08 \pm 4,30$
Колич. зверьков	7	19	7	3

Самки первой генерации

Вес тела. г	$ 23,78\pm1,07 $	$ 16,21\pm0,35 $	$ 24,43\pm0,68 $	$25,40\pm0,94$
Длина тела, мм	$98,30\pm1,40$	$86,0\pm1,0$	$99,75 \pm 1,66$	$104,80\pm1,05$
Вес сердца, г	$ 0,197\pm0,012 $	$0,156 \pm 0,004$	$0,148 \pm 0,004$	$0,161 \pm 0,003$
Индекс веса сердца, %				$6,39 \pm 0,22$
Вес почки, г	$[0,239\pm0,017]$	$0,182 \pm 0,006$	$[0,211\pm0,017]$	$0,235\pm0,006$
Индекс веса почки, %о	$9,90\pm0,40$	$11,21\pm0,24$	$ 8,68 \pm 0,71 $	$9,37 \pm 0,44$
Вес печени, г	$1,965 \pm 0,161$	$1,161 \pm 0,047$	$ 2,360\pm0,187 $	$2,120 \pm 0,064$
Индекс веса печени, %	$81,84 \pm 3,81$	$71,48 \pm 2,09$	$ 96,85\pm5,91 $	$84,07 \pm 3,14$
Колич. зверьков	11	27	8	10

самцах (табл. 6), на молодых самцах и самках первой генерации (табл. 7) и самцах и самках (3-й, 4-ой групп) осенней популяции (см. табл. 7).

Анализ физиологического состояния полевок разных возрастных и половых групп не показал существенных различий, за исключением молодых самок 1-ой группы (в опыте летом 1974 г.), отличающихся достоверно от самок такой же возрастной группы в контроле по абсолютным и относительным показателям (см. табл. 6).

Таким образом, локальные истребления части популяции не приводят к существенным изменениям в ее структуре. Это

Экстерьерные и интерьерные показатели рыжей полевки на опытном и контрольном участках

Показатель	Самцы	Самки	Самцы	Самки						
1974 г. (сентябрь — октябрь)										
Вес тела, г	$\begin{array}{c} 17,44 \pm 0,69 \\ 89,8 \pm 0,50 \\ 21 \end{array}$	$\begin{array}{c} 17,49 \pm 1,06 \\ 89,7 \pm 0,98 \\ 10 \end{array}$	$\begin{array}{c c} 17,99 \pm 0,26 \\ 91,1 \pm 0,68 \\ 17 \end{array}$	$18,12 \pm 0,62 \\ 88,9 \pm 0,49 \\ 13$						
	1975 e.	(октябрь)								
Вес тела, г	$87,5\pm0,87$ $0,122\pm0,004$ $7,71\pm0,37$ $0,128\pm0,006$ $8,09\pm0,35$ $0,970\pm0,087$	$\begin{array}{c} 87,6\pm0,58\\ 0,111\pm0,003\\ 7,05\pm0,22\\ 0,130\pm0,005\\ 8,21\pm0,28\\ 0,985\pm0,028 \end{array}$	$87,1\pm0,84$ $0,122\pm0,004$ $7,69\pm0,23$ $0,141\pm0,006$ $8,61\pm0,18$ $1,077\pm0,037$	$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$						

наглядно иллюстрирует мысль, высказанную С. С. Шварцем (1969) о том, что популяция обладает способностью поддерживать относительное постоянство своего состава несмотря на очень резкие колебания численности.

При локальных истреблениях производится воздействие главным образом на пространственную структуру популяции. Проведенное исследование показало, что дератизация небольших лесных участков на сплошных массивах малоэффективна, так как приводит лишь к кратковременному снижению численности и незначительному изменению структуры населения грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

Анджеевски Р., Вроцлавек Х. Попытка анализа процессов, происходящих при заселении мелкими грызунами облавливаемого участка — Вопросы экологии, т. 6. М., «Высшая школа», 1962.

Аристова В. А. Особенности использования территории красной полевкой в лесах южной части Кировской области. — Фауна и экология грызунов, вып. 9. М., Изд-во МГУ, 1970.

Большаков В. Н., Соломин Н. Н. К характеристике и динамике численности мышевидных грызунов на территории природного очага уральской геморрагической лихорадки в Удмурской АССР.—Материалы 3-го совещания по естественно-историческому и экономико-географическому районированию СССР для целей сельского хозяйства. М., Изд-во МГУ, 1959, с. 109—110. Вашков В. И., Вишняков С. В., Полежаев В. Г., Тощигин Ю. В., Туров И. С., Борьба с грызунами в городах и населенных

пунктах сельской местности. М., «Медицина», 1974.

Гладкина Т. С. Некоторые закономерности восстановления численности малого суслика на территории, обработанной зерновыми приманками с фосфидом цинка. Биологические основы борьбы с грызунами. М., Изд-во М-ва сельского хоз-ва СССР, 1958.

Дмитриев П. П., Лобачев В. С. Восстановление численности больших песчанок (Rhombomys opimus) после их истребления на севере Приараль-

ских Каракумов. — Зоол. ж., 1973, т. 52, № 7.

Дубянский М. А. Некоторые особенности заселения большими песчанками очищенных от них территорий в Приаральских Каракумах.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, вып. 4. Евдокимов Н. Г. Численность рыжей полевки в Удмуртии (1974—

1975 гг.). — Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976.

Климченко И. З., Найден П. Е., Мехтиев Г. И., Емельянов П. Ф. и др. Влияние работ по истреблению песчанки Виноградова на структуру ее популяции. — Экология, 1972, № 5.

Кошкина Т. В., Окулова Н. М., Аристова В. А. Территориальные отношения у грызунов и роль их в регуляции численности. — Современные

проблемы териологии. М., «Наука», 1972.

Кубанцев Б. С. Условия существования и пол у млекопитающих. — Уч.

зап. Волгоград. пед. ин-та, 1964, вып. 16.

Наумов С. П., Гибет Л. А., Шаталова С. П. Динамика полового состава при изменении численности млекопитающих.— Ж. общ. биологии, 1969, т. 30, № 6.

Никитина Н. А. О постоянстве использования территории грызуна-

ми. — Фауна и экология грызунов, вып. 9. М., Изд-во МГУ, 1970.

Панина Т. В., Мясников Ю. А. Динамика численности и размножение рыжих полевок в природных очагах ГЛПС в Тульской области. — Зоол. ж., 1960, т. 39, № 11.

Поле С. Б. Экологическая и морфофизиологическая характеристика серого сурка в популяциях с различной плотностью населения в Среднеазиат-

ском горном очаге чумы. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1974.

Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Вишняков С. В., Марцинкевич Ч. И., Мясников Ю. А., Тощигин Ю. В., Горбунов М. А., Клуг Л. С. Зоологические наблюдения в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС) г. Уфы в связи с проблемой дератизации. Труды Ин-та полиомиэлита и вирусных энцефалитов, т. 19. М., Изд-во АН СССР, 1971.

Соломин Н. Н. Уральская геморрагическая лихорадка.— Сборник научных работ по природно-очаговым и кишечным инфекциям на Урале. Сверд-

ловск, 1957.

Стогов И. И. К вопросу о скорости восстановления численности больших песчанок после их истребления.— Материалы научн. конференции по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1963.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок. — Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.,

Изд-во МГУ, 1970.

Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья. — Фауна и экология грызунов, вып. 10. М., Изд-во МГУ, 1971.

Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.—

Труды Урал. отд. МОИП, вып. 2.Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих. — Во-

просы экологии, т. 6. М., «Высшая школа», 1962, с. 165—167.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции.— Современные проблемы изучения динамики численности по-пуляций животных. М., Изд-во АН СССР, 1964.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных поэвоночных. Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, вып. 58. Свердловск, 1968, с. 1—386.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. — Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, вып. 65. Свердловск, 1969.

Штильмарк Ф. Р. Изучение при помощи меченья динамики заселения мышевидными грызунами небольших участков леса после их обработки фосфидом цинка. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 59, вып. 2.

Яковлев М. Г. О размножении песчанок после снижения их численности в результате истребительных работ.— Грызуны и эктопаразиты. Саратов,

1968.

Beck A. M., Vogl J. The effect of spring burning on rodent population in a brush prairie, Savanna.— J. Mammal., 1972, vol. 53, N 2.

Hooven E. F. Response of the Oregon Creeping vole the clearcutting

of a Douglas-fir forest.—Northwest Sci., 1973, vol. 47, N 4.

Krefting L. W., Ahlgren C. E. Small mammals and vegetation changes after fire in a mixed conifer-hardwood forest.—Ecology, 1974, vol. 55, N 6.

Sims P. H., Buckner Ch. H. The effect of clear cutting and burning of Pinus banksiana forests on the populations of small mammals in southe-

astern Manitoba. — Amer. Mid. Natur., 1973, vol. 90, N 1.

Stout J., Farris A. L., Wright V. L. Small mammal populations of an area in northern Idaho severely burned in 1967.—Northwest Sci., 1971, vol. 45, N 4.

Л. П. ШАРОВА

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕМЛЕРОЕК ПОЙМЫ р. САКМАРЫ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

Землеройки — одна из широкораспространенных и многочисленных групп в различных биоценозах Урала (Кириков, 1935; Шварц, 1955, 1962; Долгов и др., 1968; Шарова, 1975; Шарова, Мельников, 1976), однако биология их в этом регионе изучена недостаточно. Практически отсутствуют работы по экологии малой бурозубки, в частности, по динамике размножения, количеству генераций, числу пометов, возрастной структуре популяции.

Материал собран нами в июне — июле 1974 г. и в мае — сентябре 1976 г. в пойме р. Сакмары Оренбургской области.

В пойме р. Сакмары биотоп с густой растительностью, сильной захламленностью растительными остатками из-за разливов реки во время весеннего паводка (Большаков, Васильев, 1975).

Всего отработано 1091 канавко-суток и добыто 987 зверьков, из них 410 землероек. Доля землероек (в процентах), а также их относительная численность (количество зверьков на 100 канавко-суток) по годам вычислялись от общего улова животных в канавки длиной 50 м (Юдин, 1962). Возраст землероек (взрослые и молодые) определялся по степени стертости зубов, наличию гребней и швов на черепе и т. д. (Попов и др. 1950; Дунаева, 1955; Шварц, 1955; Юдин, 1962; Ивантер, 1975).

В пойме Сакмары обитает пять видов землероек: обыкновенная бурозубка (Sorex araneus L.), малая бурозубка (S. minutus L.), арктическая бурозубка (S. arcticus Ker.), водяная кутора (Neomis fodiens P.), белобрюхая белозубка (Croicidura leucodon Hermann).

Важно отметить, что годы, предшествующие сравниваемым выборкам (1974—1976 гг.), существенно отличались по климатическим условиям: 1973 г. — обычный для этого района, 1975 г. — год интенсивной засухи.

Численность землероек от улова зверьков на $100~\kappa$ анавкосуток снизилась в $1976~\rm r.~(22,3~\rm sks.)$ по сравнению с $1974~\rm r.~(106,5~\rm sks.)$ в пять раз (табл. 1). Водяная кутора в пойме—

Соотношение видов землероек поймы р. Сакмары Оренбургской области в пробах 1974 и 1976 гг.

