АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК · 1984

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК, 1984

УДК 591.5+575.22

Популяционная экология и морфология млекопитающих: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Обсуждаются проблемы популяционной экологии и морфологии млекопитающих. Освещаются новые данные по экологии некоторых видов полевок. Предлагаются оригинальные методические разработки для решения вопросов популяционной экологии, в том числе методы определения фенетических дистанций между популяциями грызунов и радионуклидного мечения полевок.

Основное внимание уделено изучению изменчивости морфологических признаков и анализу экологической структуры популяций, а также рассмотрению актуальных проблем внутривидовой дифференциации млекопитающих.

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

Ответственный редактор **Л. Н. Добринский**

$П\frac{21008-165(82)1245}{055(02)7}$ 15—1984

© УНЦ АН СССР, 1984.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

А. Г. ВАСИЛЬЕВ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕНЕТИЧЕСКИХ ДИСТАНЦИЙ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИОННЫМИ ГРУППИРОВКАМИ РЫЖЕЙ И КРАСНОЙ ПОЛЕВОК *(CLETHRIONOMYS)*

Успешное развитие синтетической теории эволюции во многом определяется внедрением популяционного мировоззрения в практику современных зоологических и экологических исследований. Сейчас, пожалуй, не возникает сомнения в реальности популяционной организации вида. Однако, несмотря на большое число «популяционных» работ и распространенность популяционных представлений, до сих пор критерии практического выявления популяций в ареале вида разработаны крайне недостаточно. Отсюда следует, что для успешного развития популяционной и эволюционной биологии необходим поиск популяций в природе и определение их пространственно-временных характеристик для разных видов.

Для решения этих задач перспективно, на наш взгляд, развивающееся в последнее время новое направление исследований — фенетика популяций [15]. По определению А. В. Яблокова [14], фенетика представляет собой «распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно» (с. 42). Фенетический подход, во многом основанный на популяционно-морфологических исследованиях, позволяет в ряде случаев генетически интерпретировать полученные результаты.

В целом ряде отечественных и зарубежных работ доказана пригодность этого направления для решения большого круга вопросов популяционной и эволюционной биологии (см. [14]). Один из фенетических подходов — метод сравнения популяций по большому числу неметрических признаков скелета — и применен в нашей работе.

Основоположником такого способа сравнения природных популяций является Р. Берри [17], разработавший его главным образом на домовой мыши. Метод был апробирован также на ряде других видов млекопитающих: кенгуровом прыгуне [34], черной крысе [38], рыжей полевке [37], сером тюлене [19], белохвостом олене [39] и других.

Настоящая работа посвящена рассмотрению и описанию методики определения фенетических дистанций между различными популяционными группировками рыжей *Clethrionomys glareolus* и красной *Cl. rutilus* лесных полевок.

Анализ изменчивости неметрических признаков черепа полевок

Хорошо известно деление признаков на непрерывно варьирующие, т. е. количественные, и альтернативные, или качественные [13], хотя строгой границы между ними провести, по-видимому, нельзя [15]. Генетическая природа типично количественных признаков (линейные размеры, вес органов, окраска) очевидна, но анализ ее сильно затруднен. Считается, что генетический анализ качественных признаков сравнительно легче, и наследование части этих признаков действительно в ряде случаев отвечает простым менделевским закономерностям. Однако среди качественных признаков нередко встречаются такие, которые в скрытом виде имеют количественную, полигенную природу наследования.

Явление это было проанализировано Грюнебергом [31] на лабораторных линиях домовой мыши и названо «квазинепрерывной изменчивостью». По его гипотезе, на развитие непрерывно варьирующего признака могут накладываться конечные альтернативные результаты, выражающиеся в его присутствии или отсутствии в фенотипе. Проявление признака в фенотипе наследственно обусловлено неким эпигенетическим порогом, перейдя который в своем развитии он может проявиться. Ставший классическим пример порогового признака — отсутствие третьего коренного зуба у мышей. Безусловно, наличие зуба детерминируется генотипами всех особей и его величина может варьировать от малых до больших размеров, однако у части особей зуб не проявляется, так как в этих случаях срабатывает пороговый механизм [30]. По аналогии с явлением генетического полиморфизма [26] квазинепрерывную, или пороговую, изменчивость Берри и Сирл [21] назвали эпигенетическим полиморфизмом, подчеркивая, что строгая детерминация наступает не сразу, а в процессе развития при включении порогового механизма.

Представление о генетической природе пороговых вариаций достаточно хорошо разработано [17, 18, 23—25, 28, 30, 31, 33, 40, 43] и положено в основу изучения генетической дистанции между лабораторными линиями мышей [27, 28]. Грюнеберг [32], обсуждая природу пороговых признаков, заключил, что они в генетическом плане представляют собой результат плейотропного эффекта слабо различающихся нормальных аллелей (изоаллелей) генов с большой функцией, а не результат действия

особого класса «полигенов» со слабым эффектом, о которых писал Мазер [36]. Впоследствии Берри [17] показал, что метод пригоден при характеристике и диких популяций домовых мышей.

В популяции с относительно постоянным генофондом существует большая вероятность появления потомков с определенными ассоциациями генов, особенно по количественным признакам.

Положение наследственно обусловленного порога в популяции по каждому признаку может быть специфично, открывая ту или иную часть непрерывной вариации, проявляющейся в фенотипе. По мнению Диола с соавторами [24], в основе изменения положения порога лежат мутационные события, и различия в его проявлении в разных сублиниях мышей определяются простыми генетическими различиями. Учитывая фенотипически видимую долю особей-носителей признака, можно приблизительно зафиксировать положение порога [25]. Используя этот феномен по большому числу признаков, становится возможным установить порядок генетических различий, пусть примерно, но для полевых исследований и это уже имеет большое значение. Необходимо подчеркнуть, что, идя таким путем, можно оценить только порядок величин, а не действительное генетическое расстояние между природными группировками. Другими словами, этот подход является своеобразным косвенным индикатором генетических различий, т. е. указывает, что они есть. Дальнейшее слово — за более тонкими, прямыми методами. Однако, по мнению Берри и Якобсена [20], при биохимической оценке в самом лучшем случае анализ проводится всего по нескольким десяткам локусов, тогда как каждый пороговый признак определяется по крайней мере десятью локусами, что позволяет в большей степени описать своеобразие субстанциальных пропорций генома. При этом рассматриваются суммарные различия не менее чем по 200 локусам (Берри использовал 25 признаков). Показано [42], что чувствительность обнаружения различий между линиями лабораторных мышей увеличивается с ростом числа сравниваемых признаков.

Выше уже говорилось, что пороговые признаки скелета хорошо проанализированы на домовой мыши. В отношении лесных полевок известна лишь одна попытка использования этих признаков норвежским исследователем Отто [37] на скандинавских популяциях рыжей полевки в плане работ, выполненных Берри. Нами большая часть признаков взята из тех, которые использовал Берри на домовой мыши, однако их топографическая привязка, как и следовало ожидать, у лесных полевок была несколько иной. Некоторые признаки, описанные Берри и Отто, мы не обнаружили, остальные признаки, примененные в работе, были описаны впервые.

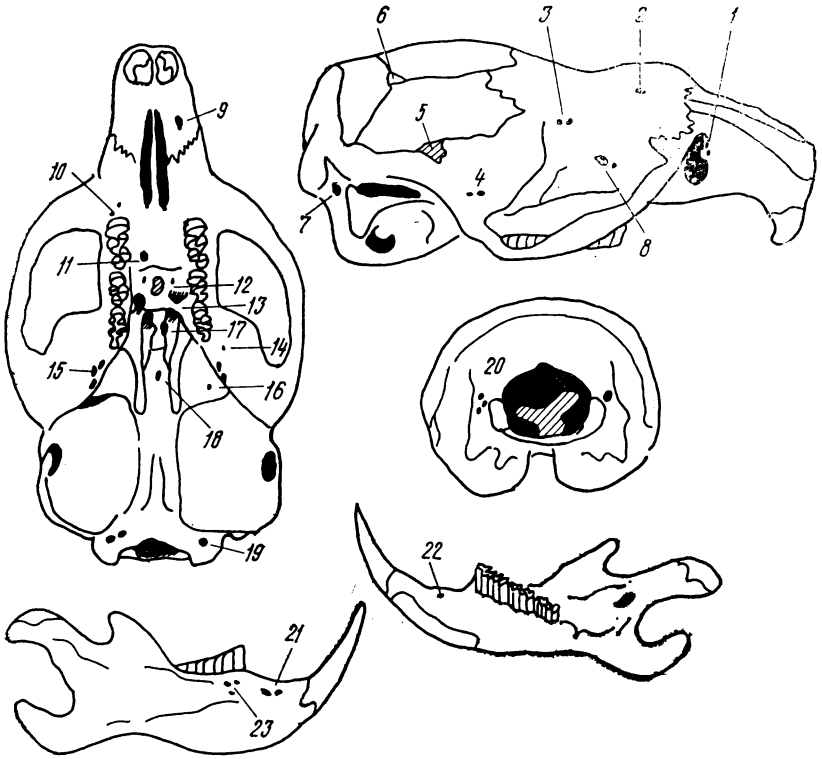


Рис. 1. Расположение неметрических признаков (*1—23*) на черепе рыжей полевки.

При поиске пороговых признаков руководствовались следующими критериями:

1. Билатерально встречающиеся признаки, если они имеют пороговую природу, подвержены флуктуирующей асимметрии, т. е. если в большой выборке билатеральный признак проявляется в четырех комбинациях: присутствует только слева или только справа, встречается на обеих сторонах, отсутствует на обеих сторонах, то этот признак имеет пороговую природу.

2. Пороговая природа унитарно (медиально) встречающихся признаков выявляется в следующих случаях: во-первых, в выборке наблюдается два альтернативных состояния признака — присутствие его у одной части особей и отсутствие у другой и, во-вторых, при проявлении унитарного признака в фенотипе его параметры варьируют от малых до больших значений.

