Историческая экология животных гор Южного Урала

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Н. Г. Смирнов, В. Н. Большаков, П. А. Косинцев,
Н. К. Панова, Ю. И. Коробейников, В. Н. Ольшванг,
Н. Г. Ерохин, Г. В. Быкова

ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ ГОР ЮЖНОГО УРАЛА

СВЕРДЛОВСК 1990

УДК 574 : 575.8 : 569(470.55/.57) : 551.79

Историческая экология животных гор Южного Урала / Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А. и др. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Работа основана на материалах, полученных при анализе современного состояния растительности и животного населения гор Южного Урала, а также при изучении новых местонахождений ископаемых остатков позднего плейстоцена и голоцена в пещерах и торфяниках.
С помощью палеотериологического, палеоэнтомологического, спорово-пыльцевого, радиоуглеродного и других методов проведена реконструкция основных этапов формирования современных экосистем и дана их характеристика. На фоне динамики экосистем исследованы закономерности изменения морфологических признаков и экологических свойств некоторых видов млекопитающих. Особое внимание уделено теоретическим вопросам исторической экологии как части эволюционной экологии и проблеме разномасштабности динамических процессов в экосистемах и отдельных таксонах.
Книга предназначена для зоологов, ботаников, экологов, специалистов по изучению четвертичного периода, а также студентов биологических, географических и геологических факультетов вузов.

Табл. 51. Ил. 54. Библиогр. 231 назв.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **Н. Г. Смирнов**

Рецензенты
доктора биологических наук
Л. Ф. Семериков, А. Г. Малеева

И $\frac{21008—1620—141(88)}{055(02)7}$ 1990

© УрО АН СССР, 1990

Сложность структуры растительного покрова данного района, сочетание различных генетических и географических элементов флоры ставят исследователя перед необходимостью изучения истории становления и развития современных биогеоценозов, в том числе растительности как важнейшего компонента природной среды и своеобразного индикатора физико-географических и климатических условий, весьма чутко реагирующего на их изменения.

Выполненные нами спорово-пыльцевые анализы пещерных рыхлых отложений на р. Сим — едва ли не первая попытка реконструкции растительности как важнейшего компонента природной обстановки в этом районе в эпоху верхнего палеолита.

2.2. СОВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Уральский хребет, протянувшийся в меридиональном направлении более чем на 2 тыс. км и пересекающий несколько зон — от тундровой на севере до степной на юге,— очень интересный район для изучения особенностей распространения животных по зонам и аналогичным высотным поясам. Проведенные в различных горных районах Урала и на прилегающих равнинных территориях исследования (Большаков, 1969, 1972) позволили обнаружить четыре типа распределения мелких млекопитающих по ландшафтным зонам и аналогичным высотным поясам. Первый выражается в строгом соответствии заселяемых видов зонам и поясам, второй отличается отсутствием предпочтения каких-либо зон и поясов. Третий тип свойствен видам, крайне стенотопным в условиях гор, такие виды приурочены к характерным местообитаниям верхних поясов гор Урала (каменистым россыпям). Четвертый (самый обычный) тип выражается в заселении видом нескольких ландшафтных зон и высотных поясов без четкой аналогии в распределении. Для животных последней группы характерна и изменчивость в распространении по поясам в зависимости от зонального положения участков хребтов. На примере Урала было установлено, что особенности распространения видов мелких млекопитающих по зонам и высотным поясам во многих случаях не совпадают; это свидетельствует и об известных различиях в приспособлении животных к условиям обитания в данных зонах и поясах.

Зоогеографическая характеристика Урала и прилегающих территорий достаточно подробно дана М. Я. Марвиным (1969). Автор выделил девять фаунистических участков, среди которых наибольший интерес для наших исследований представляет лесной горно-уральский, тянущийся узкой полосой от 51° с. ш. до Полярного круга. Отличительной чертой горно-уральского района по сравнению с прилегающими равнинными является взаимопроникновение элементов фаунистических групп из разных ландшафтных зон и, следовательно, более богатый видовой

состав грызунов. Ниже приводим список видов грызунов, обитающих на Южном Урале (Мелкие млекопитающие..., 1986).