	Колич, землероек							
Вид	Экз.	% от об- щего числа	Экз. на 100 ка- навко-су- ток	Экз. % от общего числа		Экз. на 100 ка- навко-су- ток		
	1974 г.			1976 г.				
Sorex araneus	107 54 49 1	50,7 25,6 23,2 0,5	54,7 27,1 24,6 0,5	69 82 44 — 4	34,7 41,2 22,1 —	7,7 9,7 5,3 — 0,4		
Итого	211	100	106,5	199	100	22,3		

обычный вид. Ее доля по годам колеблется незначительно. Жизнь этого вида тесно связана с водной средой, и засуха 1975 г. не оказала на нее существенного влияния. Арктическая бурозубка и белобрюхая белозубка — редкие для этого района виды (0,5 и 2%), обыкновенная и малая бурозубки — доминирующие виды. Доля обыкновенной бурозубки в 1976 г. уменьшилась по сравнению с 1974 г. в 1,5 раза, а доля малой бурозубки на столько же возросла. Такое колебание мы объясняем разной степенью выживания в засушливый год. По мнению Б. С. Юдина (1962), малая бурозубка предпочитает более сухие биотопы, поэтому, можно предполагать, она легче перенесла засуху.

МАЛАЯ БУРОЗУБКА

Известно, что малая бурозубка— немногочисленный вид. В Зауралье за пять лет добыто 17 зверьков (Шварц, 1955), на Ямале и Приполярном Урале за 10 лет— около 100 черепов (Шарова, Большаков, 1976). В Карелии этот вид составляет 11% от числа землероек (Ивантер, 1975), но в Западной Сибири от 1,1 до 43,5% (Юдин, 1962).

В пойме р. Сакмары малая бурозубка составляла 25,6—

41,2% от землероек (см. табл. 1).

Структура популяции малой бурозубки показана в табл. 2. В июньской — июльской выборках 1974 г. значительно преобладают прибылые зверьки (73; 89,5%). На такое соотношение прибылых и перезимовавших особей указывал Э. В. Ивантер (1975) у карельских землероек и С. С. Шварц (1955) у бурозубок Зауралья. В 1976 г. нами отмечено необычное соотношение молодых и взрослых особей малой бурозубки:

	р. (Сакмар	ы Орен	бургской	области			
Дата	Перези	имовав- не	Прибылые половозрелые		Прибылые неполовозрелые		Итого	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки		
Малая бурозубка								
1974 г.	8*	2			20	7	37	
Июнь	21,6	5,4	-	_	54,1	18,9	100	
**	2				9	8	19	
Июль	10,5	_	_	_	47,4	42,1	100	
1976 г.	14	3		7	4	2	30	
Июнь	46,7	10,0	-	23,3	13,3	$\frac{2}{6,7}$	100	
	4	1	2	7	8	3	25	
Июль	16,0	4,0	8,0	28,0	32,0	12,0	100	
•	1	1	2	10	19	8	41	
Август	2,4	2,4	4,9	24,4	46,3	19,6	100	
Сентябрь	<u> </u>	l _	_	2	5	3	_10	
сентиоры				20,0	50,0	30,0	100	
	Обь	кнов	венна	я бур	озубка			
1974 г.	6	9		1	53	27	96	
Июнь	$\frac{6}{6,3}$	$\frac{9}{9,4}$	_	$\frac{1}{1,0}$	$\frac{55}{55,2}$	$\frac{27}{28,1}$	100	
	3	4		1,0	56	40	104	
Июль	2,9	3,8	_	1,0	53,8	38,5	100	
1976 г.	3	5		4	17	11	40	
Июнь	$\frac{3}{7,5}$	12,5	-	10,0	42,5	27,5	100	
	1	2		3	11	2,,0	19	
Июль	5,3	10,5	-	15,8	57,9	10,5	100	
	1	2		·	19	8	30	
Август	3,3	6,7	_	_	63,3	26,7	100	
Courage	_	_		1	3		4	
Сентябрь		_		25,0	75,0		100	

[•] В числителе — количество, экз.; в знаменателе — то же, % от общего числа.

в выборке за июнь преобладали взрослые зверьки (56,7%), в июле — сентябре процент прибылых зверьков увеличивался (соответственно 80,0; 95,1 и 100%), а перезимовавших уменьшался в результате их естественного отхода. В июне — июле 1974 г. преобладали молодые самцы (54 и 47% против 18,9 и 42,1). Эти данные согласуются с литературными (Снегиревская, 1947; Pucek, 1959; Долгов и др., 1968).

В июне 1976 г. в группе прибылых в соотношении самцов и самок прослеживалась несколько необычная картина: самок (29,9%) в два с лишним раза больше, чем самцов (13,3%), а в последующих выборках их соотношение близко к 1:1 (см. табл. 2). У взрослых особей малой бурозубки в выборках за два года, как и обычно, преобладали перезимовавшие самцы (см. табл. 2).

Собранный материал позволил нам более детально проанализировать динамику полового созревания молодых в популяции, сроки их выхода и расселения.

Известно, что половое созревание землероек в год рождения — редкое явление. Об отсутствии или редких случаях (до 5%) полового созревания самок-сеголеток малой бурозубки свидетельствуют данные по Англии Брембелла (Brambell, 1935), по Польше Пуцека (Pucek, 1959), по средней Сибири Н. Ф. Реймерса (1966). Однако для обыкновенной бурозубки размножение самок-сеголеток в сезон рождения — явление более частое. Оно отмечено у бурозубок Приполярного (30%) и Среднего (от 16 до 48%) Урала (Шварц, 1959; Долгов и др. 1968), Казахстана (38%; Карасева, Ильенко, 1960). Имеются сообщения об участии в размножении прибылых самок обыкновенной бурозубки из Западной и Восточной Сибири (Юдин, 1962; Реймерс, 1960), Башкирии (Снегиревская, 1947), Ленинградской области (Айрапетьянц, 1970) и Германии (Stein, 1961), но количественные данные авторами не приводятся. В Карелии прибылые землеройки не размножаются (Ивантер, 1975). По мнению большинства авторов самцы сеголетки становятся половозрелыми исключительно после зимовки. Причины полового созревания сеголетков могут быть разные, и это явление имеет место не каждый год.

С. С. Шварц (1955) предполагал, что действие пониженных температур во время выхода и расселения молодняка обыкновенной бурозубки в годы с ранним наступлением весны вызывало раннее созревание самок. Для установления половозрелости прибылых проводились исследования полового цикла самок малой бурозубки (Кабак, 1945). Результаты анализа показали, что в 1976 г. в стадии эструса (когда происходит нормальное спаривание) количество зверьков, включая прибылых беременных, составляло, %: в июне — 23,3, в июле — 28, в августе — 24,4, в сентябре — 20. В 1974 г. созревания самок сеголеток малой бурозубки не обнаружено.

Таблица 3 Вес семенников самцов малой и обыкновенной бурозубок поймы р. Сакмары Оренбургской области, 1976 г.

		Перезимовавшие				Прибылые				
Памадаль					приомяме					
Показатель	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Июнь	Июль	Август	Сентябрь		
Малая бурозубка										
Вес тела, г	1	ı	l	1	1	1	1	1		
n	13	3	1	_	3 2,35—2,5 2,42±0,05	10	18	5		
lim	3,57—5,02	3,75—4,44	3,76		2,35—2,5	2,27-4,43	2.08-4.15	2,14-2,66		
$M \pm m$	$4,07\pm0,10$	$4,20\pm0,28$	3,76		$2,42\pm0,05$	$2,93\pm0,26$	2.83 + 0.11	$2,35\pm0,10$		
Вес семенника, мг						, _ ,		2,00 ± 0,10		
n	13	3	1		3	9	14	5		
lim	35,0-69,0	36,0-62,0	17,0	_	2,0—8,0	2,0-48,0	1,0-60,0	1,0-1,0		
$M \pm m$	$48,9\pm1,98$	$50,7 \pm 9,4$	17,0	-	3 2,0—8,0 3,67±2,68	16,44±6,13	$9,64 \pm 5,69$	1,0		
		Обыкн	овенна	я буроз	убка			•		
Вес тела, <i>г</i>	1	l	ı	ŀ	1	1	1	1		
n	3	1	1		14	11	16	2		
lim	8,85—10,7	10,7	9,96		14 5,5—8,55 6,97±0,25	5.91—9.62	6.03—10.59	6 1_7 68		
$M \pm m$	10,36	10,7	9,96		6.97 + 0.25	8.61 ± 0.32	7.29 ± 0.29	6 69		
Вес семенника, мг]	·	Ì			0,01	1,20 0,20	0,00		
n	3	1		_	14	11	12	4		
lim	106,0—146,0	109,0	-	-	4,0-30,0	14,0-96.0	1,0-38,0	1,0—1,0		
$M \pm m$	120,3	109,0	_	_	$14,6\pm 2,24$	$49,5\pm6,69$	5,83+3,1	1,0		
					14 4,0—30,0 14,6±2,24					
	ı	l	l	l	1					

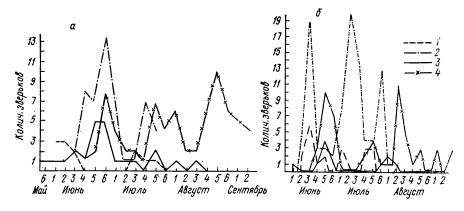
О состоянии семенников самцов малой бурозубки в пойме р. Сакмары в 1976 г. свидетельствуют данные табл. 3. В июне — июле абсолютный вес семенника перезимовавших особей при среднем весе тела колеблется незначительно. В начале августа добыт последний перезимовавший зверек с меньшим весом семенника (17 мг). Это свидетельствует о падении интенсивности размножения перезимовавших самцов.

Сравнение веса семенника прибылых зверьков в месячных выборках показало, что наименьшая средняя величина их в период выхода из гнезда в июне (3,67 мг) и в сентябре (1 мг). Больщая изменчивость в весе семенников наблюдается в июльской (2—48 мг) и в августовской (1—60 мг) выборках. В июле добыт один, а в августе два прибылых самца с весом тела (4,43; 4,15 и 3,41 г) и весом семенников (48, 60 и 56 мг) взрослых животных.

Таким образом, в 1976 г., по крайней мере отдельные особи из числа молодых самцов первого помета, достигли половой зрелости и, возможно, принимали участие в размножении. Косвенным подтверждением этому могут служить прибылые беременные самки, добытые в сентябре (в августе добыт только один перезимовавший самец и то с семенниками, носящими следы явного прекращения сперматогенеза). За все годы наших исследований подобного явления не наблюдалось; более того, случаев созревания самцов какого-либо вида бурозубок не отмечается во всей известной нам по этой группе животных литературе.

Все пять перезимовавших самок, добытых в 1976 г., размножались. Эмбрионы (11—12) были обнаружены только у двух из них. У кормящих самок плацентарные пятна не выявлены (известно, что у землероек они рассасываются еще до окончания лактации (Brambell, 1935). У добытой самки в 1974 г. было девять эмбрионов. Даже по такому показателю можно в выборках за два года судить о том, что численность помета этого вида в районе наших исследований выше, чем в других: в Карелии, по данным Т. В. Ивантер (1966), среднее число на самку — 5,9, в Западной Сибири — 8 (Юдин, 1962).