По каждому виду поиск признаков проводился отдельно. Большинство их встречается как у рыжей, так и у красной полевок, но обнаружены и видоспецифичные. В работе использованы только черепные признаки. Расположение их на черепе

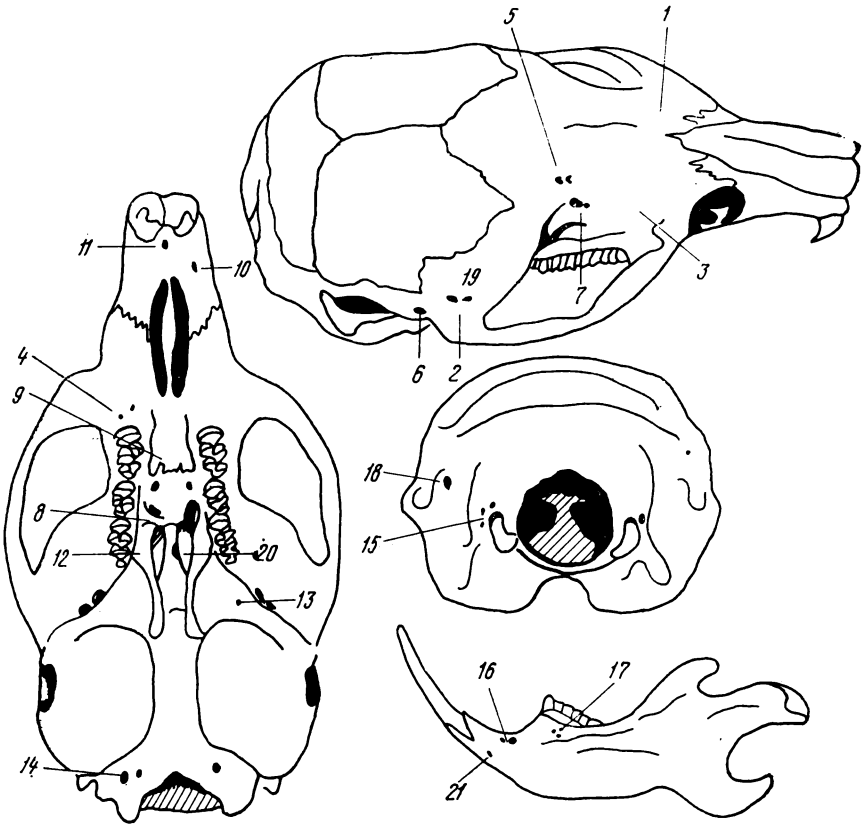


Рис. 2. Расположение неметрических признаков (*1—21*) на черепе красной полевки

показано на рис. 1, 2. Это в основном мелкие качественные морфологические вариации в строении черепа (наличие или отсутствие отверстий для кровеносных сосудов и нервов, дополнительные костные элементы, выпадения фрагментов кости и т. д.). Была проведена классификация особей, при которой отмечали наличие того или иного признака для каждой особи, а затем по каждой выборке подсчитывали частоты встречаемости признака. При расчетах не учитывали черепа, на которых нельзя было определить наличие или отсутствие признака. Частоты билатерально встречающихся признаков рассчитывали так же, как и для унитарных, т. е. учитывали наличие признака на черепе независимо от того, проявился он симметрично или только на левой или правой стороне черепа.

Затем из рассмотрения были удалены крайне редкие признаки как малоинформативные (например 1 : 1000), в частности

отсутствие третьего верхнего коренного зуба, наличие крупного сквозного отверстия на скуловом отростке верхнечелюстной кости и присутствие эмалевой марки на талонусе третьего верхнего коренного зуба. Часть обнаруженных вариаций не использована из-за субъективности их выделения при классификации. У красной полевки такими признаками оказались форма межтеменной кости при впадении в теменные в виде трилистника, выросты лобно-теменного шва распределены на всем его протяжении, отсутствие отверстий на внутренней стороне углового отростка нижней челюсти вертикальное или латеральное направление канала foramen mandibulare при его зондировании, у рыжей полевки — наличие отверстий на внутренних сторонах затылочных мыщелков, дополнительная косточка между затылочной и основной клиновидной костями, слияние носовых костей в области лобно-носового шва, отсутствие f. maxillare II (признак описан Берри [17]). Кроме того, исключали признаки, связанные с возрастом и полом. Проверяли также связь признаков между собой. Было принято, что при ассоциации меньше 0,3 связь не очевидна.

Описание неметрических пороговых признаков рыжей и красной полевок

При формировании номенклатуры основой послужили наименования признаков, приведенные в работах [17, 18, 21], и общие сведения по анатомии черепа млекопитающих ряда отечественных и зарубежных авторов [1, 6—8, 11, 12, 16, 33, 35, 37].

Необходимо подчеркнуть, что предложенная номенклатура далека от совершенства (особенно — наименований вновь описанных признаков). Как справедливо отмечают Ирмер и Висдорф [35], расхождения в номенклатуре признаков у грызунов в мировой литературе значительны. Это касается особенно мелких (аномальных) признаков, гомология которых во многих случаях не ясна. Следует добавить также, что литературные сведения по мелким черепным признакам вообще крайне ограничены. С учетом сказанного рассматриваем применяемую нами номенклатуру пороговых черепных признаков лишь в качестве рабочей. Ниже приведен перечень описанных признаков и их номенклатура. Нумерация признаков, приведенных в перечне, соответствует применяемой в тексте и рисунках.

Признаки, встреченные у рыжей полевки

1. Foramen praeorbitale duplicatum — удвоенное предорбитальное отверстие [21, с. 587].

2. Foramen frontale medium — отверстие расположено обычно по линии симметрии лобной кости на лицевой части межглазничного промежутка ближе к носовой кости.

3. Foramen frontale duplicatum — удвоенное лобное отверстие. Дополнительное отверстие может быть равным по размеру или значительно меньшим, чем основное. Признак описан Берри и Сирлом [21].

4. Foramen temporale duplicatum — удвоенное височное отверстие.

5. Fenestra parieto-temporalis completa et incompleta — небольшое или крупное окнообразное отверстие в области височно-теменного шва. Иногда оно расположено только в пределах теменной кости в виде покрытого пленкой, не заполненного костной тканью участка теменной кости. В других случаях представлено только каналообразным вырезом височной кости, захватывающим височное отверстие и тянущимся до височно-теменного шва, открываясь в него. В полном проявлении признак выглядит как слияние незаполненного фрагмента височного края теменной кости и каналообразного выреза височной кости.

6. Os interparietale accessorium — дополнительная межтеменная косточка, образованная отшнуровкой лобного заостренного края межтеменной кости.

7. Fenestra mastoidea — овальное окнообразное отверстие, покрытое прозрачной пленкой, на сосцевидной части каменистой кости ближе к затылочно-мастоидному шву. Отверстие может быть разных размеров. Иногда встречаются два отверстия, расположенные недалеко друг от друга, однако такая вариация классифицировалась как наличие обычного одного отверстия. Этот признак впервые описан и использован при изучении дифференциации сублиний в линии C3H домовой мыши [40], а его рисунок приведен в работе [21, с. 588].

8. Foramen frontale inferior duplicatum — удвоенное нижнелобное отверстие. Размеры дополнительного отверстия варьируют от равного по величине основному до $^1/_5$ размеров основного отверстия.

9. Foramen intermaxillare laterale — отверстие на вентральной стороне межчелюстной кости, расположенное сагиттально резцовому отверстию.

10. Foramen maxillare I duplicatum — удвоенное верхнечелюстное отверстие на вентральной поверхности верхнечелюстной кости, расположенное ближе к внутреннему альвеолярному краю. Признак варьирует по своему положению у разных особей [17].

11. Foramen palatinum major duplicatum — удвоенное большое небное отверстие. Признак, гомологичный встреченному на домовой мыши [17].

12. Fenestra palatina atypica — окнообразное пленчатое отверстие на небной пластинке. Изредка встречаются два затянутых пленкой отверстия. При классификации учитывали наличие признака в любом его выражении.

13. Margo palatinus posterior clausus — задний край небной пластинки замкнут. Следует отличать ложное проявление признака, когда происходит прижизненное смыкание краевых боковых отростков небной пластинки с альвеолярными бугорками. Этот признак упоминается в работе [37].

14. Foramen pseudoovale — присутствие небольшого отверстия возле f.ovale.

15. Foramen ovale duplicatum — наличие двух костных перемычек на овальном отверстии, разделяющих отверстие дважды. Признак, близкий к описанному на домовой мыши, пашенной полевке и норвежском лемминге [21].

16. Foramen inconstans — непостоянное по местоположению отверстие на височном крыле клиновидной кости ближе к f. lacerum.

17. Foramen sphenoidale laterale — видимые отверстия на боковых сторонах переднеклиновидной кости. Признак использован в работе [17].

18. Foramen sphenoidale medium — отверстие на вентральной стороне основной клиновидной кости ближе к ее центру. Признак описан впервые Диолом [22].

19. Foramen hypoglossum simplex — одинарное отверстие подъязычного канала. Признак использован впервые на домовой мыши [17].

20. Foramina condilaria multiplia — множественные (до 3 и более) отверстия в области fossa condilaris.

21. Foramen mentale duplicatum — удвоенное подбородочное отверстие. Признак впервые описан и использован Диолом [22]. Следует отличать ложное проявление признака, когда небольшое отверстие лежит на боковой поверхности хода f. mentale внутри его видимой части. Иногда встречаются два дополнительных отверстия, однако эти случаи классифицировались как проявление обычного удвоенного отверстия.

22. Foramen pseudomentale II — отверстие, расположенное на дорзальной части нижней челюсти в области диастемы ближе к альвеоле первого нижнего коренного зуба.

23. Foramina mentalia multiplia — умноженное (до 3 и более) число отверстий на наружной стороне альвеолярной части тела mandibula выше linea obliqua до передней части нижнечелюстной ветви. Признак использован Д. Г. Крыловым и А. В. Яблоковым [9] на рыжей полевке, а также В. А. Лапшовым [10] на обыкновенной полевке. В данном случае признак, являющийся меристическим, сведен нами к альтернативному.

Как уже говорилось, часть обнаруженных признаков была использована, а часть исключена из-за их связи с возрастом, полом и другими признаками. Так, признак os frontale bipartitum, аналогичный описанному на домовой мыши [43], — полное или неполное (30 %) разделение лобной кости сагиттальным швом — не использовался, так как проявил сильную связь с

возрастом ($\chi_2^2 = 16{,}5$; $p<0{,}001$). Он оказался также связанным с признаком os palatinum bipartitum (разделение небной кости на две половинки продольной бороздкой). Признак foramen innominatum simplex (одинарное отверстие на заднем альвеолярном валике нижней челюсти) также исключен из-за связи с возрастом ($\chi_2^2 = 11{,}8$; $p<0{,}01$). Проявили связь с возрастом и не использовались следующие признаки: foramen angulare duplicatum — удвоенное отверстие на внутренней стороне углового отростка нижней челюсти ($\chi_2^2 = 9{,}7$; $p<0{,}01$); foramina mentalia accessoria — дополнительные подборочные отверстия на наружной стороне передней части нижнечелюстной ветви выше linea obliqua ($\chi_2^2 = 24{,}0$; $p<0{,}001$).

Признаки, обнаруженные у красной полевки

1. Forma acuminata — остроконечная форма контура носовых костей при впадении в лобную кость. Признак, аналогичный группе вариантов, описанной автором ранее на красной полевке [3, с. 113, варианты 1—3].

2. Foramen temporale duplicatum — признак 4 у рыжей полевки.

3. Отсутствие foramen frontale anterior — переднее лобное отверстие отсутствует. Этот признак обнаружен также у рыжей полевки, но проявляет у нее сильную связь с возрастом. По-видимому, у рыжей полевки происходит частичное зарастание отверстия.