Горно-уральский участок

Белка-летяга
Белка обыкновенная
Бурундук
Бобр (акклиматизирован)
Соня садовая
Мышовка степная
Мышовка лесная
Крыса серая
Мышь домовая
Мышь полевая
Мышь лесная
Мышь желтогорлая
Мышь-малютка
Хомяк обыкновенный
Лемминг лесной
Рыжая полевка
Красная полевка
Красно-серая полевка
Водяная полевка
Обыкновенная полевка
Пашенная (темная) полевка
Полевка-экономка
Узкочерепная полевка
Ондатра
Слепушонка
Сурок-байбак
Большой суслик
Соня лесная

Равнинные территории

Малый суслик
Хомячок Эверсманна
Серый сурок
Серый хомячок
Степная пеструшка
Большой тушканчик

В горно-уральском участке отсутствуют виды южных степных и полупустынных ландшафтов. Несомненно, причина этого — проникновение далеко на юг по Уральскому хребту северных типов местообитаний, а не сам по себе горный характер местности, так как те же самые виды встречаются, например, в Мугоджарах, расположенных южнее. Иначе говоря, определяющий фактор расселения грызунов на Урале — ландшафтно-биотопические характеристики среды, а не поясно-климатические, которыми обычно объясняют расселение животных в горных районах.

О биотопическом распределении грызунов Южного Урала мы имеем возможность судить на основании многочисленных учетов, проведенных нами в 1960—1974 гг. на хребтах Зигальга, Сулея, Кукшик, а также в ряде районов Губерлинских гор (г. Кувандык Оренбургской области). Главная особенность современного состояния фауны грызунов горной части Южного Урала — повсеместное доминирование рыжих лесных полевок рода *Clethrionomys*. В качестве примера можно привести данные по учетам 1960—1967 гг. (табл. 1). Полевки трех видов этого рода составляют около 80 % грызунов, отловленных О. Ф. Садыковым в 1978—1984 гг. в районе горы Иремель. Рыжая полевка была основным доминантом при учетах в верховьях р. Сим в 1985 г. (табл. 2). Однако эта закономерность нарушается при детальном рассмотрении биотопического распределения грызунов в разных районах. Вот как выглядит биотопи-

ческая приуроченность животных по многолетним данным О. Ф. Садыкова (Мелкие млекопитающие..., 1986). В кустарниковых каменистых степях доминирующий вид среди грызунов — лесная мышь (44 %), а субдоминант — степная мышовка (29 %). На долю рыжей полевки приходится 6 % общего количества добытых здесь грызунов. Помимо перечисленных видов встречаются полевки обыкновенная и темная, желтогорлая мышь, обыкновенный хомяк, суслики большой и малый. Вблизи северной границы распространения кустарниковых каменистых степей изредка попадается бурундук. На остепненных полянах среди зарослей кустарников многочисленны колонии обыкновенной слепушонки.

В пойменных вязово-черемуховых лесах горно-степного пояса среди грызунов доминирует лесная мышь. На долю этого вида здесь приходится около 31 % от общего количества добытых грызунов. Несколько уступает ей рыжая полевка, доля которой в отловах составляет 28 %. Третий по численности вид в этом биотопе — лесная мышовка (13 %), четвертый — желтогорлая мышь. В еще меньших количествах встречаются полевки обыкновенная, темная и экономка, обыкновенная слепушонка, малый суслик, бурундук, отловлены единичные экземпляры красной полевки.

В каменистых россыпях горно-степного пояса, поросших различными кустарниками, шиповником, вишней, абсолютный доминант — рыжая полевка, на долю которой приходится 69 %. Лесная мышь существенно уступает ей по численности (24 %). Доля желтогорлой мыши составляет 4 %, обыкновенной полевки — 2 %, лесной мышовки — 1 %. Темная и красная полевки встречаются редко. Красно-серая полевка — стенотопный обитатель каменистых россыпей Урала — здесь отсутствует, она обнаружена только в каменистых россыпях горно-лесостепного пояса.