На рисунке показана динамика отлова прибылых и перезимовавших зверьков по пятидневкам. На рисунке можно выделить три периода наиболее интенсивной встречаемости молодняка в 1976 г. Сопоставим эти сроки с имеющимися у нас данными о ходе размножения вида. Первая кормящая самка добыта 31 мая. Если учесть, что период вскармливания молодняка равен 20—25 дням (Юдин, 1962), то выход молодых зверьков должен происходить в конце июня, что совпадает с первым пиком на графике. Очевидно, этот пик соответствует выходу молодняка первой генерации. Затем, с первой по четвертую пятидневки июля, наблюдается спад. 2 июня добыта перезимовавшая самка на начальной стадии беременности,



Динамика отлова перезимовавших $(1-1974~{
m r.},~3-1976~{
m r.})$ и прибылых $(2-1974~{
m r.},~4-1976~{
m r.})$ особей малой (a) и обыкновенной (b) бурозубок в пойме р. Сакмары Оренбургской области.

19 июня — с крупными полностью сформированными эмбрионами (вес эмбриона около 130—140 мг), 24 июля — кормящая перезимовавшая, 2 августа — беременная прибылая самка. Сопоставляя эти данные, можно предположить, что второй пик уловов связан с выходом молодняка второго помета перезимовавших самок и вступлением части прибылых в размножение. Косвенное подтверждение последнему — результаты анализа эстрального цикла молодых самок в июне. Двувершинность этого пика уловов, вероятно, обусловлена неблагоприятными погодными условиями в середине периода. Можно предположить, что последний пик уловов в конце августа — результат выхода третьих пометов перезимовавших самок и, возможно, второго помета молодых. Исходя из приведенных можно предположить, что перезимовавшие самки малой бурозубки в сезон размножения в районе наших исследований приносят три помета. По литературным данным (Снигиревская, 1947; Дунаева, 1955; Юдин, 1962; Ивантер, 1975), у малой бурозубки отмечается не более двух пометов. Возможно, что отмеченные нами три генерации - следствие интенсивного восстановления численности после сильной засухи предыдущего года.

Известно, что первые пометы обычно бывают меньшей численности. Это же подтверждается и нашими данными об отлове молодых самок с семью — восемью эмбрионами, о чем уже упоминалось. Учитывая, что первая молодая беременная самка была добыта 2 августа, можно предположить, что некоторая часть прибылых самок успевает принести по два помета. Последняя прибылая самка с семью эмбрионами отловлена 7 сентября. Это обстоятельство заслуживает особого внимания, во-первых, как свидетельство полового созревания самцов,

во-вторых, того, что при благоприятных условиях генеративный период этого вида может быть значительно продлен за счет участия в размножении молодых самок.

ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА

Обыкновенная бурозубка в пойме р. Сакмары — доминирующий вид среди мелких млекопитающих (Шарова, Мельников, 1976). Ее численность значительно колеблется (см. табл. 2).

По результатам отловов во всех выборках обыкновенной бурозубки (июнь — июль 1974 г. и июнь — сентябрь 1976 г.) преобладали прибылые особи (см. табл. 2). Эти данные близки к имеющимся в литературе для Московской области (Дунаева, 1955), Западной Сибири (Юдин, 1962), Карелии 1975) и Польши (Рисек, 1959). Однако, по сведениям В. А. Долгова и других (1968) для Среднего Урала, доля перезимовавших бурозубок в весенне-летних отловах гораздо выше — от 36,4 до 63%. У перезимовавших зверьков наблюдается преобладание самцов (Stein, 1961; Снигиревская, 1947; Дунаева, 1955; Ивантер, 1975). По нашим данным, в пойме р. Сакмары у обыкновенной бурозубки в июне — июле 1974 г. и в июне — августе 1976 г. существенно преобладали самки (см. табл. 3). Можно предположить, что смертность самцов у этого вида в период засухи была выше. У прибылых особей в июне и в июле 1974 г. самцов несколько больше, чем самок (55,2% и 53,8%) соответственно), что является обычным (Юдин, 1962; Ивантер, 1975, и др.). В 1976 г. преобладание самцов в группе прибылых выражено резче.

Вес семенников самцов обыкновенной бурозубки показан в табл. 3, из которой видно, что размножающиеся перезимовавшие самцы во всех выборках единичны: в июне — три, в июле — один, в августе — один. Вес семенников всех добытых особей свидетельствует об их половой активности. Средний вес семенника прибылых самцов первой генерации в июне равен 14,6 мг. Однако уже в июле он в первой генерации составил 49,5 мг при максимуме 96 мг. Это совершенно несвойственно землеройкам; у прибылых самцов в течение лета их рождения не отмечается существенного увеличения веса семенников. Кроме того, вес семенников у нескольких молодых самцов (50, 56, 57, 66, 73 и 93 мг) близок к таковому у перезимовавших, что позволяет предположить, что они достигли полового созревания.

Известно, что самцы обыкновенной бурозубки в сезон рождения не достигают половой зрелости и не участвуют в размножении (Шварц, 1959, 1962; Stein, 1961; Межжерин, 1961; Юдин, 1962; Ивантер, 1975). По сведениям Э. В. Ивантера (1975), в Карелии зафиксировано два случая увеличения веса семенников (11 и 94 мг) прибылых самцов обыкновенной бурозубки, добытых в июле — августе; но гистологический анализ

показал отсутствие сперматогенеза у самцов с наиболее крупными семенниками. У землероек Зауралья, из 10 исследованных в июне — июле прибылых особей, только у одного самца размеры семенников и добавочных половых желез были такими же, как у перезимовавших (Шварц, 1955).

Нами не проводились исследования на сперматогенез, поэтому мы не можем говорить о половозрелости самцов даже с самыми крупными из этой группы семенниками. Однако даже в этом случае, данное явление совершенно необычно.

В пойме р. Сакмары первые пометы перезимовавших самок появляются, очевидно, в конце мая. Первая кормящая самка добыта в 1974 г. 7 июня, а в 1976 г. — 31 мая. То обстоятельство, что первые добытые кормящие самки и в 1974 г., и в 1976 г. имели наибольший вес из всех зверьков этой группы, подтверждают данные Боровского и Денеля (Borowski, Denel, 1952) о том, что в начале репродуктивного сезона размножаются более старые особи первых пометов прошлого года.

В конце июня 1974 г. и в конце второй декады июня 1976 г. добыты кормящие перезимовавшие самки уже с меньшим весом тела (9,59—10,4 г), зубы их стерты сравнительно меньше, что позволяет отнести их к поздним пометам прошлого года.

Среднее число эмбрионов у зимовавшей самки в выборках 1974 г. равно девяти (8—10). В 1976 г. добыты только рожавшие самки, а число плацентарных пятен у кормящих определить невозможно (Дунаева, 1955). Плодовитость прибылых самок обыкновенной бурозубки в выборках 1976 г. по сравнению с 1974 г. выше (10—11, против 5—10).

Для выяснения числа генераций и числа пометов у обыкновенной бурозубки попытаемся проанализировать динамику отлова в 1974 и в 1976 гг. (см. рисунок). В 1974 г. зафиксировано три пика численности молодых зверьков, а в 1976 г. — два. Первый пик численности молодых приходится в 1974 г. на вторую пятидневку июня, что, вероятно, соответствует выходу и расселению первой генерации, второй — на первую и третью пятидневки июля, что, видимо, соответствует времени выхода молодняка вторых пометов. Последний третий пик приходится на конец июля и начало августа. Возможно, это совпадает с выходом молодняка третьих пометов. Однако небольшой разрыв между вторым и третьим пиком и его непродолжительность не позволяют говорить об этом с полной уверенностью.

У обыкновенной бурозубки за генеративный период перезимовавшие самки приносят два — три помета (Снигиревская, 1947; Попов, 1960; Юдин, 1962; Шварц, 1962; Ивантер, 1975).

В 1976 г. первый пик молодняка приходится в отловах на вторую половину июня, что, очевидно, соответствует выходу молодняка первой генерации. Затем число молодых в отловах заметно возрастает в середине августа. Размеры и вес тела добытых молодых животных в это время равны только что

вышедшим из гнезда. Вероятно, это молодняк от вторых пометов перезимовавших и, возможно, молодых самок. То, что в отловах до окончания полевых работ (до 10 сентября) продолжал попадаться молодняк очень мелких размеров, свидетельствует о растянутости размножения, что, вероятно, связано с растянутым половым созреванием молодых самок.

По результатам анализов среди молодых в 1974 г. половозрелых самок не обнаружено. Однако из их числа добыто две беременных самки. В 1976 г. в июне половозрелые самки среди прибылых составляли 26,7% (четыре из пяти), в июле — 60% (три из пяти). Несмотря на сравнительно небольшой материал, можно с уверенностью сказать, что участие прибылых самок в сравнении было значительно выше, чем в 1974 г. Очевидно, как и у малой бурозубки, это вызвано резким снижением численности под влиянием засухи 1975 г.

Таким образом, динамика численности в 1976 г. заметно отличалась от таковой в 1974 г., причем, как и у малой бурозубки, возросла роль прибылых самок в восстановлении численности популяции.

выводы

- 1. После засухи 1975 г. численность землероек в пойме р. Сакмары снизилась в пять раз по сравнению с 1974 г.
- 2. В 1976 г. у бурозубок наблюдалась необычная для этих видов возрастная структура популяции: у малой бурозубки в июне перезимовавшие особи составляли больший процент, чем прибылые, причем самцов было почти в пять раз больше. У молодняка первых пометов этого вида резко преобладали самки. У обыкновенной бурозубки с июня по август среди перезимовавших особей 2/3 приходилось на самок.
- 3. Отмечено массовое созревание молодняка в год рождения 1976 г., что совершенно необычно для бурозубок в этом регионе. Установлено для малой бурозубки, что половозрелых самок в июне было 53,8%, в июле 38,8%, в августе 27,0%, в сентябре 20,0%; для обыкновенной бурозубки в июне 12,5%, в июле 18,7%, в сентябре 25% (от добытых прибылых). Достижение некоторыми прибылыми самцами размера и веса вэрослых животных наряду с увеличением семенников (в отдельных случаях достигших размера взрослых зверьков) позволяет предположить, что они тоже созрели.

ЛИТЕРАТУРА

Айрапетьянц А. Ф. Насекомоядные и грызуны.— Звери Ленинградской области. Л., Изд-во ЛГУ, 1970.
Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.—Популяционная изменчивость животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 96. Свердловск, 1975.

Долгов В. А., Чабовский В. И., Шилова С. А., Эффон К. И. Некоторые вопросы экологии бурозубок (Mammalia, Sorex) и их значение в очагах клещевого энцефалита. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, вып. 73, № 6.

Дунаева Т. Н. К изучению биологии размножения обыкновенной буро-

зубки (Sorex araneus L.) — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1955, вып. 6.

Ивантер Т.В. К изучению малой бурозубки (Sorex minutus L.).— Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1966 (Ин-т биологии Карел. фил. AH CCCP).