4. Foramen maxillare I duplicatum — признак 10 у рыжей полевки.

5. Foramen frontale duplicatum — признак 3 у рыжей полевки.

6. Foramen postzygomaticum — наличие отверстия височного хода у основания скулового отростка височной кости.

7. Foramen frontale inferior duplicatum — признак 8 у рыжей полевки.

8. Margo palatinus posterior clausus — признак 13 у рыжей полевки.

9. Sutura palatina transversa bifurcata — вильчатая форма поперечного небного шва.

10. Foramen intermaxillare laterale — признак 9 у рыжей полевки.

11. Foramen intermaxillare major — одинарное крупное отверстие у основания резцов на предчелюстной кости.

12. Foramen palatinum major posterior — одинарное крупное отверстие на крыловидном отростке небной кости.

13. Foramen inconstans — признак 16 у рыжей полевки.

14. Foramen hypoglossum duplicatum — двойное отверстие подъязычного канала.

15. Foramina condilaria multiplia — признак 20 у рыжей полевки.

16. Foramen mentale duplicatum — признак 21 у рыжей полевки.

17. Foramina mentalia multiplia — признак 23 у рыжей полевки.

18. Fenestra mastoidea — у рыжей полевки признак 7.

19. Отсутствие foramen temporale — отсутствие височного отверстия.

20. Foramen sphenoidale laterale — у рыжей полевки признак 17.

21. Foramen pseudomentale I — небольшое отверстие на щечной стороне нижней челюсти ближе к основанию резцов. Признак обнаружен и у рыжей полевки, но классификация его не проводилась, так как диагностика признака у этого вида в значительной степени субъективна.

Следует отметить признаки, удаленные из-за высокой корреляции с полом и возрастом. Сильную связь с возрастом проявил признак forma duplicata M^3 (на третьем верхнем коренном зубе дополнительный четвертый наружный выступающий угол). Признак встречается и у рыжей полевки, проявляя ту же тенденцию, что и у красной. Значения критерия хи-квадрат и коэффициента ассоциации по данному признаку — наивысшие из всех полученных в работе: $\chi_2^2=50{,}2$; $r=+0{,}66$. С возрастом у красной полевки происходит быстрое формирование этого признака, хотя можно было предполагать обратный процесс сглаживания выступающего угла по мере стирания зуба. Интересен признак — foramen alare II (дополнительное крыловидное отверстие, расположенное дистально f. alare). По нему обнаружена не только связь с возрастом ($\chi_2^2=6{,}17$; $p<0{,}05$), но и с полом ($\chi_1^2=3{,}98$; $p<0{,}05$). Связь с полом проявляется и по признаку «умноженное до 3 и более число отверстий по нижнему краю corpus mandibulae» ($\chi_1^2=5{,}72$; $p<0{,}05$). В результате по обоим видам из более пятидесяти признаков работающими остались для рыжей полевки 23, а для красной — 21.

В качестве меры различий использована суммарная разница между частотами отдельных неметрических признаков в сравниваемых попарно выборках. Статистический метод расчета показателя дифференциации (D), в той или иной степени отражающего порядок генетических различий, описан Берри [17, 18]. Показатель дифференциации (в ранних работах он называл его «мера дивергенции», а в более поздних — «оценка дивергенции») вычисляли по формуле

$$D=\sum\left[(\Theta_1-\Theta_2)^2-\left(\frac{1}{n_1}+\frac{1}{n_2}\right)\right]/N,$$

где $\Theta = \arcsin(1 - 2p)$, N — число признаков, p — частота встречаемости признака в долях единицы, n_1 и n_2 — объемы наблюдений в сравниваемых выборках. Дисперсию в общем случае определяли по формуле, предложенной Берри [18]:

$$V_d^2 = 4\left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)\Sigma\left[(\Theta_1 - \Theta_2)^2 - \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)\right].$$

Среднеквадратическое отклонение приближенно вычислено по формуле $\sqrt{V_d^2/N}$. Достоверность значения D оценивали по его отношению к величине стандартного отклонения [17, 18, 25].

Определение фенетических дистанций между популяционными группировками

Рассмотрим некоторые общие подходы к определению фенетических дистанций между популяционными группировками и конкретные примеры использования метода.

При проведении фенетических сопоставлений необходимо придерживаться ряда требований к материалу и планированию его сбора. Наиболее правильно, на наш взгляд, планирование синхронного сбора материала из сравниваемых группировок в сжатые сроки, не превышающие, по крайней мере, среднего срока протекания беременности животных. Для полевок, по-видимому, длительность одновременного сбора материала не должна превышать 18—20 дней, а его объем должен быть равным или близким по числу наблюдаемых особей [34, 41]. Следует помнить, что при сборе материала крайне важно получить максимальную выборку с ограниченной территории и стремиться не объединять в единую совокупность животных из удаленных друг от друга поселений или из поселений, приуроченных к биотопически контрастным условиям. При проведении межгодовых (хронографических) сопоставлений в одной и той же популяции предпочтительно собирать материал в одном локальном биотопе и в один сезон.

Необходимость соблюдения этих требований к сбору материала вызвана тем, что проявление пороговых признаков в фенотипе определяется не только внутренними генетическими факторами, но в той или иной степени корректируется влиянием внешних условий. Последнее обязательно нужно учитывать при интерпретации полученных различий.

Рассмотрим конкретный пример по определению фенетических дистанций между популяциями рыжей полевки в Оренбургской области [4]. Специфика пространственного размещения рыжей полевки в этом регионе заключается в усилении стенотопности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам. Установлено, что основной поток мигрантов перемеща-

Таблица 1

Частоты неметрических признаков в популяциях рыжей полевки Оренбургской области (июль, 1978 г.), %

№ признака	Сакмарская $n=127$	Оренбургская $n=71$	Илекская $n=100$	Шубарагашская $n=106$
1	7,2	5,8	26,8	27,3
2	12,8	22,7	20,4	33,3
3	79,2	83,6	87,4	82,1
4	1,1	18,2	41,3	30,4
5	3,0	19,1	1,4	12,5
6	6,7	1,9	0	2,8
7	37,4	21,2	24,1	61,0
8	19,0	48,0	36,5	55,0
9	43,2	44,9	43,9	16,0
10	35,0	30,3	49,5	69,0
11	72,5	79,1	87,2	40,8
12	0,9	5,5	31,4	8,9
13	54,0	36,2	23,9	8,9
14	42,5	35,9	54,1	61,4
15	8,7	13,9	5,9	6,4
16	18,1	27,0	59,2	36,9
17	7,8	0	19,5	38,8
18	8,2	4,7	8,7	9,0
19	70,0	61,9	69,4	87,5
20	18,3	35,0	47,1	30,7
21	33,6	27,4	30,3	36,5
22	69,3	69,1	78,0	93,3
23	50,0	77,1	61,1	73,5

ется вдоль пойменных «коридоров» [2, 3]. В разбираемом случае материал был единовременно собран в июле 1978 г. в четырех географических точках: 1 — пойма р. Сакмары, окрестности г. Кувандыка; 2 — пойма р. Урала, окр. пос. Каменки в 20 км восточнее г. Оренбурга; 3 — пойма р. Урала, окр. г. Илека; 4 — шубарагашский лес, окр. пос. Первомайки в 20 км южнее г. Соль-Илецка. Удаление между смежными точками сравнения составляет 150—200 км. Большая удаленность взятых выборок позволяет говорить об их принадлежности к разным популяциям. Три из них изолированы расстоянием, но потенциально могут контактировать — это сакмарская, оренбургская и илекская популяции (соответственно 1, 2 и 3-й указанным выше географическим точкам). Четвертая изолирована от остальных степью и населяет самый южный островок леса в Оренбуржье — шубарагашский лесной массив, примерно 200 лет назад соединявшийся по р. Илек с пойменными лесами р. Урала. Все популяции имеют специфическую экологическую структуру, отличаются и по метрическим признакам [4]. Наиболее своеобразна шубарагашская популяция, изолированная ландшафтной преградой.

Распределение частот пороговых признаков приведено в табл. 1. Нумерация признаков в таблице соответствует рис. 1.

Таблица 2

Фенетические дистанции между популяциями рыжей полевки Оренбургской области

Популяция	1	2	3	4
1. Сакмарская		0,085	0,215	0,278
2. Оренбургская	0,022		0,117	0,251
3. Илекская	0,029	0,026		0,156
4. Шубарагашская . . .	0,032	0,036	0,025	

Примечание. Значения показателя дифференциации приведены в верхней треугольной матрице, а нижняя треугольная матрица содержит значения среднеквадратического отклонения.

Разброс по встречаемости неметрических признаков в разных выборках довольно велик. Сильно варьирует от выборки к выборке встречаемость признаков 4, 7, 8, 10, 11, 13, 16, 17. Напротив, мало отличается процент встречаемости признаков 3, 6, 15, 18, 21. Следует обратить внимание на тот факт, что в изолированной шубарагашской популяции по некоторым признакам наблюдается резкий перепад частот по сравнению с изолированными расстоянием пойменными популяциями. Значительно возрастает частота встречаемости признаков 7, 17, 19, 22 и, наоборот, снижается частота признаков 9, 11, 13.

Рассмотрим значения показателя дифференциации между сравниваемыми популяциями (табл. 2). При попарном сопоставлении изолированных расстоянием соседних пойменных популяций различия оказываются примерно одного порядка. Показатель дифференциации между сакмарской и оренбургской выборками составляет 0,085±0,022, а между оренбургской и илекской 0,117±0,026. Интересно, что между крайними пойменными группировками, илекской и сакмарской, значения почти в два раза превышают величину различий между ближайшими пойменными пробами и составляют 0,215±0,029. В данном случае большая изоляция расстоянием сопровождается большей дифференциацией по неметрическим признакам.

Из табл. 2 видно, что по значению показателя дифференциации длительно изолированная шубарагашская популяция меньше всего отличается от илекской выборки и значительно удалена от оренбургской и сакмарской. Напомним, что шубарагашская популяция некогда была связана генетическим обменом через ряд поселений, обитавших в пойменных лесах р. Илек, с пойменной илекской популяцией, приуроченной к лесной полосе вдоль р. Урал в месте слияния этих рек. Интерпретируя эти данные с историко-генетической точки зрения, можно считать, что отмеченные факты подтверждают прямую генетическую связь илекской и шубарагашской популяций, существо-

Таблица 3

Значения показателя дифференциации группировок рыжей и красной полевок разной степени пространственной изоляции

Вариант пространственной изоляции	Показатель дифференциации
Относительно изолированные внутрипопуляционные поселения	0,006—0,012
Соседние, изолированные расстоянием 30—40 км поселения на сплошном участке ареала	0,013—0,029
Соседние популяции, изолированные на 30—40 км ландшафтно-экологической преградой	0,060—0,075
Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием 150—200 км	0,085—0,117
Изолированные в течение 100 лет островная и материковая популяции	0,125
Длительно изолированные ландшафтно-экологической преградой популяции (100—150 км)	0,154—0,156
Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием около 300—400 км	0,215
Популяции, принадлежащие разным подвидам	0,427—0,801
Популяции наиболее удаленных подвидов (казахстанская и камчатская формы)	0,982—1,104

вавшую ранее. Однако величина различий между этими близкими по происхождению группировками превышает порядок различий между соседними пойменными выборками и сопоставима с показателем дифференциации крайних — сакмарской и илекской популяций (соответственно 0,156±0,025 и 0,215±±0,029). Следует учитывать, что илекская и сакмарская популяции удалены друг от друга на расстояние более 300 км, что в два раза превышает расстояние между илекской и шубарагашской.