В лесных колках горно-лесостепного пояса доминирует лесная мышь, субдоминантами являются рыжая полевка (28 %) и желтогорлая мышь (21 %). В незначительных количествах здесь присутствуют красная, обыкновенная и темная полевки, лесная мышовка; на опушках колков попадаются обыкновенная слепушонка, малый суслик, домовая мышь.

В пределах речных и ручьевых пойм горно-лесостепного пояса основной вид — рыжая полевка (36 %), затем следуют полевка-экономка (12 %), обыкновенная полевка и лесная мышь (по 9 %). По 4 % от общего числа добытых в поймах грызунов приходится на желтогорлую мышь и лесную мышовку, 2 % — на красную полевку. В густых пойменных березняках, помимо упомянутых видов, многочисленна темная полевка, доля которой местами достигает 43 %, но совокупная площадь таких участков невелика, и в целом темная полевка — достаточно редкий вид в поймах горно-лесостепного пояса.

Таблица 1

Распределение мелких млекопитающих по высотным поясам гор Южного Урала (средние данные учетов 1960—1967 г. г.), %

Виды	Высотный пояс		
	Горно-лесной	Подгольцовый	Гольцовый
Полевки лесные	30,0	90,6	80,0
Красная	7,3	2,5	6,0
Рыжая	22,7	31,0	—
Красно-серая	—	57,1	74,0
Полевки серые	21,1	1,1	6,0
Пашенная	9,4	1,1	6,0
Экономка	7,3	—	—
Обыкновенная	4,4	—	—
Водяная полёвка	2,2	—	—
Мыши	28,5	1,1	—
Лесная	19,0	1,1	—
Полевая	7,3	—	—
Малютка	2,2	—	—
Садовая соня	2,2	—	—
Мелкие насекомоядные	16,0	7,2	14,0
Прочие	4,4	—	—

Примечание. Число добытых зверьков (абс.) по поясам: 836, 460, 135 соответственно.

Таблица 2

Результаты отловов мелких млекопитающих в разных биотопах в верховьях р. Сим (1985 г.), %

Виды	Пойменные заросли черемухи (400)	Пойменный луг (175)	Смешанный лес (200)	Дубрава (400)	Широколиственный лес с лещиной (306)	Заросшая каменистая россыпь (150)
Землеройки	40,3	—	4,8	28,8	13,1	14,3
Рыжая полевка	40,3	27,2	85,7	46,1	64,2	28,5
Красная полевка	5,5	9,2	—	15,4	13,1	—
Лесная мышь	2,8	9,2	—	3,8	3,6	35,7
Полевая мышь	—	—	—	—	1,2	14,3
Желтогорлая мышь	—	—	—	1,9	1,2	—
Обыкновенная полевка	—	36,2	4,8	—	2,4	—
Темная (пашенная) полевка	2,8	—	4,8	—	—	—
Полевка-экономка	1,4	18,2	—	—	—	—
Лесная мышовка	6,9	—	—	3,8	1,2	—
Соня садовая	—	—	—	—	—	7,2

Примечание. В скобках — число ловушко-суток.

В каменистых россыпях горно-лесостепного пояса доминирует рыжая полевка (44 %), субдоминирует лесная мышь (31 %), на третьем месте — желтогорлая мышь (10 %). Постоянно обитают красная, красно-серая, темная и обыкновенная полевки, а также лесная мышовка и бурундук.