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих Северо-Запада СССР. Л., «Наука», 1975. Кабак Я. М. Практикум по эндокринологии. М., «Сов. наука», 1945.

Карасева Е. В., Ильенко А. И. К изучению биологии и географического распространения землероек в северном Казахстане. Труды Ин-та зоологии АН Казах. ССР, вып. 13. Алма-Ата, 1960.

Кириков С. В. Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья

на их южной разграничительной линии.— Зоол. ж., 1935, т. 16, вып. 3.

Межжерин В. Н. Особенности экологии бурозубок землероек (Soricidae) и их динамика численности в Лесостепи и Полесье Украины. Автореф. канд. дисс. Киев, 1961.

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

(Казан. фил. АН СССР).

Попов В. А., Воронов Н. П., Кулаева Т. М. Очерки по экологии землероек (Soricidae) Раифского леса (Татарская АССР). — Изв. Казах. фил. АН СССР, 1950, вып. 3.

Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сиби-

ри. М.— Л., 1966.

Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике.— Труды Башкир.

гос. заповедника, вып. 1. М., 1947. Шарова Л. П. Видовой состав и популяционная изменчивость землероек (род Sorex) степных боров Зауралья и Казахстана.— Популяционная изменчивость животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН

СССР, вып. 96. Свердловск, 1975.

Шарова Л. П., Большаков В. Н. Коллекции млекопитающих зоо-логического музея ИЭРЖ УНЦ АН СССР — Информационные материалы зоологического музея Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976.

Шарова Л. П., Мельников А. В. О численности и структуре по-

пуляций обыкновенной бурозубки Оренбургской области. — Там же.

Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. — Зоол. ж.,

1955, т. 34, вып. 4.

Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.—

Труды Урал. отд. МОИП, вып. 2. Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения. Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 29. Свердловск, 1962.

Юдин Б. С. Экология бурозубок (род Sorex). Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Труды Сиб. отд. АН СССР, 1962,

вып. 8.

Borowski S., Denel A. Materialy do biologii Soricidae.— Ann. Univ.

M. Gurie-Sklod., 1952, vol. 7, N 6.

Brambell R. Reproduction in the common shrew (S. araneus L.) — Ph. Tr. Lond., Sec. B., 1935, vol. 225, N 518.

Denel A. Badania nad rodzajen Sorex L.— Ann. Univ. M. Gurie — Skłod.,

1949, vol. 4, N 2.

Pucek Z. Some biological aspects of the sex-ratio in the common shrew (Sorex araneus L.) - Acta teriol, 1959, vol. 3, N 4.

Stein G. H. Bezienhungen zwischen Bestandsdichte und Vermehrung, bei der Weiteren Rotzahunspitzmausen.— Z. Saugetierkunde, 1961, Bd 26, N 1.

популяционная экология и изменчивость животных • 1979

И. М. ХОХУТКИН. А. И. ЛАЗАРЕВА

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МОЛЛЮСКОВ РОДА *BRADYBAENA*

Проблема роста организмов актуальна и имеет многостороннее значение. С экологической точки зрения важна расшифровка той или иной размерно-возрастной структуры популяций, изучение которой часто основывается на признаках, лишь связанных с возрастом, но не позволяющих его точно определять. Тем не менее, возможно использовать такого рода данные для экологических и зоогеографических обобщений (Жадин, 1928; Цветков, 1941; Терентьев, 1970а, 6; Хохуткин, 1971; Fuchs, Käufel, 1936; Rensch, 1932).

Наиболее полные и точные сведения по росту моллюсков содержатся в относительно немногих публикациях (Константинов, 1962; Алимов, 1974; Nomura, 1926; Hamai, 1953; Hadzi, 1965; Wilbur, Owen, 1964; Clarke, 1970; Lutz, 1976). За основу таких исследований принимаются методы изучения так называемых регистрирующих структур или корреляционных зависимостей в размерах раковин. Наряду с этим все чаще производятся прямые наблюдения в природных и лабораторных популяциях (Базикалова, 1934; Сушкина, 1949; Цихон-Луканина, 1965; Левина, 1974; Künkel, 1928; Berry, 1963; Cook, 1965; Frank, 1965; Plummer, 1975; Williamson, 1976, и др.). Иногда прибегают к мечению моллюсков различными способами (обзор работ у А. И. Садыховой, 1976), но в ряде случаев, особенно в природных популяциях, применение этого метода затруднено.

Возникает направление, когда рост изучается в связи с обменом (Винберг, Беляцкая, 1959, и др.). На основе аналогичного подхода разрабатывается метод определения продукционных свойств популяций по их размерной структуре (Голиков, 1970, 1976; Голиков, Меншуткин, 1971). В этих и ряде других работ широко используются методы моделирования.

В настоящей работе изучался рост раковины в лабораторных условиях у двух видов наземных моллюсков *Br. fruticum* (Müll.) и *Br. lantzi* (Lndh.). В первую очередь нас интересо-

	n						
Показатель	1	1,25	1,5	1,75			
l l' h h'	1,69±0,09(7)* 2,12±0,09(4)	$ \begin{array}{c c} 1,82 \pm 0,02(27) \\ 2,33 \pm 0,04(21) \\ \end{array} $	$1,97 \pm 0,008(353)$ $2,54 \pm 0,01(329)$ $1,86 \pm 0,01(47)$ $1,55 \pm 0,02(45)$				
P p	$3,19\pm0,73(3)$	$\begin{array}{c} -1 & -1 \\ 4,75 \pm 0,14(18) \\ 0,92 \pm 0,37(2) \end{array}$	5,68±0,05(294) 1,31±0,09(28)	$6,28\pm0,12(113)$ $1,36\pm0,11(16)$			
			n				
Показатель	2	2,25	2,5	2,75			
l l' h h' P p	$\begin{array}{c} 2,12\pm0,02(113) \\ 2,80\pm0,02(111) \\ 2,02\pm0,03(36) \\ 1,78\pm0,04(36) \\ 7,14\pm0,15(104) \\ 1,92\pm0,39(7) \end{array}$	$2,32\pm0,061(14)$ $2,08\pm0,06(14)$	3,00±0,04(72) 4,13±0,06(70) 2,63±0,10(13) 2,46±0,09(13) 24,1±2,64(12) 4,40±0,00(2)	$\begin{array}{c} 3,39\pm0,08(24) \\ 4,73\pm0,12(22) \\ 3,20\pm0,29(3) \\ 3,23\pm0,58(3) \\ 33,1\pm9,35(3) \end{array}$			
			n				
Показатель	3	3,25	3,5	3,75			
l l' h h' P	$\begin{array}{c} 3,86\pm0,07(25) \\ 5,36\pm0,09(24) \\ 3,43\pm0,18(2) \\ 3,35\pm0,10(2) \\ 43,0\pm0,60(2) \\ 10,5 \end{array}$	4,67±0,15(14) 6,50±0,13(14) 4,17±0,11(4) 3,91±0,12(4) 78,9±11,3(3) 12,3±3,98(3)	5,51±0,13(33) 7,57±0,18(31) 4,42±0,15(17) 4,34±0,16(17) 140±20(17) 22,8±3,73(16)	6,90±0,23(11) 9,35±0,35(11) 5,41±0,19(9) 5,51±0,22(9) 240±30(9) 14,7 (1)			
			n				
Показатель	4	4,25	4,5	4,75			
l l' .h h' P p	$\begin{array}{c} 7,53\pm0,17(14) \\ 10,4\pm0,22(14) \\ 5,79\pm0,15(13) \\ 5,74\pm0,16(13) \\ 290\pm10(13) \\ 39,4\pm4,64(11) \end{array}$	8,30±0,14(24) 11,2±0,17(24) 6,46±0,15(23) 6,27±0,14(23) 390±20 (23) 66,2±20,6(5)	9,74±0,09(92) 13,1±0,11(93) 7,15±0,06(88) 7,10±0,07(88) 620±20(85) 160±20(23)	11,3±0,19(24) 14,8±0,25(25) 8,04±0,13(18) 7,98±0,16(18) 930±50(19) 250±40(10)			

	n							
Показатель	5	5,25	5,5	5,75				
l l' h h' P	12,2±0,18(14) 15,4±0,16(14) 8,25±0,11(13) 8,38±0,14(13) 1040±60(13) 250±20(20)	$\begin{array}{c} 13,5\pm0,32(9) \\ 17,2\pm0,45(10) \\ 9,18\pm0,28(7) \\ 9,69\pm0,27(6) \\ 1440\pm300(6) \\ 340\pm20(29) \end{array}$	$\begin{array}{c} 15,4\pm0,44(5) \\ 19,1\pm0,38(15) \\ 9,40\pm0,07(3) \\ 10,3\pm0,09(3) \\ 2230\pm100(2) \\ 420\pm20(32) \end{array}$	13,6 (1) 16,9 (1) — — —				

Примечание: Здесь и в табл. 2—6 в скобках — количество материала; ρ — показатель для террариумных и природных популяций.

вали взаимоотношения между характером роста и наращиванием оборотов раковины, с одной стороны, и сроками наступления половозрелости— с другой. Эти данные сравнивались с параметрами природных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1973—1976 гг. были сделаны выборки из популяций двух видов (Удмуртская АССР, г. Сарапул и Алма-Атинская обл., г. Алма-Ата и оз. Иссык). Часть взрослых животных помещалась в террариумы. Для этого использовались 30-литровые прямоугольные аквариумы на три четверти заполненные землей. Моллюски откладывали яйца, из которых вылуплялась молодь.

Штангенциркулем с нониусом 0,05 мм по общепринятой схеме (Лихарев, Раммельмейер, 1952) измерялись высота (l) и ширина (l') раковины; высота (h) и ширина (h') устья; на лабораторных технических и микроаналитических весах с ценой деления 10 и 0,01 мг производилось взвешивание моллюсков (P) и их раковин (p). Подсчитывалось число оборотов раковины (n) с шагом в четверть оборота. Рассчитывались средние величины \overline{l} , $\overline{l'}$, \overline{h} , $\overline{h'}$, \overline{P} , \overline{p} и дисперсии (σ) для каждой группы оборотов и для определенного периода времени (t). Производилось вскрытие моллюсков, фиксированных 70°-ным спиртом под микроскопом МБС-1 (8×0 ,6); элементы крупной половой системы Br. fruticum измерялись штангенциркулем.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ

Рост животных в террариумах исследовался в 1974—1976 гг. Отличия в размерах между моллюсками одинаковых оборотных групп и одинаковых временных групп за разные годы недостоверны. Поэтому весь террариумный материал по *Br. fruticum* рассмотрен как одна выборка (табл. 1, 2). На таком же ос-