Таким образом, анализируя полученные различия, можно предполагать некоторое ускорение дифференциации шубарагашской популяции в условиях полной изоляции на границе видового ареала. Возможно, однако, что усиление дифференциации шубарагашской популяции связано с повышенным давлением отбора в более остепненных, по сравнению с пойменным лесом, условиях обитания этой южной группировки. Исходя из таких представлений, эффективность давления изоляции расстоянием на процесс дифференциации выглядит почти такой же, как и в результате полного нарушения панмиксии при полной изоляции.

Другой иллюстрацией возможностей метода могут служить некоторые данные, полученные нами ранее [5]. Из табл. 3 видно, что при сравнении различных вариантов полностью или частично изолированных группировок (от внутрипопуляционного уровня, когда сопоставлялись отдельные поселения в пределах одной популяции, до таксономического, когда оценивалась

дифференциация популяций, принадлежащих заведомо разным подвидам) прослеживается на качественном уровне прямая связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной разобщенности.

Резюмируя все сказанное, можно отметить, что метод определения фенетических дистанций имеет одно главное преимущество перед многими фенетическими подходами — оно заключается в интегральности показателя дифференциации, что дает возможность получить суммарную оценку различий по комплексу признаков и тем самым количественно оценивать дифференциацию популяций. Широко применяемый биохимический анализ на основе электрофореза, по-видимому, недостаточно пригоден для улавливания различий между соседними популяциями и «работает» на более высоких уровнях внутривидовой иерархии при сравнении сильно дифференцированных подвидов и на видовом уровне.

Следовательно, есть все основания говорить о перспективности применения метода определения фенетических дистанций по неметрическим пороговым признакам к решению целого ряда проблем микроэволюции и внутривидовой систематики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнаудов Г. Д. Медицинская терминология. София: Медицина и физкультура, 1979. 943 с.

2. Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, с. 3—31.

3. Большаков В. Н., Васильев А. Г. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 110—116.

4. Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982 а, с. 15—24.

5. Васильев А. Г. Дифференциация изолированных популяций рыжей и красной полевок.— В кн.: Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териологического общества: [Тезисы докл.] Т. 2, М., 1982 б, с. 15—16.

6. Гамбарян П. П., Дукельская Н. М. Крыса. М.: Сов. наука, 1955, 255 с.

7. Кирпичников М. Э., Забинкова Н. Н. Русско-латинский словарь для ботаников. Л.: Наука, 1977. 855 с.

8. Колесников Н. В. Анатомия человека. М.: Высшая школа, 1961, 409 с.

9. Крылов Д. Г., Яблоков А. В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки.— Зоол. ж., 1972, т. 51, № 4, с. 576—584.

10. Лапшов В. Ф. Фенетика поселений *Microtus subarvalis* sp. n. Mejer, Orlov, Scholl., 1972 (Поволжье) и *Microtus arvalis* Pall., 1778 (Башкирия, Крым).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1974, вып. 2(4), с. 36—49.

11. Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с

проблемой их происхождения.— В кн.: Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука, 1972, с. 114—132.
12. Синельников Р. Д. Атлас анатомии человека. Т. 1. Учение о костях, суставах, связках и мышцах. М.: Медицина, 1972, 458 с.
13. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966, 364 с.
14. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980 а, 132 с.
15. Яблоков А. В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии.— В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980 б, с. 65—73.
16. Янушкевич П. А. Анатомия домашних животных. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 374 с.
17. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*.— Genetics (Cambridge), 1963, v. 4, p. 195—220.
18. Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse.— Evolution, 1964, v. 18, N 3, p. 468—483.
19. Berry R. J. Non-metrical skull variation in two Scottish colonies of the grey seal.— J. Zool. (London), 1969, v. 157, p. 11—18.
20. Berry R. J., Jakobsen M. E. Ecological genetics of an island populations of the house mouse.— J. Zool. (London), 1975, v. 175, p. 523—540.
21. Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton.— Proc. Zool. Soc. London, 1963, v. 140, N 4, p. 577—615.
22. Deol M. S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XIV. Minor variations of the skull.— J. Genet., 1955, v. 53, p. 498—514.
23. Deol M. S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXVIII. Tail-short.— Proc. Roy. Soc. (B)., 1961, v. 155, p. 78.
24. Deol M. S., Grüneberg H., Searle A. G., Truslove G. M. Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. I. A British branch of C57BL strain.— J. Morphol., 1957, v. 100, p. 345—376.
25. Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. Edinburg — London, 1960. 365 p.
26. Ford E. B. Polymorphism and taxonomy.— In: The New Systematics. Oxford: Clarendon Press., 1940, p. 461—503.
27. Green E. L., Russel W. L. A difference in skeletal type between reciprocal hybrids of two inbred strains of mice (C57BLK and C3H).— Genetics, 1951, v. 36, p. 641—651.
28. Grewal M. S. The rate of genetic divergence of sublines in the C57BL strain of mice.— Genet. Res., 1962, v. 3, p. 226—237.
29. Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column.— J. Genet., 1950, v. 50, p. 112—141.
30. Grüneberg H. The genetics of a tooth defect in the mouse.— Proc. Roy. Soc. (B)., 1951, v. 138, p. 437—451.
31. Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continious variations.— J. Genet., 1952, v. 51, p. 95—114.
32. Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants.— J. Genet., 1955, v. 53, p. 515—535.
33. Grüneberg H. The Pathology of development. Oxford: Blackwell, 1963. 309 p.
34. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits.— J. Mammal., 1980, v. 61, N 3, p. 436—448.
35. Irmer S., Wissdorf H. Osteologishe Befunde an den Knochen des Hirnschädels bei der Mongolischen Rennmaus, *Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867) im Vergleich zu den *Ossa cranii* des Syrischen Goldhamsters, *Mesocricetus auratus* (Waterhause, 1840) und denen bei der Laboratoriummaus *Mus musculus* (Linne, 1758).— Z. Versuchstierkd, 1980, Bd 22, H. 3, S. 179—192.

36. Mather K. Biometrical genetics. London: Methuen, 1949, 162 p.
37. Otto C. Size and skeletal variation in male Bank vole along an altitudinal gradient in Western Norway.— Acta theriol., 1978, v. 23, Fasc. 19—30, p. 391—399.
38. Patton J. L., Yang S. Y., Myers P. Genetic and Morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galápagos Archipelago, Ecuador.— Syst. Zool., 1975, v. 24, N 3, p. 296—310.
39. Rees J. W. Morphological variation in the cranium and mandible of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): a comparative study of geographical and four biological distances.— J. Morphol., 1969, v. 128, p. 95—112.
40. Searle A. G. The genetics and evolution of threscold characters.— Proc. cent. biocenot. Congr., Singapore, 1960, p. 220—224.
41. Sjovold T. Non-metrical divergence between skeletal populations; the theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's mean measure of divergence.— Ossa, 1977, v. 4, p. 1—133.
42. Truslove G. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXX. A search for correlations between some minor variants.— Genet. Res., 1961, v. 2, p. 431—438.
43. Truslove G. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. V. "Interfrontal" and "parted frontals".— J. Genet., 1952, v. 51, p. 115—122.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

О. Ф. САДЫКОВ

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS*

Биологическая уникальность каждого вида проявляется в видовой специфике экологических связей типа особь — среда и популяция — среда. Реализация этих связей в конкретных условиях — объективная предпосылка популяционной дифференциации населения вида в пределах его ареала. Наиболее общие закономерности такой дифференциации отражаются в уникальности пространственной структуры каждой сформировавшейся популяции, предопределяющей специфику протекания важнейших популяционных процессов. Этим и определяется особое значение исследований пространственной структуры природных популяций для экологической теории и практики.

Формирование пространственной структуры каждой популяции зависит, с одной стороны, от биологических особенностей вида, с другой — от особенностей конкретной среды обитания. Параметры среды обитания большинства наземных позвоночных проявляют прерывистость во многих пространственных и временных масштабах. Это отражено понятиями «мозаичность», «гетерогенность», «нестабильность» [4, 19]. Признание важной роли прерывистости параметров местообитаний любых организмов лежит в основе такой фундаментальной экологической концепции, как экологическая ниша вида [18]. Одно из конкретных проявлений мозаичности — «эффект экотона» [3]. Сказанное в полной мере касается и местообитаний мелких млекопитающих — традиционного объекта полевых экологических исследований. Пространственная структура их популяций хорошо изучена в условиях степных, пустынных и тундровых ландшафтов [10], но слабо изучена в горах и лесах.

Высокая степень мозаичности, отличающая горные местообитания мелких млекопитающих от большинства равнинных, обусловлена сложным сочетанием на небольших территориях различных естественных и антропогенных стаций и создает объективные предпосылки пространственной дифференциации населения всех видов в горах.

В горах локальные участки с разным мезо- и микрорельe-

фом, мезо- и микроклиматом, с неоднородными почвенными и растительными условиями формируют комплексную экологическую мозаику, имеющую вид сложной сети иерархически соподчиненных биогеоценозов [8]. Пространственная локализация отдельных элементов экологической мозаики определяется конкретным сочетанием градиентов основных экологических факторов на той или иной территории, и вследствие этого уникальность каждого из них сохраняется на всех стадиях сукцессионных смен. Поэтому в горных условиях наиболее обычны мозаики сукцессионного происхождения [15, 17]. Дополнительное усложнение вносит интенсивное антропогенное воздействие. При изучении пространственной структуры популяций лесных полевок в горах Урала мы сочли возможным ранжировать их местообитания по стадиям сукцессионных смен на поверхности каменистого субстрата. Адекватность такого подхода подтверждается литературными данными по сходным ландшафтам Северной Америки [16].

Цель данной работы — показать высотно-поясные особенности пространственной структуры популяций фоновых видов грызунов в горах и выявить общие закономерности освоения неспециализированными видами среды, характеризующейся высокой степенью мозаичности.