В смешанных широколиственных и мелколиственных лесах горно-лесного пояса, занимающих склоны гор на высоте 500—600 м над ур. м. в центральной и северных частях региона, господствующее положение среди грызунов занимает рыжая полевка (48 %), субдоминантом является лесная мышь (26 %). Достаточно многочисленны здесь обыкновенная (8 %) и красная (7 %) полевки, в несколько меньших количествах присутствуют в отловах темная полевка (3 %), желтогорлая мышь (3 %), красно-серая полевка (2 %). Помимо перечисленных фоновых видов здесь обитают также лесная мышовка, бурундук, садовая соня, белка, обыкновенный хомяк, летяга.

В смешанных сосново-березовых лесах (на высоте 500—700 м над ур. м.) со множеством покосов, зарастающих вырубок и гарей наиболее многочисленные виды — рыжая (32 %) и обыкновенная (30 %) полевки. Высока численность и двух других видов серых полевок — темной (17 %) и экономки (8 %). В целом здесь встречаются те же виды, что и в мелколиственных лесах, за исключением красно-серой полевки.

В привершинных частях сравнительно невысоких гор центральной и северной частей региона смешанные широколиственные, мелколиственные и сосново-березовые леса граничат с каменистыми россыпями. Последние, доходя до высоты 700 м над ур. м., в фаунистическом отношении существенно отличаются от аналогичных образований на высоте 800 м и выше. Здесь самый многочисленный вид — красно-серая полевка (52 %), на втором месте — рыжая полевка (16 %), приблизительно в равных количествах присутствуют обыкновенная и темная полевки, лесная и желтогорлая мыши. Встречаются также красная полевка (2 %) и полевка-экономка (3 %). Среди других видов, отмеченных в смешанных лесах, практически нет таких, которые не использовали бы каменистые россыпи. Не составляет исключения даже такой вид, как обыкновенный хомяк.

Пологие склоны гор в центральной и северной частях Южного Урала на высоте 700—900 м над ур. м. заняты биотопом нижней тайги, который из-за периодических сплошных рубок включает значительные пространства вырубок разного возраста, находящихся на разных стадиях естественного лесовосстановления. Здесь доминирует красная полевка (41 %), субдоминантами являются рыжая (26 %) и обыкновенная (21 %) полевки, на долю красно-серой приходится 7 %, темной — 2 %. В целом фауна грызунов нижней тайги менее разнообразна по сравнению с таковой смешанных лесов. Это связано с тем, что такие виды, как садовая соня, обыкновенный хомяк, домовая и поле-

вая мыши, не поднимаются в горы выше 700 м. Верхнего предела распространения достигают в нижней тайге и популяции летяги, бурундука, желтогорлой мыши.

На высоте от 900 до 1100—1200 м над ур. м. склоны гор Южного Урала заняты биотопом верхней тайги бореального типа, который в последние десятилетия подвергается особенно интенсивным вырубкам. Здесь основные виды — красная (34 %) и рыжая (32 %) полевки, численность красно-серой существенно ниже (11 %), обыкновенной — 5 %, темной — 3 %. Только в биотопе верхней темнохвойной зеленомошной тайги заметную долю в отловах грызунов составляет лесной лемминг (2 %).

Как в нижней, так и в верхней тайге вырубки, имеющие возраст до 10 лет, по видовому составу и относительной численности видов существенно отличаются от собственно таежных биотопов. Так, доминирующая в светлохвойной тайге красная полевка на вырубках едва достигает 1 % общей численности. Доля рыжей полевки, наоборот, возрастает от 26 до 42 %, а темной полевки — от 2 до 19 %.

На вырубках в верхней тайге доля рыжей полевки составляет 44 %, а красной — лишь 6 %. До 14 % увеличивается доля обыкновенной полевки, до 10 % — темной, до 25 % — экономки, которая на вырубках в верхней тайге оказывается субдоминантным видом. Красно-серой полевки и лесного лемминга нет.