Размеры и вес $Br.\ fruticum$ из лабораторных популяций в зависимости от продолжительности жизни t

	t, дни							
Показатель	0	20	30	40—50				
l l' h h' P	$ \begin{array}{c cccc} 1,79 \pm 0,02(35) \\ 2,31 \pm 0,04(24) \\ & - \\ 4,53 \pm 0,22(18) \end{array} $	$\begin{array}{c} 2,05\pm0,03(119) \\ 2,71\pm0,02(119) \\ 2,13\pm0,09(3) \\ 1,75\pm0,18(3) \\ 6,53\pm0,10(115) \end{array}$	$\begin{array}{c} 2,65\pm0,04(67) \\ 3,56\pm0,06(67) \\ 2,33\pm0,07(19) \\ 2,07\pm0,07(19) \\ 11,3\pm0,99(29) \end{array}$	3,41±0,10(32) 4,78±0,15(30) — —				
		t. д	ни					
Показатель	60—70	80	90	330				
l l' h h' P	$\begin{array}{c} 3,68\pm0,12(59) \\ 5,13\pm0,18(59) \\ 2,65\pm0,12(22) \\ 2,49\pm0,13(22) \\ 20,0\pm2,82(23) \end{array}$	$4,92\pm0,89(3) \\ 6,48\pm1,35(3) \\ 3,98\pm0,73(2) \\ 3,98\pm0,93(2) \\ 24,9\pm11,5(2)$	6,74±0,40(4) 9,11±0,51(4) — —	$10,8\pm0,31(35) \\ 14,1\pm0,33(35) \\ 7,07\pm0,18(19) \\ 6,86\pm0,17(19) \\ 610\pm50 \qquad (19)$				
		t, д	ни					
Показатель	365	395	430	540				
l l' h h' P	$ \begin{array}{c} 10,0\pm0,22(23) \\ 13,4\pm0,27(23) \\ 7,47\pm0,18(23) \\ 7,35\pm0,14(23) \\ 680\pm50 \end{array} $	$10,1\pm0,26(26) \\ 13,3\pm0,28(26) \\ 7,31\pm0,14(26) \\ 7,36\pm0,14(26) \\ 680\pm50(25)$	$ \begin{array}{c} 10,3\pm 0,24(26) \\ 13,6\pm 0,25(27) \\ 7,46\pm 0,12(27) \\ 7,48\pm 0,13(27) \\ 770\pm 40 \end{array} $	$\begin{array}{c} 11,8\pm0,31(7) \\ 15,1\pm0,17(7) \\ 8,11\pm0,21(7) \\ 8,38\pm0,25(7) \\ 940\pm210 \end{array}$				
		t, 1	цни					
Показатель	690	740	770	835				
l l' h h' P	13,4±0,65(6) 17,4±0,69(6) 8,77±0,24(6) 9,40±0,33(6) 1490±170(6)	12,5 (1) 15,9 (1) 8,40 (1) 8,80 (1) 1170 (1)	$ \begin{array}{c} 13,1\pm0,98(4) \\ 16,6\pm0,70(5) \\ 9,10\pm0,25(2) \\ 9,53\pm0,67(2) \\ 1280\pm500 \end{array} $	14,1±2,00(2) 17,7±1,70(2) 9,35 (1) 10,2 (1)				

Размеры и вес *Br. fruticum* из природных популяций в зависимости от оборотов раковины *n*

Таблица 3

o. cooperat parability							
		n					
Показатель	2,75	3			3,25		
l l' h h' P	3,60 (1) 5,15 (1) 3,40 (1) 2,65 (1)	$5,28\pm0,\ 3,42\pm0,\ 3,41\pm0,$	$3,85\pm0,07$ (4) $5,28\pm0,19$ (4) $3,42\pm0,16$ (4) $3,41\pm0,13$ (4) $40,8\pm3,48$ (4)		48 ± 0.09 (5) 08 ± 0.15 (5) 01 ± 0.15 (5) 70 ± 0.70 (5) 70 ± 0.70 (5) 70 ± 0.70 (5)		
			n				
Показатель	3,5	3,7	5		4		
l l' h h' P	$\begin{array}{c} 5,81\pm0,17\ (16\\ 7,93\pm0,20\ (46\\ 5,02\pm0,14\ (16\\ 4,91\pm0,13\ (16\\ 120\pm10 \end{array})$	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	67 (4) 50 (4)	9, 6, 5,	$53\pm0,16$ (9) $96\pm0,20$ (9) $11\pm0,15$ (9) $92\pm0,10$ (9) 0 ± 20 (9)		
			n				
Показатель	4,25	4,5	4,5		4,75		
l l' h h' P	8,27±0,25 (5 11,0±0,50 (5 7,00±0,24 (5 6,72±0,27 (5 310±40 (5	$ \begin{array}{c cccc} 13,5 \pm 0, \\ 8,13 \pm 0, \\ 7,92 \pm 0, \end{array} $. 26 (31) . 14 (25)	15 9, 8,	$1,1\pm0,03$ (14) $1,4\pm0,28$ (14) $1,4\pm0,21$ (12) $1,4\pm0,26$ (12) $1,4\pm0,26$ (12) $1,4\pm0,26$ (12) $1,4\pm0,26$ (12)		
			ı				
Показатель	5	5,25	5,5		5.75		
l l' h h' P	$\begin{array}{c} 13,2\pm0,14\ (22)\\ 16,9\pm0,21\ (21)\\ 9,11\pm0,18\ \ (9)\\ 9,12\pm0,18\ \ (9)\\ 1200\pm90 \end{array}$	$14,0\pm0,09 (85) 18,2\pm0,13 (82) 9,78\pm0,06 (72) 10,2\pm0,10 (73) 1500\pm50 (72)$	$19,3\pm0,\ 10,2\pm0,\ 10,7\pm0,$	15 (75) 07 (63) 08 (63)	15,8±0,48 (3 19,3±0,56 (3 10,3 (1 10,5 (1 2340 (1		

 $\begin{tabular}{llll} $\sf Tafnuqa$& 4 \\ \begin{tabular}{llll} $\sf Pasmepы u Bec $\it Br. lamtzi us лабораторных популяций в зависимости \\ & ot оборотов раковины $\it n$ \\ \end{tabular}$

	1	n	
Пок азатель	1,5	1,75	2
l l' h h' P p	1,60±0,02 (24) 2,26±0,06 (9) — — — —	1,64±0,04 (13) 2,43±0,22 (3) — — — —	1,75±0,03 (20) 2,83±0,30 (3) ————————————————————————————————————
		n	
Показатель	2,25	2,5	2,75
l l' h h' P p	2,05±0,22 (4) 3,48±0,18 (2) — — —	2,37±0,05 (24) 3,67±0,08 (23) ————————————————————————————————————	2,75±0,09 (8) 4,31±0,12 (7) ————————————————————————————————————
		п	
Показатель	3	3,25	3,5
l l' h h' P p	2,91±0,06 (14) 4,48±0,07 (10) ————————————————————————————————————	$3,42\pm0,08$ (10) $5,14\pm0,05$ (6) $2,89\pm0,02$ (4) $2,65\pm0,09$ (4) $40,4\pm0,32$ (5) $40,6\pm0,80$ (2)	$\begin{array}{c} 3,92\pm0,13\ (20) \\ 5,93\pm0,17\ (18) \\ 3,10\pm0,23\ (3) \\ 3,19\pm0,35\ (3) \\ 53,4\pm8,50\ (2) \\ 22,0 \end{array}$
		n	
			1
Показатель	3,75	4	4,25

				n			
Показатель	4,5	4,75				5	
l l' h h' P p	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	8,02±0,20(16) 10,5±0,19(16) 5,89±0,08(7) 5,94±0,13(7) 360±20 (7)		10 6, 6, 40	31±0,21 (17) 0,9±0,15 (17) 26±0,13 (13) 09±0,16 (13) 0±20 (16) 0±10 (2)		
					ı		
Показатель	5,25		5.5			5,75	
l l' h h' P p	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$		$\begin{array}{c} 10,8\pm0,29(30) \\ 13,7\pm0,27(31) \\ 7,91\pm0,19(27) \\ 7,66\pm0,21(27) \\ 830\pm50 \qquad (32) \\ 520\pm3 \qquad (4) \end{array}$		15 8, 8, 11	$6,1\pm0,58$ (7) $6,6\pm0,47$ (7) $51\pm0,24$ (6) $67\pm0,33$ (6) 10 ± 100 (7) 10 ± 60 (5)	
				n			
Показатель	6		6,25		6,5		6,75
l l' h h' P	$\begin{array}{c} 13,4\pm0,32(8) \\ 16,4\pm0,23(8) \\ 9,23\pm0,21(7) \\ 9,08\pm0,14(7) \\ 1380\pm100(8) \\ 550\pm100(4) \end{array}$	$\begin{array}{c} 14,0\pm0,30(12)\\ 17,2\pm0,35(13)\\ 9,91\pm0,19(12)\\ 9,67\pm0,46(12)\\ 1670\pm110$				910±30 (2)	

новании были усреднены данные за все годы наблюдений из природной популяции этого вида (табл. 3). Аналогичная обработка материала проведена по *Br. lantzi*, где популяции левои правозакрученных форм рассмотрены совместно (табл. 4—6).

Основная цель исследования — сопоставить процесс наращивания оборотов с ходом роста для выявления возможности определения возраста по числу оборотов.

В оптимальных случаях развитие от момента откладки яиц продолжается 26 дней, при колебаниях от 17 до 36 дней; по Кюнкелю (Künkel, 1928), эти пределы составляют 26—50 дней.

На рис. 1 видно, что рост раковины *Br. fruticum* в высоту согласуется с логистической кривой ¹. Вначале, до возраста примерно 90 дней прирост раковины наибольший. Затем, по достижении в среднем высоты 6,80 мм (максимально 7,80 мм), на-

¹ Оформление рисунков произведено А. И. Скачковым.

Таблица 5

Размеры и вес Br. lantzi из лабораторных популяций в зависимости от продолжительности жизни t

			t.)	НИ				
Показатель	0		30	40		110		
l l'	$\substack{1,66 \pm 0,02 (54) \\ 2,38 \pm 0,09 (7)}$		3±0,07(6) 6±0,12(19)	$3,31\pm0,25$ (6) $5,02\pm0,30$ (6)		$\begin{array}{c} 5,92\pm0,84 \ (6) \\ 10,3\pm0,84 \ (3) \end{array}$		
			t, j	цни				
Показатель	140		170			220		
l l'	6,34±0,40(1 8,86±0,43(1		7,16±0, 9,89±0,					
	t, дни							
Показатель	750		770	770		800		
l l' h h' P	11,3±0,60 (1 14,6±0,60 (1 8,31±0,42 (1 8,12±0,45 (1 1010±150 (1	(3) (3) (3)	$12,8\pm0,\\15,9\pm0,\\9,18\pm0,\\9,05\pm0,\\1230\pm17$,63 (9) ,50 (6) ,74 (6)	15 8 8	2.0 ± 0.58 (13) 5.2 ± 0.63 (13) $.97\pm0.37$ (9) $.97\pm0.40$ (9) $.930\pm130$ (13)		
	t,			дни				
Показатель	830			945				
l l' h h' P	15,4± 8,77± 8,50±	$12,4\pm0,55 (12) \\ 15,4\pm0,55 (12) \\ 8,77\pm0,28 (12) \\ 8,50\pm0,42 (12) \\ 1220\pm130 (12)$			$\begin{array}{c} 11,7\pm0,57\ (12)\\ 14,4\pm0,56\ (12)\\ 8,27\pm0,32\ (12)\\ 8,00\pm0,33\ (12)\\ 1060\pm120\ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ $			

блюдается замедление прироста. В возрасте в среднем 380 дней наблюдается очередное замедление (\overline{l} =10,4 мм); рост, однако, продолжается, прекращаясь примерно в возрасте 750—800 дней. Такому ходу роста соответствует и наращивание оборотов. В 90 дней раковина достигает 3,75—4,25 оборота; следующая точка перегиба приходится на 4,5—5,75 оборота; последующее наращивание долей оборотов весьма незначительно. Здесь сле-

Размеры и вес Br. lantzi из природных популяций в зависимости от оборотов раковины n

		n				
Показатель	5	5,25 5.5		5,75		
l l' h h' P	10,9 (1) 13,3 (1) 8,10 (1) 8,25 (1)	$10,0\pm0,28 (2) 12,3\pm0,05 (2) 7,45\pm0,15 (2) 7,13\pm0,13 (2) 620 (1)$	12,6±0,39 (9) 15,8±0,74 (10) 9,27±0,26 (9) 9,48±0,40 (9) 1220±320 (4)	14,2±0,29(10) 17,9±0,43(10) 9,87±0,22(10) 10,8±0,26(10) 1810±160(6)		
			n			
Показатель	6	6.25	n 6.5	6,75		

дует добавить, что молодые моллюски этого вида вылупляются из яиц, имея 0,75—1,75 оборота и высоту раковины от 1,30 до 2,20 мм; Кюнкель (Künkel, 1928) приводит такие же размеры, округляя число оборотов до двух. Впрочем, зафиксировать размеры раковины в день вылупления трудно, поскольку срок вылупления определялся с точностью до 2—3 дней.