Материал и методика

В работе использованы данные стационарных исследований, проведенных на территории горного массива Иремель (1586 м над ур. м., Белорецкий р-н, БашАССР) в 1978—1981 гг. Зона работ охватывала 400 км^2 в интервале высот от 850 до 1580 м и включала горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый высотные пояса. Отловы проводили давилками, которые выставляли в линии по 100 шт, с интервалом 10 м на срок не менее четверо суток. Одновременно работало пять-девять таких линий. Всего отработано 80 тыс. ловушко-суток (л.-с.) и отловлено 5,2 тыс. лесных полевок рода *Clethrionomys* трех видов: *Cl. rutilus, Cl. glareolus, Cl. rufocanus*. В качестве приманки использовали кусочки поролона, пропитанные подсолнечным маслом. За всеми давилками закреплены постоянные номера, фиксировали точку каждой поимки. При картировании в качестве топографической основы использовали карты масштаба 1 : 25000 [9]. В периоды установления и схода снегового покрова, при образовании наледей и паводках вели картирование зон концентрации полевок по визуальным признакам на маршрутных учетах. Узловые участки площадью 4 км^2 выделяли по наличию в их пределах основных характерных для данного высотного пояса элементов экологической мозаики.

Общее представление об экологической мозаике в исследуе-

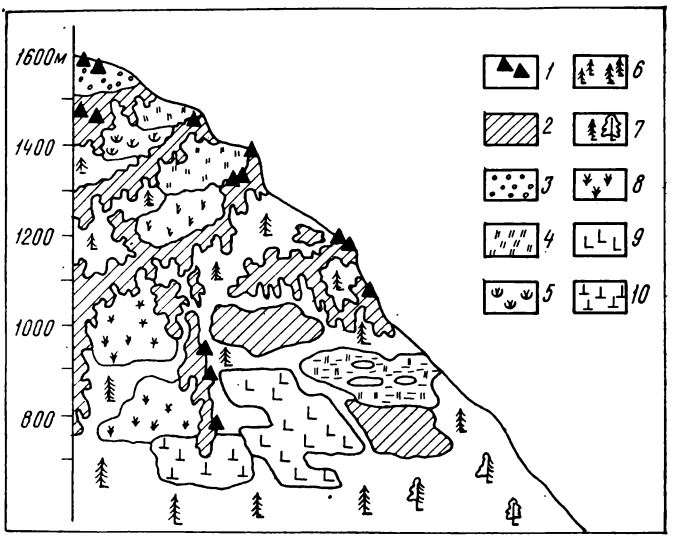


Рис. 1. Основные элементы экологической мозаики района работ.

1 — скалы и останцы, *2* — каменистые россыпи, *3* — пятнистые тундры, *4* — мохово-травяные тундры, *5* — кустарниковые тундры, *6* — подгольцовые редколесья, *7* — горные леса, *8* — горные луга, *9* — вырубки, *10* — гари.

мом районе дает рис. 1. Значительные площади в изученном интервале высот занимают каменистые россыпи, которые граничат либо со скалами и останцами, либо с разнообразными и специфическими для каждого высотного пояса растительными ассоциациями. Ширина переходных зон между мозаиками разного типа варьирует от нескольких до десятков метров. Наибольшие площади россыпи занимают в подгольцовом поясе. При отловах стремились равномерно охватывать все типы мозаик.

Результаты и их обсуждение

Карты-схемы рельефа, основных элементов экологической мозаики и размещения лесных полевок в пределах типичных узловых участков показаны на рис. 1—7. Первый участок (рис. 2) расположен на северном макросклоне Иремельского массива на высотах 850—1100 м в подпоясе верхней тайги горно-лесного пояса. Он включает скалистую гряду и две группы останцев с расположенными вокруг них крупноблочными каменистыми россыпями. Кроме них, каменистые мозаики представлены девятью мелкими «языками» и «полями» россыпей. Некаменистые местообитания представлены вырубками 7—10-летней давности, пихто-еловой горной тайгой, разнотрав-

ными и кислицовыми лугами и участком гари восьмилетней давности.

В год низкой численности всех видов (1978 г.), связанной с неблагоприятными погодными условиями зимы и весны, когда среднелетняя относительная численность всех видов не превышала в горно-лесном поясе 1 %, удалось выявить незначительные по площади поселения лесных полевок. Как видно из рис. 2, *в*, локальные поселения красной полевки с высокой относительной численностью населения (порядка 20—30 %) приурочены исключительно к каменистым местообитаниям. Изолированность этих зон в течение всего репродуктивного периода 1978 г. и неизменность их пространственной локализации позволили сделать вывод [7] о возможности сохранения мозаичного типа пространственной структуры. В условиях холодного с обильными осадками лета 1978 г. элементарные поселения [10] красной полевки совпали с участками, плотно заселенными в предшествовавший зимне-весенний период. Следовательно, и в летний период сохранялось зимнее размещение по территории подпояса верхней тайги до наступления новой зимы. Расширения границ элементарных поселений и появления временных «молодежных» поселений в 1978 г. не наблюдалось. Основная причина нерасселения молодняка из зон концентрации перезимовавших полевок — избыточное увлажнение или затопление некаменистых стаций, приуроченных главным образом к аккумулятивным элементам рельефа.

В 1979 г. среднелетняя относительная численность красной полевки во всех высотных поясах увеличилась более чем в десять раз. В фазе резкого подъема численности наблюдалось существенное расширение заселенных видом зон (рис. 2, *г*), что было связано с расселением молодняка в некаменистые местообитания, исключая вырубки, луга и гари. В начале лета возникли диффузно расположенные на периферии зон концентрации перезимовавших особей многочисленные поселения половозрелых сеголеток весенней генерации. Во вторую половину лета образовались удаленные от россыпей поселения преимущественно неполовозрелого молодняка. Особо следует отметить факт неизменности пространственной локализации поселений перезимовавших особей и приуроченных к ним и их ближайшей периферии зон высокой плотности населения вида. Даже при благоприятных условиях лета 1979 г. пространственная структура населения красной полевки оставалась мозаичной вплоть до появления массовой позднелетней генерации. В целом большую часть года (10—11 месяцев) либо круглогодично значительное количество поселений этого вида приурочено к каменистым россыпям.

Сходная пространственная структура населения отмечена у красно-серой полевки. Независимо от уровня численности, поселения приурочены к каменистым участкам со злаковым

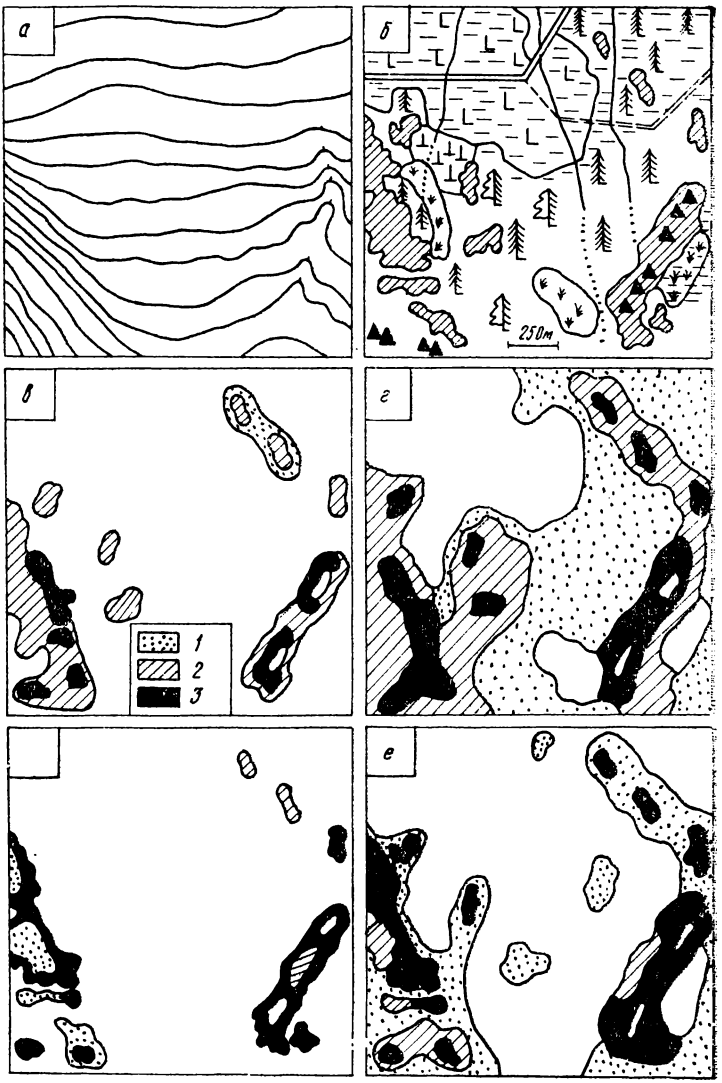


Рис. 2. Пространственная структура населения красной (*в, г*) и красно-серой (*д, е*) полевок в горно-лесном поясе в годы низкой (*в, д*) и высокой (*г, е*) численности.

Здесь и на рис. 3—7: *а* — рельеф узлового участка, *б* — основные элементы экологической мозаики участка в масштабе 1—25 000; *1—3* — градации среднелетней относительной численности: 1 — менее 1 %, 2 — от 1 до 10 %, 3 — более 10 %.

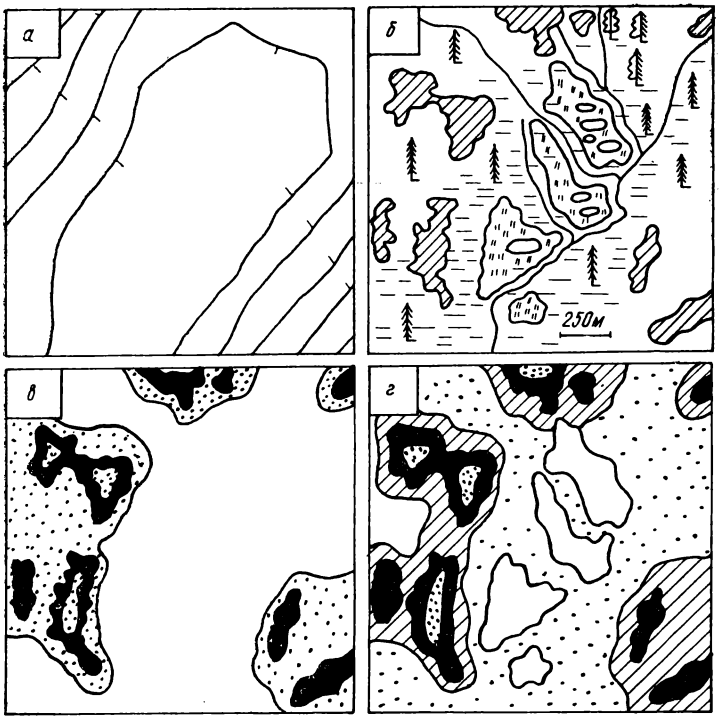


Рис. 3. Пространственная структура населения рыжей полевки в горно-лесном поясе в годы низкой (*в*) и высокой (*г*) численности.