В биотопе каменистых россыпей на высоте 900—1100 м над ур. м. доминирует красная полевка (54 %), субдоминирует красно-серая (22 %), сравнительно многочисленна и рыжая (16 %). В незначительном количестве встречаются в россыпях обыкновенная и темная полевки, экономка, лесная мышь, лесная мышовка, лесной лемминг. В россыпях, граничащих со свежими вырубками, доля рыжей полевки возрастает до 35 %, а красно-серой снижается до 6 %. Наибольшее видовое разнообразие в россыпях наблюдается в межсезонье и зимой, когда многие виды переселяются сюда из прилежащих некаменистых стаций.

В подгольцовых еловых мелколесьях и березовых криволесьях обитают в основном красная (48 %) и красно-серая (45 %) полевки; встречаются рыжая, обыкновенная и темная полевки, лесной лемминг, лесная мышовка. Здесь находится верхний предел распространения обыкновенной белки.

Постоянные поселения грызунов в подгольцовом поясе приурочены к биотопу каменистых россыпей. Доминирует здесь красно-серая полевка (60 %), а красная является субдоминантом (36 %). На долю рыжей полевки в россыпях подгольцового пояса приходится 3 % от общего числа добытых грызунов. Кроме лесных полевок здесь в очень малом количестве обитают серые полевки, лесная мышовка, лесной лемминг.

В кустарниковых и кустарничковых тундрах наиболее многочисленна в отловах красная полевка (53 %), затем следуют красно-серая (38 %) и рыжая (6 %).

В характерных для гор Южного Урала травяно-моховых тундрах основной вид — красно-серая полевка, после него в отловах отмечена красная (соответственно 50 и 25 % от общего числа добытых здесь грызунов). Сравнительно многочисленны серые полевки: обыкновенная (10 %), темная (4 %), экономка (6 %), на долю рыжей приходится лишь 2 %.

В каменистых россыпях горно-тундрового пояса много красных и красно-серых полевок (45 и 42 % соответственно). Здесь встречаются также рыжая полевка, а из серых — обыкновенная, темная и полевка-экономка, изредка — лесной лемминг и лесная мышовка. Однако постоянные поселения образуют только первые два вида. Все остальные грызуны появляются здесь в благоприятные годы.

2.3. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭНТОМОФАУНЫ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ИСТОРИЕЙ ЕЕ РАЗВИТИЯ

Энтомофауна Уральского хребта своеобразна. Здесь сочетаются виды с различными ареалами, а кроме многочисленных широкоареальных транспалеарктов и голарктов отмечены горнобореальные, аркто-альпийские, а также европейские и сибирские виды (Петерсен, 1924; Kuznezov, 1925; Фридолин, 1936). Довольно много видов — реликтов ледниковой эпохи, другие, как принято считать, сохранились на Урале с плиоцена. Предполагалось (Петерсен, 1924), что Урал служил убежищем третичной энтомофауны в ледниковую эпоху и затем именно отсюда сохранившиеся виды насекомых вновь заселили Европу. Н. Я. Кузнецов (1938), однако, признает эту роль Урала не столь широко, утверждая, что ледниковым убежищем могло быть лишь Приуралье.

Данные по истории флоры Урала (Горчаковский, 1969, 1975; Крашенинников, 1954), также свидетельствуют о наличии ледниковых убежищ на Урале, и наиболее обширным рефугиумом был, по всей видимости, район Южного Урала. В убежищах с третичной растительностью, как отмечает вслед за предшественниками Ю. М. Колосов (1936), характеризуя энтомофауну Урала, сохранился небольшой набор видов. Насекомые, как и другие беспозвоночные, имеют больше шансов сохраниться при таких ледниковых катастрофах, так как требуют для себя значительно меньшие участки территорий, чем более крупные теплокровные животные.

Эндемичных видов насекомых на Урале крайне мало. Все известные уральские эндемики найдены или на Южном Урале (жужелицы *Nebria uralensis* Glas., *Pterostichus urengaicus* Jur., *Carabus karpinskii* Kryzh.), или на Приполярном и Полярном (листоед *Chrysolina kusnetzovi* Jack., червец *Puto borealis* Borsch.) Такая немногочисленность эндемиков в столь обшир-