Ход роста аналогичен для ширины раковины и параметров устья. Взаимозависимости весового и линейного роста подробно описываются в литературе (Мина, Клевезаль, 1976).

Для Br. lantzi первая точка перегиба приходится на $\overline{l}=5,90$ мм ($\hat{l}=9,50$ мм) при n=4,25-4,75 в возрасте 110 дней. Затем, приблизительно в возрасте 200 дней, наблюдаем вторую точку перегиба ($\overline{l}=7,00$ и $\hat{l}=10,0$ мм при n=4,5-5). Уже после 750-800 дней, также как у первого вида, рост практически прекращается. Возможно, что точка второго перегиба кривой сдвинута влево из-за малого числа наблюдений в правой части кривой. В целом, однако, видно, что за одинаковый промежуток времени Br. fruticum достигает большей высоты, чем Br. lantzi, следовательно прирост у первого вида идет быстрее. Моллюски этого вида выходят из яиц, имея 1,5-2,25 оборота и l от 1,45 до 1,95 мм; сроки развития в яйце точно

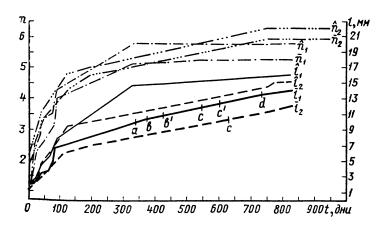


Рис. 1. Ход роста по высоте раковины и наращивание оборотов в лабораторных популяциях моллюсков. n- количество оборотов раковины; l- высота раковины; t- возраст;

 \overline{l} и \widehat{l} —средняя и максимальная высота раковины Br. fruticum (1) и Br. lantzi (2); \overline{n} и \widehat{n} —среднее и максимальное число оборотов раковины, a—половая система недоразвита; b, b'—половая система сформирована, но в семяприемнике нет спермы; c, c'—откладка яиц лабораторными животными; d—семяприемник содержит сперму.

не установлены, но они, по-видимому как и у первого вида, равны в среднем месяцу. Из графика также следует, что ход роста и наращивание оборотов — процессы однотипные, так как последнее связано с ростом и хорошо его отражает.

Используя приведенные данные, можно рассчитать, за какое число дней достигается то или иное количество оборотов. Зная, какой средний размер соответствует той или иной группе оборотов, можно процесс роста выразить через эти размеры (рис. 2).

Максимальные величины в правой части этого графика L приведены по промерам моллюсков из природных популяций. Условно они отнесены к максимальному возрасту моллюсков в террариумах. Для Br. fruticum $\hat{L}=17,9$ мм при n=5,25; для Br. lantzi L=19,9 мм, при n=6,5. Из рис. 2 следует, что точки, к которым стремятся кривые, в среднем хорошо согласуются для природных и лабораторных популяций первого вида, и менее — второго вида. Связано это со случайными причинами, так как в течение опыта часть наиболее крупных животных погибала и ход кривых роста понижался. При сравнении параметров раковины по группам оборотов моллюсков из лабораторных и природных популяций мы не получаем достоверных отличий для подавляющего большинства случаев.

Если полагать, что темпы роста в лабораторных и природных популяциях достаточно близки и что моллюски вылупились

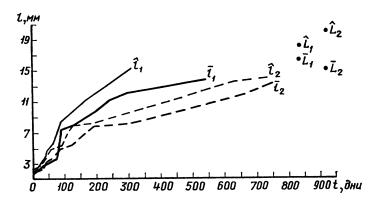


Рис. 2. Ход роста по высоте раковины в зависимости от числа оборотов в лабораторных популяциях моллюсков.

 $l,\ t,\ \overline{l}$ и $\stackrel{\frown}{l}$ — то же, что на рис. 1. \overline{L} и $\stackrel{\frown}{L}$ — средняя (при $\stackrel{\frown}{n}$) и максимальная высота раковины в природных популяциях двух видов.

из яиц в начале лета, то Br. fruticum с 0,75-4,25 оборотами $(\hat{l}=7,8\,$ мм) являются сеголетками (0+). С 3,75 до 4,75 оборотов $(\hat{l}=10,4\,$ мм) имеем животных в возрасте 1+; при n=5-5,5 и $\hat{l}=13,0\,$ мм — 2+. Эти данные приведены с учетом непрерывного роста раковины в террариумах, без стадии зимнего покоя и при условии трехмесячного вегетационного сезона в Удмуртии.

Моллюски, родившиеся в террариумах в июле 1974 г., прожили около 29 месяцев. Взрослые животные, завезенные в этом же году и имевшие 4,5—5,5 оборота, погибли через 21 месяц. В террариумах такое число оборотов наращивается минимум за 125—290 дней. Максимальная продолжительность жизни этих животных в террариумах могла составить 25—30 месяцев, а в природе, с учетом зимней спячки, — 48—51 месяц. По Кюнкелю (Künkel, 1928), моллюски этого вида доживают в террариумах до возраста 6+. При условии равной продолжительности жизни в террариумах и в природе их предельный возраст мог быть еще большим; но вне всякого сомнения, в природных условиях он не превышает 4—5 лет. Следовательно при *l*, *L* от 13,0 до 17,9 мм мы встречаемся с двумя — тремя, максимум четырьмя возрастными группами *Br. fruticum* (от 2+ до 5+).

Для Br. lantzi соответствующие возрастные группы при пятимесячном вегетационном сезоне составляют: 0+n=1,25-4,75, $\hat{l}=9,50$ мм; 1+n=5-5,25, $\hat{l}=11,0$ мм; 2+n=5,5-5,75, $\hat{l}=12,2$ мм. Часть животных этого вида, завезенных в террариумы в 1973 г. при n=5-6,25, живет здесь уже в течение четырех лет. Судя по лабораторным данным, их возраст в момент при-

Размеры раковины	И	половой	системы	Br.	fruticum	из	природных
		поп	уляций, .	мм			

№ п.п.	n	ı	ľ	h	h'	d	P	U	CRS	RS	s
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13	3,50 4,25 4,50 4,50 4,75 4,75 5,50 5,50 5,75 —	7,60 9,80 10,3 10,7 10,8 13,4 13,7 14,8 15,5 15,8 —	,,,,	6,30 8,05 8,10 8,10 8,75 9,60 - 8,95 9,65 - 9,65	5,85 6,85 8,00 7,65 8,40 10,5 — 9,65 10,1 — 10,2 —	1,75 2,50 2,75 2,45 3,10 2,90 3,60 4,15	8,00 9,00 8,50 15,0 14,8 11,5 13,5 11,0 11,5 18,0 26,0	Оловая недор 5,50 5,50 6,50 14,5 11,8 13,0 14,0 14,5 14,5 —	азвита 7,50 10,0]	111++++++

Примечания. 1. № 10 — из Башкирии; № 13 — данные Кюнкеля (Künkel, 1928); остальные моллюски из сарапульской популяции. 2. d — ширина (диаметр) пупка; P — пенис, U — матка, CRS — проток семяприемника; RS — семяприемник; S — сперма: + наличие, — отсутствие. Остальные обозначения в тексте.

воза мог составить от 13 до 53 месяцев; таким образом, их максимальная продолжительность жизни восемь-девять лет. Эти цифры, безусловно, как и у первого вида, в природных популяциях будут ниже (шесть — семь лет). Следовательно, при l, L от 12,2 до 19,9 $\mathit{мм}$ в популяциях будут представлены три — пять возрастных групп.

Интересно сравнить все полученные результаты с данными о формировании и функционировании половой системы (табл. 7).

По достижении L=7,60-9,80 мм (n=3,50-4,25) Br. fruticum имели еще недоразвитую половую систему. Это соответствует лабораторному возрасту около 340 дней. При L от 10,3 до 10,8 мм (n=4,5) животные имеют уже полностью сформированную половую систему, однако в семяприемниках за одним исключением нет спермы; вероятно, они еще не размножались. Возраст, соответствующий этим размерам, 375—430 дней. Наконец, при $L\geqslant 13,4$ мм семяприемник набит спермой; n=4,75-5,75, возраст 720 дней. По Кюнкелю (Künkel, 1928), террариумные моллюски при l=12,0 мм в возрасте 420 дней были еще неполовозрелыми.

Таким образом, половозрелость Br. fruticum, связанная с окончательным формированием половой системы в природной популяции, соответствует второй точке перегиба кривой. Рост продолжается дальше, и в возрасте 560—600 дней террариумные животные приступают к откладке яиц. Процессы окончаостановки прироста начинаются по прошествии 300 лней. Однако количество яиц, приносимое отдельными самками за одну кладку, во всяком случае не уменьшается. Вплоть до возраста 5+ число кладок у каждой самки ежегодно возрастает, и общее число яиц, принесенное одной самкой за сезон, увеличивается. И лишь в возрасте 6+ наблюдается постепенное уменьшение количества яиц в кладке каждой самки, но количество кладок по-прежнему высоко и у отдельных самок достигает даже максимальной величины (37) за весь репродуктивный цикл (Künkel, 1928).

По Кюнкелю (1928) моллюски, имеющие сформированную раковину (а ее рост полностью заканчивается у животных разных сроков рождения в 450—720 дней), являются половозрелыми. Только что созревшие молодые моллюски копулируют, но не откладывают яиц. Первая откладка яиц происходит в возрасте трех лет, причем не совсем ясно, о лабораторных или природных популяциях идет речь. Эти данные не полностью соответствуют полученным нами. Раковина моллюсков, половая система которых уже полностью сформирована, продолжают свой рост. Об этом свидетельствует тот факт, что моллюски как из лабораторных, так и природных популяций, откладывающие оплодотворенные яйца или имеющие вполне сформированную половую систему, зачастую не имели губы на устье, что считается признаком закончившей рост раковины.