разнотравьем на их ближайшей периферии либо с достаточно многочисленными куртинками дерновинно-злаковой растительности в пределах самих россыпей при наличии кустарников и древесного подроста. Но как при низкой, так и при высокой среднелетней численности (рис. 2, *д*, *е*) красно-серые полевки преимущественно концентрируются на периферии каменистых россыпей и практически не образуют даже временных поселений размножающихся особей в некаменистых местообитаниях, что отличает ее от красной полевки. В пределах постоянных поселений численность красно-серых полевок остается стабильной из года в год, а точнее, колеблется в гораздо более узких пределах по сравнению с ее колебаниями в зонах образования временных поселений.

Специфику пространственного размещения в подпоясе верхней тайги рыжей полевки иллюстрирует рис. 3. В 1978 г. у этого вида наблюдалось расселение сеголеток из зон концентрации перезимовавших и размножавшихся особей. Как и у двух

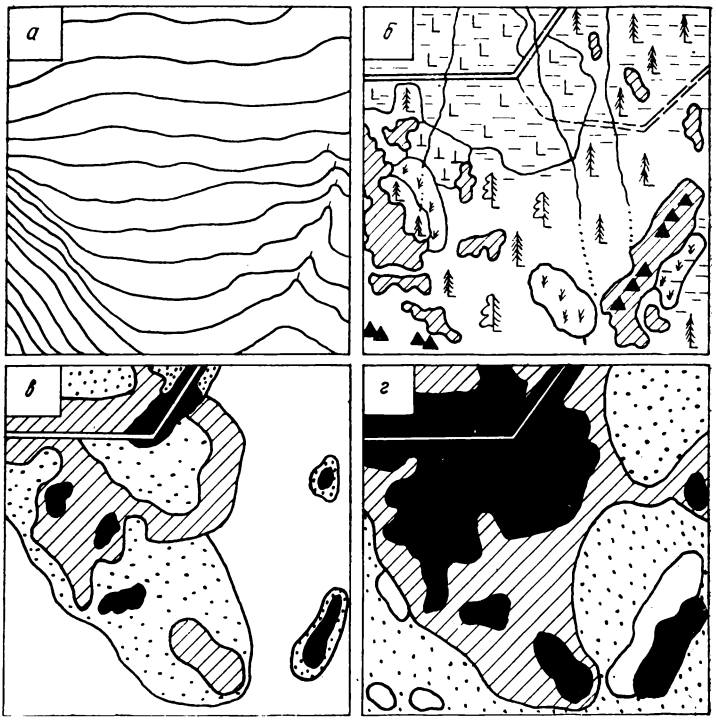


Рис. 4. Пространственная структура населения красно-серой (*в*) и красной (*г*) полевок в межгорной котловине на высоте 1000 м в горно-лесном поясе в год высокой численности.

предыдущих видов, у рыжей полевки отмечены элементарные поселения с высокой плотностью населения в каменистых россыпях. Для рыжей полевки было характерно наличие аналогичных по плотности и структуре поселений вдоль полосы отвода заброшенной насыпной лесовозной дороги, а также связь многих поселений с антропогенными элементами экологической мозаики (вырубками, вторичными лесами, дорогами и просеками). Эта связь четко проявляется и при низкой, и при высокой среднелетней численности вида (рис. 3, *в*, *г*). Обычно рыжая полевка диффузно распределена в горно-лесном поясе и явно избегает лишь участков крупноблочных россыпей вокруг скалистых гребней и останцев, т. е. зон концентрации красно-серых полевок. Несмотря на ее встречаемость в типичных таежных местообитаниях, постоянные поселения в их пределах она образует лишь на немногочисленных луговых участках с выходами каменистого субстрата. В коренных местообитаниях горной тайги, удаленных от ближайших антропогенных элементов

мозаики на 3—4 км и более, рыжая полевка отсутствует (но таких территорий остается все меньше).

Отловы лесных полевок в 1980—1981 гг. не выявили существенных отличий в пространственной структуре изученных видов по сравнению с 1979 г.

Поскольку в пределах первого узлового участка отсутствовали такие интересные мозаики, как зоны многолетней мерзлоты и верховые сфагновые болота, мы выделили второй узловой участок в подпоясе верхней тайги в межгорной котловине на южном макросклоне массива на высотах 950—1000 м. Карта-схема участка и размещение в его пределах лесных полевок в периоды высокой численности показаны на рис. 4. С весны до осени большая часть котловины постоянно заболочена. Исключение составляют только некоторые каменистые участки на периферии. Самый высокий уровень воды в котловине наблюдался в течение лета 1978 г., максимальной в это время была и площадь зон сплошного затопления. В таких условиях красные и красно-серые полевки встречались в течение лета исключительно на периферии «каменных морей». В другие годы уровень воды в котловине был значительно ниже. Красно-серые полевки равномерно заселили всю периферию «каменных морей», где их численность в течение лета составляла в среднем 15—20 %. Часть сеголеток этого вида выселилась за пределы россыпей и образовала на их периферии временные поселения. В местах неглубокого залегания многолетней мерзлоты красно-серые полевки полностью отсутствуют. Молодняк красной полевки обычно более плотно заселяет некаменистые местообитания (рис. 4, *г*) и в конце лета встречается в котловине почти повсюду, кроме центральных открытых пространств болот. Зоны концентрации размножающихся особей у красной полевки располагаются там же, где и у красно-серых. В ходе весенних и осенних паводков все население лесных полевок котловины концентрируется в россыпях. Рыжая полевка в пределах второго узлового участка не встречается.

Отмеченные особенности пространственной структуры населения лесных полевок в горно-лесном поясе не претерпевают принципиальных изменений в подгольцовом поясе на высотах 1100—1300 м (рис. 5).

В периоды низкой численности и в годы ее депрессии (как это было в 1978 г.) красные полевки в подгольцовом поясе сосредоточены исключительно в каменистых местообитаниях (рис. 5, *в*). При благоприятных погодных условиях они образуют здесь обширные зоны высокой плотности (рис. 5, *г*) и явно избегают лишь открытых пространств подгольцовых лугов. В еловых, березовых и смешанных подгольцовых редколесьях встречаются только неполовозрелые сеголетки. Их численность в каменистых местообитаниях подгольцового пояса значительно уступает таковой в россыпях. Значительная пространственная

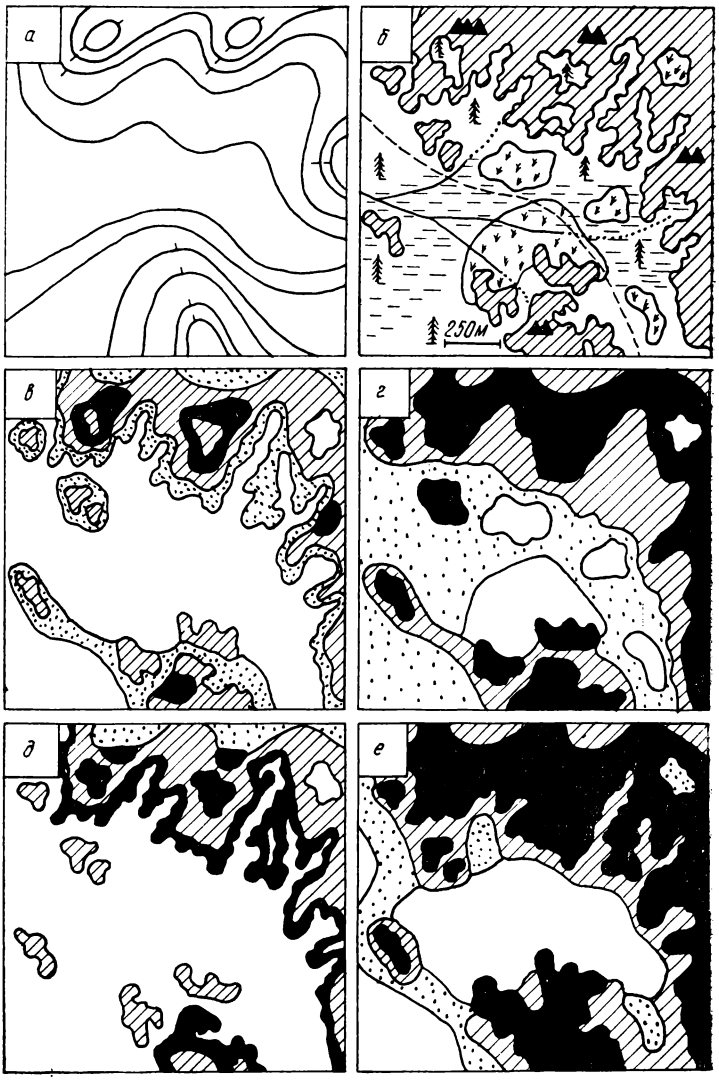


Рис. 5. Пространственная структура населения красной (*в*, *г*) и красно-серой (*д*, *е*) полевок в подгольцовом поясе.

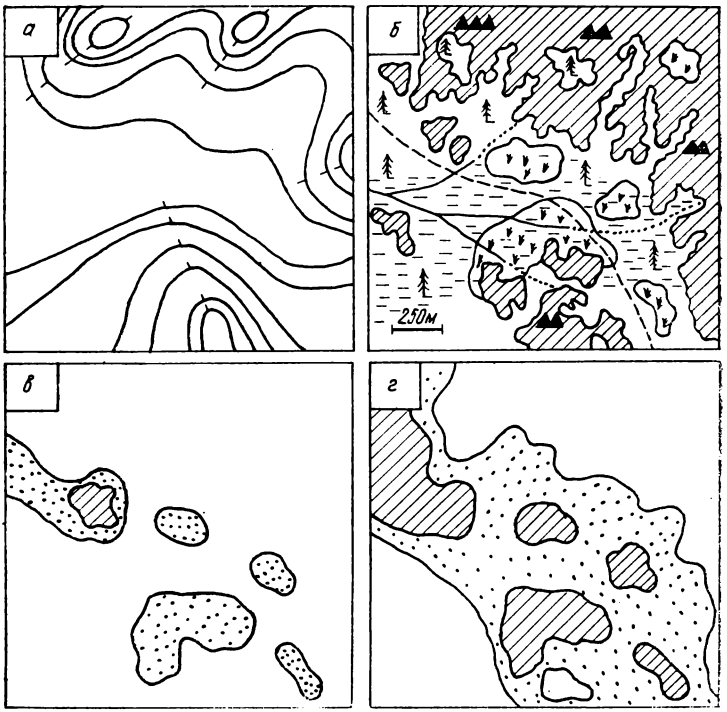


Рис. 6. Пространственная структура населения рыжей полевки в подгольцовом поясе.

протяженность россыпей в подгольцовом поясе предопределяет более высокий уровень численности вида в этом поясе по сравнению с горно-лесным. Различия особенно значительны в неблагоприятные годы или периоды.

Красно-серые полевки в подгольцовом поясе, как и в горно-лесном, образуют стабильные поселения по краям россыпей, что особенно заметно в годы низкой численности (рис. 5, *д*). В благоприятные периоды они равномерно заселяют россыпи, имевшие до расселения фрагменты стабильных поселений (рис. 5, *е*), а молодняк этого вида образует временные поселения в пограничных с россыпями редколесьях и подгольцовых лугах. При наступлении ночных заморозков и продолжительных и обильных осадках временные поселения в некаменистых местообитаниях быстро исчезают.

Красно-серые полевки, как и красные, практически не образуют устойчивых поселений в россыпях на пологих склонах и плоских участках в пределах подгольцового пояса. Оба вида предпочитают заселять россыпи на крутых склонах и подножия скалистых останцев. Можно заключить, что каменистые россы-

пи в горно-лесном и подгольцовом поясах используются однотипно, а поясные различия в основном проявляются в меньшей доле регулярно заселяемых некаменистых местообитаний. Это подтверждается и данными по пространственной структуре населения рыжей полевки в подгольцовом поясе (рис. 6).

Первое, что обращает на себя внимание на рис. 6,— отсутствие участков с высокой плотностью населения; не обнаружены они ни в пределах представленного на рис. 5 и 6 узлового участка, ни где-либо в других местах подгольцового пояса. Второе — существенно иной, по сравнению с двумя предыдущими видами, характер использования территории узлового участка и, как мы могли убедиться, территории подгольцового пояса в целом. В год низкой численности рыжие полевки были сосредоточены в россыпях, расположенных вблизи заброшенной тележной дороги, которая в настоящее время служит туристской тропой. Другие элементарные поселения этого вида в 1978 г. были приурочены к подгольцовым лугам, использовавшимся до недавнего времени в качестве летних отгонных пастбищ.

В летний период 1979 г. наблюдался рост численности в пределах зон, заселенных в предыдущий год. Во вторую половину лета, после появления массовой летней генерации, рыжие полевки заселили значительные пространства подгольцовых редколесий, но при низкой относительной численности (рис. 6, *г*). В целом в интервале высот 1100—1300 м над ур. м., по данным статистического анализа пространственной структуры, максимальная доля занятой рыжей полевкой территории даже в самые благоприятные периоды не превышала 16 %, и поэтому выделенный нами узловой участок, включавший дороги и бывшие пастбища, не типичен.

Наименее благоприятны для мелких млекопитающих условия горно-тундрового пояса Уральских гор. Зимой ветры сдувают снег с плоских, лишенных развитой растительности, вершин и большая часть поверхности горных тундр оказывается незащищенной от воздействия низких зимних температур. Здесь чаще, чем в других высотных поясах, образуются сплошные притертые ледяные корки и наледи. В горных тундрах практически круглогодично совокупная площадь пригодных для полевок участков составляет долю на порядок меньшую, чем в любых других высотных поясах.

Элементарные поселения лесных полевок (красных и красно-серых) в пределах горно-тундрового пояса в неблагоприятных условиях 1978 г. встречались крайне редко. В этом отношении узловой участок (рис. 7, *а*, *б*), выделенный в горно-тундровом поясе, не совсем типичен, поскольку характеризуется достаточно сложным рельефом и более высоким разнообразием элементов экологической мозаики, чем большая часть остальных изученных тундровых территорий. В его пределах в неблагоприятных условиях 1978 г. сохранились четыре элементарных поселе-

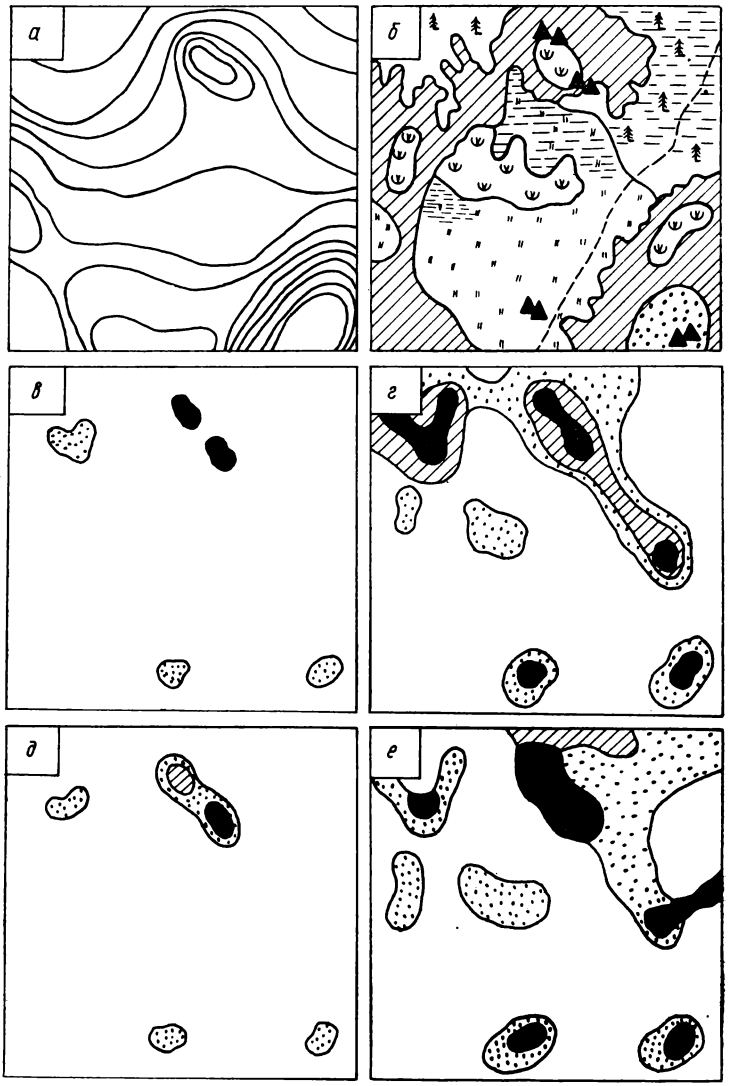


Рис. 7. Пространственная структура населения красной (*в*, *г*) и красно-серой (*д*, *е*) полевок в горно-тундровом поясе.

ния — больше, чем на участках такой же площади в других частях горных тундр Иремельского массива и других хребтов. На выделенном участке нас привлекло и наличие интенсивно используемой конной тропы, вдоль которой происходило расселение животных. Обнаруженные в 1978 г. скопления лесных полевок в горно-тундровом поясе были расположены вокруг отдельных групп останцев в крупноблочных россыпях. Одно из этих поселений находилось (рис. 7, *в, д*) на границе с подгольцовым поясом. Красные и красно-серые полевки образовали скопления в одних и тех же местах, расселения молодняка за пределы зон концентрации перезимовавших и размножавшихся особей не наблюдалось. Половозрелые сеголетки в таких локальных поселениях не встречались в течение всего лета. В разнообразных некаменистых тундровых местообитаниях поселения полевок отсутствовали в силу переувлажнения или затопления, но установлено [1], что обитатели локальных поселений регулярно выходят на кормежку в заболоченные травяные и кустарничковые тундры.

Видовая специфика пространственной структуры населения красной и красно-серой полевок в горно-тундровом поясе проявилась в последующие, относительно благоприятные годы. Так, при подъеме численности в 1979 г. (рис. 7, *г, е*) в пределах узлового участка возникло пять элементарных поселений красной полевки с высокой плотностью населения. Они были приурочены к зонам концентрации 1978 г. и вновь заселенным участкам (в основном каменистых тундр). Пространственная локализация зон высокой численности красно-серой полевки (см. рис. 7, *е*) в 1979 г. осталась неизменной. Временные поселения с низкой плотностью оба вида образовали в 1979 г. в пределах узлового участка на локальном фрагменте кустарниковой тундры с зарослями можжевельника и в расположенных вблизи россыпей мохово-травяных и пятнистых тундрах, а также в пределах елового криволесья.

В 1980 г. пространственная локализация элементарных поселений лесных полевок в горно-тундровом поясе существенных изменений не претерпела, но впервые отмечены редкие поселения размножающихся красно-серых полевок вне каменистых россыпей в мохово-травяной тундре на удалении в несколько сот метров от ближайших россыпей. В предыдущие годы эти вновь заселенные участки были переувлажнены и не имели постоянного населения.

Образ жизни красно-серых полевок в типичных тундровых некаменистых местообитаниях существенно отличается от такового в каменистых россыпях. Открыто по поверхности тундровых участков полевки практически не передвигаются. Для своих перемещений они используют многочисленные подповерхностные ходы, которые проложены в тонком слое мелкозема, мхов, лишайников и остатков травянистой растительности. Отлов жи-

вотных в таких условиях возможен только при обнаружении этих скрытых ходов и при установке ловушек внутри них. В конце лета, сразу после ночных заморозков, дождей и периодических кратковременных снегопадов, до образования ледяных пробок в ходах и наледей на поверхности субстрата, красно-серые полевки не встречаются в некаменистых местообитаниях и концентрируются в россыпях, имеющих хороший дренаж. Обследование периферии россыпей в зонах контакта с периодически заселяемыми участками тундр позволило выявить существование развитой системы подповерхностных ходов, позволяющих обитателям россыпей осваивать кормовые ресурсы территорий, не пригодных большую часть года для образования элементарных поселений. При затоплении ходов и образовании ледяных корок или пробок красно-серые полевки, как и красные, оказываются практически изолированными в пределах стабильных элементарных поселений и не появляются вне их границ.

Сезонные явления в динамике пространственной структуры тундровых поселений лесных полевок при их подробном изучении проявляют четкую связь с уровнем и качеством атмосферных осадков и их сочетанием с температурными градиентами. Можно с полным основанием говорить о ведущей роли экзогенных факторов в динамике пространственной структуры и численности населения лесных полевок в горно-тундровом поясе. Это положение в значительной степени справедливо и для населения других высотных поясов гор. Росту численности в благоприятные периоды всегда предшествуют существенные изменения пространственной структуры популяций всех видов, связанные с появлением временных элементарных поселений половозрелых сеголеток, которые выселяются из зон концентрации перезимовавших особей. Различные проявления эндогенных регуляторных реакций, по нашему мнению, есть не что иное как частная форма опосредованной взаимосвязи конкретной среды и населяющих ее организмов, внешних факторов и вызываемых ими перестроек популяционных параметров, и прежде всего пространственной структуры, определяющей весь ход размножения в горных популяциях лесных полевок.

Анализ пространственной структуры популяций лесных полевок в верхних высотных поясах гор показал исключительную роль каменистых россыпей в жизни широкораспространенных видов при заселении ими экологической периферии их ареала. Именно к россыпям приурочены элементарные устойчивые поселения лесных полевок в горах. Такие заселенные в наиболее критические периоды участки склонов, имеющие год от года постоянное и, относительно других территорий, стабильное население, образуют на всех обследованных нами хребтах устойчивую систему своеобразных «опорных пунктов» горных популяций грызунов. Отдельные элементы этой системы соответст-

вуют представлениям о стациях резервации, принятых как советскими [2, 11, 12], так и зарубежными экологами [13, 19].