Моллюски, содержавшиеся в наших террариумах, откладывали оплодотворенные яйца ранее указанного Кюнкелем трехлетнего срока ². Если сопоставить полученные в лаборатории данные и экстраполировать их на природные популяции с учетом периода зимнего покоя, то сроки формирования половой системы придутся на возраст 3+. Откладка яиц *Br. lantzi* началась в возрасте 630 дней.

В природных условиях кладки *Br. fruticum* были найдены в следующие сроки: 13, 15 мая, 18, 21, 26 и 29 июня. Завезенные в террариумы взрослые моллюски этого вида откладывают яйца сразу же или через три — пять дней. Начиная с 5 мая и вплоть до второй половины августа в террариумах продолжалась откладка яиц. Отдельные животные, вероятно, приносили яйца и позже. Моллюски, завезенные летом 1975 г. и прекратившие в большинстве своем откладку в августе, в январе —

² В специальном опыте по выяснению вопроса о самооплодотворении два изолированных молодых моллюска этого вида в «террариумном» возрасте 1+отложили яйца. В одном случае яйца были разрушены (вероятно, бактериальное разложение), во втором — из них через 27 суток вылупилась молодь.

феврале дали новые кладки, продолжая их до августа включительно. Таким образом, процесс откладки яиц продолжается в лабораторных условиях в течение большей части года, и нет оснований полагать, что в природе он прерывается в течение вегетационного сезона. Наши наблюдения о сроках кладок соответствуют данным Кюнкеля (Künkel, 1928). Только что родившиеся моллюски и моллюски в возрасте до 20 дней встречаются в природных популяциях в течение всего лета. Наиболее раннее вылупление в природных условиях отмечено 15 мая. У нас нет аналогичных наблюдений над Br. lantzi, но несомненно, что вегетационный сезон в условиях более мягкого климата на два-три месяца больше. В конце апреля, а вероятно, и гораздо раньше животные этого вида активны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных популяциях в условиях средней полосы, начиная с середины мая и до середины — конца августа, происходит выход молоди Br. fruticum из яиц. Эти сроки колеблются в зависимости от микроклиматических условий, но в целом этот период составляет 2—3,5 месяца. Так как откладка яиц даже в одну кладку происходит, по данным Кюнкеля (Künkel, 1928), порционно с интервалами до 20—48 u, то в популяции наблюдается четко выраженная генерационная дискретность. Молоды первых генераций к концу лета может достигать 4,25 оборота при $\hat{l} \approx 8,00$ мм. Молоды последующих генераций имеет к концу лета гораздо более мелкие размеры ($\hat{l} \approx 4,0$ мм). Все эти животные составляют группу сеголеток (0+). В террариумах молоды, вышедшая из яиц в августе, составляет 31% от общего числа моллюсков, вышедших из яиц за летний сезон.

В начале — конце сентября моллюски уходят на зимовку, во время которой рост прекращается. В середине лета следующего года в популяции присутствуют сеголетки первых генераций и годовики (1+), состоящие из нескольких генераций. Годовики первых генераций имеют в это время 4,25-4,5 оборота при $\bar{l}=7,30$ мм ($\hat{l}=9,00$ мм), в то время как последних генераций — не более 3,5 оборота при $\bar{l}=4,60$ мм. Первые из них имеют абсолютный возраст 13-14, вторые 11-12 месяцев. Однако их биологический возраст различен: 5,5-6 и 2-2,5 месяца. Сеголетки, появившиеся в середине мая, за 2,5 месяца достигнут 4,60-6,00 мм высоты при 2,75-3,5 оборотах, т. е. часть из них не будет отличаться по своим размерам от последних генераций годовиков.

Если бы все родившиеся моллюски выживали, то в середине лета второго вегетационного сезона последние генерации годовиков могли составить приблизительно 18%, а первые генерации годовиков и сеголетки— по 40% от количества животных

возрастных групп 0+ и 1+. Конечно, при достаточно высокой

и неравномерной элиминации отношения будут иными.

По средним данным для нескольких популяций этого вида (Хохуткин, 1970; Хохуткин, Добринский, 1973, 1974), группа 0+ составит около 70, группа 1+-25, остальные — меньше 10% от общего числа животных в популяции. Для Br. schrencki (Midd.) эти цифры составляют соответственно: 0+ — около 60, 1+ и 2+-по 20%. Для Br. transbaicalia (Schil): 0+ около 50-60% среди 1+ и 2+ преобладают (40%) животные 1+. В популяциях двух других близких видов — Br. lantzi и Br. almaatini (Skv.) — соотношения будут следующими: 0+ около 70-80, 1+ около 30, остальные группы не более 5%. По лабораторным наблюдениям, эти соотношения у Br. fruticum могут быть еще более сдвинуты в пользу молодых животных: 0+-80, 1+-15 и прочие - 5%. Биомасса животных в популяциях Br. fruticum распределится следующим образом: 0+-5-10, 1+-60-75 и 2+-20-30%; у Br. schrencki и Br. transbaicalia будут наблюдаться близкие величины. У двух других видов эти соотношения такого же порядка, но биомасса сеголеток несколько больше.

Расхождения наших данных с данными по Br. fruticum из Германии вполне объясняются географическими (климатическими) причинами. В целом биология всех рассмотренных видов этого рода близка между собой. В природных популяциях этих видов преобладают сеголетки различных генераций, причем в большинстве — первых. По биомассе возрастная группа 1+ стоит на первом, а группа 0+ на последнем месте.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф. Закономерности роста пресноводных двустворчатых моллюсков.— Ж. общ. биол., 1974, т. 35, вып. 4. Базикалова А. Я. Возраст и темп роста Pecten yessoensis Jay.— Изв. АН СССР, отд. матем. и ест. наук, 1934, № 2—3.

Винберг Г. Г., Беляцкая Ю. С. Соотношение обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков. — Зоол. ж., 1959, т. 38, вып. 8.

Голиков А. Н. Метод определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности. — Докл. АН СССР, сер. биол., 1970, T. 193, № 3.

Голиков А. Н. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков.— Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976 (Зоол. ин-т АН СССР).

Голиков А. Н., Меншуткин В. В. Модельное исследование продукционного процесса популяции брюхоногого моллюска Epheria turrita (A. Adams) — Докл. АН СССР, сер. биол., 1971, т. 197, № 4.

Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости Vivipara fa-

sciata Müll. Монографии Волжской биол. станции, 1928, т. 3, Саратов.

Константинов А. С. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров.— Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1962, № 3.

Левина О. В. Рост Limnaea stagnalis L. и Radix ovata Drap. при вы-

ращивании в садках.— Гидробиол. ж., 1974, т. 10, № 1.

– Лихарев И. М., Раммельмей ер Е. С. Наземные моллюски фауныг

СССР.— Определители, № 43. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1952. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., «Наука», 1976. Садыхова И. А. Мечение в исследовании моллюсков.— Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 145—146.

Сушкина А. П. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков.—

Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1949, т. 1.

Терентьев П. В. Географическая изменчивость раковины большого прудовика. — Вестн. ЛГУ, 1970а, № 21.

Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры:

раковин наземных моллюсков. — Зоол. ж., 1970б, т. 49, вып. 1.

Хохуткин И. М. Численность и биомасса популяций четырех видов

наземных моллюсков из рода Bradybaena.— Экология, 1970, № 3.

Хохуткин И. М. Эколого-морфологическая характеристика популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena* (Gastropoda, *Bradybaenidae*.) — Экология, 1971, № 5.

Хохуткин И. М., Добринский Л. Н. Различия в газообмене двух морф наземных моллюсков Bradybaena fruticum (Müll.) и Bradybaena schren-

cki (Midd.).— Экология, 1973, № 6.

Хохуткин И. М., Добринский Л. Н. Исследование газообмена у лево- и правозакрученных морф *Bradybaena lantzi* (Lndh.).— Экология, 1974, № 4.

Цветков Б. Н. Изменчивость Fruticicola lantzi (Mollusca, Pulmonata).—

Сб. трудов гос. зоол. музея МГУ, 1941, т. 6.

Цихон-Луканина Е. А. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков. — Биологические процессы во внутренних водоемах. Труды Ин-та биологии внутренних водоемов АН СССР, 1965, вып. (12), № 9.

Berry A. J. Growth and variation of the shell in certain Malayan

limestone hill snails.— Proc. Malacol. Soc. London, 1963, vol. 35, N 5.

Clarke M. R. Growth and development of Spirula spirula. J. Marine

Biol. Ass. U. K., 1970, vol. 50, N 1.

Cook L. M. Inheritance of shell size in the snail Arianta arbustorum.—

Evolution, 1965 vol. 19, N 1.

Frank P. W. Shell growth in a natural population of the turban snail Tegula funebralis.— Growth, 1965, vol. 25, N 3.

Fuchs A., Käufel F. Anatomische und sistematische Untersuchungen Land — und Süsswasserschnecken aus Griechenland und von den Inseln des Agaischen Meeres.— Arch. Naturgesch., N. F., 1936, N 5.

Hamai I. Variability of size and relative growth in the land snail

Euhadra eo a gulicki Pilsbry var.— Venus Kyoto, 1953, vol. 17.

Hadzi J. L'allometrie comme facteur dans la phylogenese des mollusques.—Bull. Sci. Conseil Acad. RSFY, 1965, A 10, N 12.

Künkel K. Zur Biologie von Eulota fruticum (Müll.).— Zool. J. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere, 1928, vol. 45.

Lutz R. A. Annual growth patterns in the inner shell layer of Mitilus

eaulis L.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1976, vol. 56, N 3. Nomura E. Further studies on the applicability of a- Kbx in expressing

the growth relations in molluscan shells.—Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. IV ser.

biol., Sendai, Japan, 1926, vol. 2, N 1.

Plummer J. M. Observations on the reproduction, growth and longevity of a laboratory colony of Archachatina (Calachatina) marginata (Swainson) subspecies ovum. - Proc. Malac. Soc. London, 1975, vol. 41.

Rensch B. Über die Abhängigkeit der Grösse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltsfakto-

ren.— Z. Morph. Ökol. Tiere, 1932, Bd 25, N 4. Wilbur K. M., Owen G. Growth. Physiol.— Mollusca. N. Y.— London,

Acad. Press., 1964, vol. 1.

Williamson Ph. Size-weight relationships and field growth rates of the landsnail Cepaea nemoralis L. J. Anim. Ecology, 1976, vol. 45, N 3.

СОДЕРЖАНИЕ

С. С. Шварц, В. Н. Большаков. Экология субарктических Micromammalia Западной Сибири и их роль в экосистемах Н. Г. Смирнов, Б. В. Попов. Историко-экологический анализ вековой и географической изменчивости хомяка обыкновенного на Урале В. Г. Оленев, А. В. Покровский, Г. В. Оленев. Особенности зимующих генераций мелких грызунов. Н. Г. Смирнов, А. Г. Васильев. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности М1 водяной полевки (Arvicola terrestris L.) для изучения популяционной изменчивости. К. И. Бердюгин. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала. Э. А. Гилева, И. А. Васильева, В. Г. Ищенко А. В. Покровский, К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода Microtus Н. Г. Евдокимов. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза Л. П. Шарова. Влияние засухи на состояние популяций	
анализ вековой и географической изменчивости хомяка обыкновенного на Урале В. Г. Оленев, А. В. Покровский, Г. В. Оленев. Особенности зимующих генераций мелких грызунов. Н. Г. Смирнов, А. Г. Васильев. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности М ₁ водяной полевки (Arvicola terrestris L.) для изучения популяционной изменчивости. К. И. Бердюгин. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала. Э. А. Гилева, И. А. Васильева, В. Г. Ищенко А. В. Покровский, К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода Microtus Н. Г. Евдокимов. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза.	
бенности зимующих генераций мелких грызунов. Н. Г. Смирнов, А. Г. Васильев. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности М ₁ водяной полевки (Arvicola terrestris L.) для изучения популяционной изменчивости. К. И. Бердюгин. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала. Э. А. Гилева, И. А. Васильева, В. Г. Ищенко А. В. Покровский. К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода Microtus Н. Г. Евдокимов. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза.	
описания рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (Arvicola terrestris L.) для изучения популяционной изменчивости	Oco- 4 8
стых россыпей Урала Э. А. Гилева, И. А. Васильева, В. Г. Ищенко А. В. Покровский. К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода Microtus Н. Г. Евдокимов. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза	одя-
 А. В. Покровский. К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода Microtus Н. Г. Евдокимов. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза 	
ления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза	лом
Л П III арова Вличние засухи на состояние популяций	
землероек поймы р. Сакмары Оренбургской области	
И. М. Хохуткин, А. И. Лазарева. Возрастная измен- чивость и структура популяций моллюсков рода Bra- dybaena	

УДК 591.524.2

Экология субарктических Micromammalia Западной Сибири и их роль в экосистемах. Шварц С. С., Большаков В. Н. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Приводятся обобщенные данные по экологии наиболее многочисленных видов Субарктики Западной Сибири (арктическая бурозубка, красная полевка, полевка-экономка, полевка Миддендорфа, сибирский лемминг), полученные в результате исследований зоологов лаборатории популяционной экологии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР на п-ве Ямал и на Полярном Урале.

Таблиц 1.

УЛК 591.152:572.71+599.323.4

Историко-экологический анализ вековой и географической изменчивости хомяка обыкновенного на Урале. С м и р н о в Н. Г., П о п о в Б. В. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Изучены длина зубного ряда, длина диастемы, расстояние от подбородочного отверстия до края задней вырезки и высота нижней челюсти у 730 нижнечелюстных ветвей обыкновенных хомяков из четырех позднеголоценовых местонахождений остеологического материала в гротах и навесах Среднего и Южного Урала. Установлены направление и скорость изменений размеров нижнечелюстных костей обыкновенных хомяков за последние 2000 лет. Эти изменения изучались в связи со сменой состава фауны и ландшафтно-климатической обстановки. Найдены закономерности географической изменчивости размеров нижних челюстей и скорости их популяционного роста в зависимости от среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков районов обитания. Выяснено соотношение вековой и географической изменчивости по формам проявления и адаптивной обусловленности.

Значительное внимание уделено методике применения регрессионного анализа для описания возрастной, вековой и географической изменчивости.

Таблиц 5. Иллюстраций 5. Библ. 28 названий.

УДК 591.5:599.32

Особенности зимующих генераций мелких грызунов. Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Изучение особенностей грызунов, в природных и виварных условиях зимой показало, что зимующие грызуны характеризуются пониженным уровнем обмена. Экономия энергозатрат достигается торможением роста, длительной (до весны) задержкой полового созревания, инволяцией зобной железы и т. д. Для уменьшения теплоотдачи грызуны из подземных убежищ переносят свои жилища в толщу снега и поселяются в них обычно по две и более особи, в особенно холодные дни они малоактивны. Косвенно снижение активности подтверждается и уменьшением темпов стирания зубов в зимнее время года. Оставаясь по размерам и развитию все зимнее время года в состоянии, соответствующем стадии полувзрослых, эти

грызуны и живут дольше, чем особи, родившиеся в первой половине лета и принимавшие участие в размножении в год своего рождения.

Иллюстраций 3. Библ. 24 названия.

УДК 575.22:572.77:578.087.1

Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (Arvicola terrestris L.) для изучения популяционной изменчивости. Смирнов Н. Г., Васильев А. Г. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Делается попытка количественно описать форму жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба у водяной полевки. По пяти показателям проводится количественное сравнение M_1 в географическом и историческом плане.

Анализ изменения каждого признака позволил выделить направленные изменения как во времени для ряда популяций, так и в пространстве. Наиболее сильно варьирует форма передней непарной петли паракопида. M_1 водяной полевки иместединый тип строения, а изменчивость его формы не выходит за пределы этого типа.

Таблиц 1. Иллюстраций 2. Библ. 10 названий.

УДК 599.323.4 + 591.557

Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала. Бердюгин К. И. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В различных районах Урала проведено изучение видового состава грызунов, населяющих каменистые россыпи гор Урала. Выяснено, что основу миофауны составляют лесные полевки. На основании распределения численности разных видов в россыпях и близлежащих лесных местообитаниях установлена степень приуроченности разных животных к каменистым субстратам. Обнаружено, что наиболее эвритопные виды совершают миграции из одного биотопа в другой в разные фазы генеративного периода, и одним из них являются россыпи.

Таблиц 3. Иллюстраций 2. Библ. 7 названий.

УДК 575.22:576.312.35:572.71

К вопросу о связи между числом хромосом и изменчивостью морфологических признаков у полевок рода Microtus. Гилева Э. А., Васильева И. А., Ищенко В. Г., Покровский А. В. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В связи с изучением эволюции хромосомных наборов сделана попытка установить взаимосвязь между числом хромосом и степенью изменчивости некоторых количественных признаков (краниологических и показателей окраски) у полевок рода Місгојиs. Были определены коэффициенты вариации кондилобазальной длины, длины зубного ряда, скуловой ширины, межглазничного промежутка, высоты черепа, белизны и показателя оттенка у восьми видов и подвидов серых полевок, имеющих от 30 до 54 хромосом в диплоидном наборе. Ни в одном случае не наблюдалось достоверной корреляции между числом хромосом и степенью изменчивости изученных признаков. По-видимому, вклад комбинативной изменчивости, определяемой числом групп сцепления, в общую вариабельность

рассмотренных признаков невелик по сравнению с ролью других факторов (частоты кроссинговера, числа генов, кодирующих тот или иной признак, относительной роли генотипической и паратипической составляющих в общей изменчивости и т. д.).

Наши данные свидетельствуют о значительной роли генетических факторов в определении степени изменчивости: несмотря на продолжительное (три — четыре года) содержание всех сравниваемых форм в стандартных условиях вивария, памирская и арчевая полевка (2n-54) сохранили достоверно пониженную вариабельность большинства изученных признаков, возникшую, очевидно, в результате действия стабилизирующего отбора в экстремальных горных условиях, где обитают эти виды.

Таблиц 2. Иллюстраций 1. Библ. 14 названий.

УДК 599.323:591.525

Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза. Евдокимов Н. Г. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Изучалось влияние локальных истреблений (путем дератизации) на численность и структуру популяции грызунов лесного биоценоза в очаге геморрагической лихорадки (Удмуртская АССР).

Показано, что после истреблений при заселении изменяется соотношение возрастных групп и происходит интенсивное размножение (в основном за счет молодых самок). Анализ физиологического состояния (индексы внутренних органов) полевок разных возрастных и половых групп на заселяемых и контрольных участках не дает существенных различий. Проведенное исследование показало, что дератизация небольших лесных участков на сплошных массивах малоэффективна, так как приводит лишь к кратковременному снижению численности и незначительному изменению структуры населения.

Таблиц 7. Иллюстраций 1. Библ. 32 названия.

УДК 591.551

Влияние засухи на состояние популяций землероек поймы р. Сакмары Оренбургской области. Шарова Л. П. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Проведено сравнительное изучение землероек поймы р. Сакмары в годы с нормальным увлажнением и после сильной засухи. Фоновые виды поймы — это малая и обыкновенная бурозубки. Засуха повлияла на возрастную структуру популяций и соотношение полов землероек. Размножение перезимовавших зверьков началось позднее обычного. Для малой бурозубки характерно увеличение числа пометов у перезимовавших самок, их высокая плодовитость и включение в размножение с июня прибылых самок, а с августа прибылых самцов. Для обыкновенной же бурозубки характерно общее падение интенсивности размножения перезимовавших особей. Воспронзводство популяции с июля идет за счет размножающихся прибылых зверьков. Реакция популяции малой бурозубки в год после засухи направлена на максимальное увеличение прироста численности, а у обыкновенной — на поддержание уровня численности.

Таблиц 3. Иллюстраций 1. Библ. 26 названий.

УДК 594.3:591.134

Возрастная изменчивость и структура популяций моллюсков рода Bradybaena. Хохуткин И. М., Лазарево А. И. «Популяционная экология и изменчивость животных». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В 1973—1976 гг. в природных и лабораторных условиях изучалась размерно-возрастная и возрастная структуры популяций двух видов наземных моллюсков — Br. fruticum и Br. lantzi. Полученные данные анализировались в зависимости от формирования и функционирования половой системы. У этих и трех других видов рода по численности в популяциях преобладают сеголетки, затем животные в возрасте 1+; старшевозрастные группы составляют незначительное число особей. По биомассе группа 1+ стоит на первом, а 0+ — на последнем месте.

Таблиц 7. Иллюстраций 2. Библ. 35 названий.

популяционная экология и изменчивость животных

Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 122

Утверждено к печати редакционно-издательским советом УНЦ АН СССР

Редактор Т.П.Бондарович Обложка художника М.Н.Гарипова Техн. редактор Н.Р.Рабинович Корректор И.М.Мигачёва

РИСО УНЦ № 912—21(79). Сдано в набор 24/VII 1978 г. Подписано к печати 18/IV 1979 г. НС 19081. Формат 60×90¹/₁₈. Усл.-печ. л. 8. Уч.-иэд. л. 8.5. Цена 85 коп. Тираж 700. Бумага типографская № 1. Заказ 477.

РИСО УНЦ АН СССР г. Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91
Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.

Замеченные опечатки

Стр	Строка	Ныпеча та но	Следует читать
48	18-я сверху	не размножившимися	неразыножавшимися
79	17,18-я сверху	и н брадинга	иноридинга
I09	II-я снизу	<u>8</u>	ħ
113	2-я сверху	lartzi	lant zi
II3	20-11"	I,34	I3,4
117	4-11 - 11	l=I3,0	î=13 , 0
11	7-я снизу	(от 3+ до 6+)	(от 2+ до 5+)
_"-	4-я	1=9,50	î=9,50
I20	24-я сверху	1~8,00	î≃8,00
0_	12-я сниз	1=7,30	ĭ=7,30
-"-	II-я "	1=4,60	ī=4,60
121	8-я сверху	Br. ransbaicalia	Br. transbaicalia
"	13-я"	Br. fruticum	y Br. fruticum
I2 7	3-н"	Лазарев	Лазарева
127	3-н "	Лазарев	Лазарева