Стабильная мозаичность в размещении элементарных поселений оказывает решающее влияние на протекание важнейших популяционных процессов. Например, при неблагоприятных погодных условиях все население верхних высотных поясов сосредоточивается в резервациях и в этом случае проявляются типичные эффекты эндогенной регуляции, которые выражаются в уменьшении числа размножающихся особей из числа перезимовавших, резком замедлении полового созревания сеголеток или в полной остановке размножения. Подобные явления мы наблюдали в засуху 1975 г. [5] и в неблагоприятных условиях 1978 г. [6]. Но поскольку концентрация животных в стациях резервации и отсутствие возможностей для расселения молодняка вызываются чисто экзогенными факторами, мы вынуждены констатировать ведущую роль именно экзогенных факторов в регуляции численности горных популяций лесных полевок.

Заключение

Изучение пространственной структуры популяций лесных полевок в верхних высотных поясах Уральских гор свидетельствует о наличии особой адаптивной стратегии неспециализированных видов при заселении нестабильной мозаичной среды на экологической периферии их ареалов. Проявляющаяся у эвритопных на большей части ареала видов четкая приуроченность стабильных элементарных поселений к однотипным элементам экологической мозаики высокомозаичного ландшафта отражает важнейшую сторону этой адаптивной стратегии, а именно рост тенденции к стенотопности любых видов при освоении экологической или географической периферии ареала.

На Южном Урале такая стратегия реализуется на высотах от 800 м и выше. Именно здесь мы наблюдаем многочисленные экологические предпосылки для проявления других адаптаций у неспециализированных обитателей верхних высотных поясов гор [7]. Эти адаптации выражаются в комплексе популяционных и индивидуальных реакций, который обусловливает установленную нами дифференциацию популяций в верхних высотных поясах гор Урала, где в отсутствие специализированных горных видов их экологическую нишу осваивают специализированные популяции широкораспространенных видов [7].

Полученные данные по пространственной структуре популяций лесных полевок в горах свидетельствуют об огромной сигнальной роли среды, конкретной экологической мозаики в реализации приспособлений животных на популяционном уровне организации. Именно конкретная экологическая мозаика среды оказывает влияние на протекание основных популяционных процессов. Учитывая мнение Г. Буяльской [14] о роли различных

экологических факторов в регуляции численности мелких млекопитающих, можно предположить, что непосредственно в резервациях внешние факторы оказывают непрямое влияние и достаточно четко проявляются эффекты эндогенной регуляции. Вне резерваций наибольшее регулирующее воздействие приобретают абиотические факторы, действующие на большей части территории гор.

Таким образом, пространственная структура определяет соотношения экзогенных и эндогенных регулирующих механизмов. Особо следует отметить, что большинство конкретных проявлений экзогенной регуляции имеет характер пассивных реакций отдельных внутрипопуляционных группировок, которые по признакам своей пространственной локализации и половозрастной структуре могут быть отнесены к популяционному резерву. Реакции популяционного резерва, безусловно, оказывают влияние на трансформации пространственной структуры населения вида на той или иной территории, но существенного значения для гарантированного выживания вида на этой территории такие реакции не имеют. Этим определяется ведущая роль резерваций в сохранении вида в нестабильной суровой среде экологической и географической периферии его ареала. Поскольку перестройки пространственной структуры популяций всегда предшествуют изменениям большинства других популяционных структур и параметров, представление о ведущей роли пространственной структуры и ее динамики в реализации связей в системе среда — популяция можно считать достаточно обоснованным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бердюгин К. И., Садыков О. Ф. Опыт использования прижизненных красителей для мечения грызунов.— Экология, 1981, № 5, с. 63—66.
2. Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
3. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
4. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
5. Садыков О. Ф. К изучению популяций лесных полевок в каменистых россыпях хребта Сулея на Южном Урале.— В кн.: Видовой состав и экология животных Башкирии. Уфа: Баш. филиал АН СССР, 1976, с. 150—157.
6. Садыков О. Ф. Экологические особенности полевок рода *Clethrionomys* Иремельского горного массива.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 65—81.
7. Садыков О. Ф. Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов гор (на примере Южного Урала): Автореф. дис... канд. биол. наук... Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. 22 с.
8. Стебаев И. В. Об иерархическом строении систем биогеоценозов суши.— В кн.: Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978, с. 52—64.
9. Тупикова Н. В. Зоологическое картографирование. М.: Изд-во МГУ, 1969. 250 с.

10. Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 182 с.
11. Шварц С. С. Экологическое закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
12. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
13. Anderson P. K. Ecological structure and gene flow in small mammals.— Sympt. Zool. Soc. London, 1970, N 26, p. 299—325.
14. Bujalska G. On ecologcial factors influensing reproduction of small rodents.— Wiadomosci Ecologiczne, 1975, t. 21, N 1, p. 10—17.
15. Gets L. L. Influence of vegetation on the local distribution of the meadow vole in Wisconsin.— Univ. Coon. Occas. Pap. Biol. Sci., Ser. 1970, N 1, p. 213—241.
16. Stinson N. Habitat structure and rodent species diversity on north and south-facing slopes in the Colorado lower montane zone.— Southwest Natur., 1978, v. 23, N 1, p. 77—83.
17. Watt A. S. Pattern and process in the plant community.— J. Ecology, 1947, N 35, p. 1—22.
18. Whittaker R. H. Communities and ecosystems. 2-nd. ed. N. Y.— London: MacMillan Co., 1975. 385p.
19. Wiens J. A. Population responses to patchy environments.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1976, N 7, p. 81—120.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

Н. М. ПРУШИНСКАЯ, В. Н. БОЛЬШАКОВ, Э. А. ГИЛЕВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРРЕЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ЧЕРЕПА КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА

Для изучения различий между формами и оценки их таксономического ранга как на природном, так и на музейном материале необходимо выделение максимально простых признаков. Такие признаки, как окраска меха и размеры, могут выявить в первом приближении картину распределения подвидов внутри видового ареала и могут оказаться признаками-индикаторами [14]. Окраска и размеры служат наиболее ярким фенотипическим проявлением глубоких эколого-физиологических, цитологических, биохимических и других отличий, присущих, как правило, подвидовым группировкам [4]. Изучение некоторых специфических экологических черт близких форм, а также поиск признаков-индикаторов таксонов можно вести с помощью математического метода — корреляционного анализа [7, 9]. Такого рода работы с успехом проведены, в том числе и на грызунах [5, 6, 13].

Необходимость изучения корреляционной структуры объекта при систематических исследованиях неоднократно подчеркивалась в литературе [5, 6, 11, 12, 16].

Корреляционный анализ позволяет выделить группы признаков, например в черепе, тесно связанные между собой, и на основе этих групп оценить уровень сходства и различия сравниваемых форм. Нами использован корреляционный анализ для оценки различий между подвидами копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779) в разных возрастных группах и у трехмесячных животных, родившихся в разные сезоны года и имеющих разную конституцию половых хромосом [2, 3].

Материал и методика

Для изучения изменчивости корреляционной структуры использовано 1805 черепов леммингов, родившихся в виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1972—1976 гг. и хранящихся в музее (в том числе 972 экз. *D. t. torquatus* и 833 экз. *D. t. chionopaes*). Основатели колонии (13 экз.) первого подвида были отловлены в предгорьях Поляр-

Таблица 1

Минимальное число наблюдений в группах животных, использованных для изучения корреляционной структуры черепа у трехмесячных леммингов

Сезон рождения	*D.t. torquatus*			*D.t. chionopaes*		
	самцы	самки ХО	самки ХХ	самцы	самки ХО	самки ХХ
Весна	51	29	68	61	68	78
Лето	55	36	64	14	64	36
Осень	73	27	65	29	37	34
Зима	61	43	74	46	37	55
Всего	240	135	271	150	206	203

ного Урала, а колонии второго дали начало шесть животных, пойманных на побережье губы Буор-Хая (море Лаптевых). Высушенные при обычной температуре хранения в музее, черепа промерены по общепринятой методике [1, 8] штангенциркулем с точностью до сотых долей миллиметра.

Изучено девять краниометрических признаков: 1) кондилобазальная длина, 2) длина лицевой и 3) мозговой частей черепа, 4) длина верхней диастемы, 5) длина верхнего зубного ряда, 6) скуловая ширина, 7) ширина мозговой капсулы в области барабанных камер, 8) ширина межглазничного промежутка и 9) наибольшая высота черепа. Корреляционную структуру черепа исследовали по методу П. В. Терентьева [13], силу связей оценивали по Г. Ф. Лакину [7]. Результаты количественных измерений и счета анализируемого материала обработаны на ЭВМ «Мир» и «Е-1022».

Виварный материал имеет определенные преимущества по сравнению с природными выборками. Например, он дает возможность сформировать группы животных с известным возрастом. Это особенно важно для изучения морфологической изменчивости, в том числе возрастных изменений размеров, пропорций и корреляционной структуры черепа в постэмбриональном развитии. Черепа копытных леммингов были распределены на 13 возрастных групп с интервалом в один месяц, кроме последней: в нее вошли животные старше года.

У трехмесячных животных (наиболее многочисленная группа) корреляционные зависимости между отдельными краниометрическими показателями у самцов и самок ХО и ХХ, родившихся в разные сезоны, рассматривали отдельно. Условия содержания животных в виварии довольно стабильны. Поэтому данные для одного и того же сезона, полученные в разные годы, были объединены, и материал распределили на 24 группы. Из-за неполной сохранности черепов число наблюдений в группах варьировало, хотя и незначительно (табл. 1).

Таблица 2

Число наблюдений в группах животных, использованных для изучения возрастной динамики корреляционной структуры черепа

Подвид	Возраст, мес.											
	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Более 12
D. t. torquatus	8	14	36	22	16	42	27	22	25	23	24	49
D. t. chionopaes	7	60	37	24	25	33	12	48	24	16	9	9

Возрастная динамика корреляционной структуры черепа была прослежена без учета пола, конституции половых хромосом и сезона рождения. Количество наблюдений для обоих подвидов приведено в табл. 2.

Результаты и их обсуждение

В табл. 3 приведены значения коэффициентов корреляции для трехмесячных самцов, самок ХО и самок ХХ, родившихся в разные сезоны. Анализ полученных данных показал, что «очень сильных» (коэффициент корреляции $r>0{,}9$) положительных связей у обоих подвидов немного — примерно 2,0—4,0 % [10]. У *D. t. chionopaes* несколько больше таких связей наблюдается у самцов, родившихся летом, и у самок ХО, родившихся зимой (по 5,0 %), а у самок ХХ они составляют 8,3 %. В популяции второго подвида «очень сильных» связей несколько меньше. Так, у самцов, родившихся летом и зимой, и у самок типа ХХ летней генерации их нет, у остальных животных — около 2,5 %. И только у самок ХО осенней генерации — 8,2 %. Аналогичная связь наблюдается между кондилобазальной длиной и длиной лицевой части черепа, иногда и длиной диастемы (у самок ХХ летней у якутского и самок ХО осенней генерации у ямальского подвидов). В основном для изученных признаков у копытных леммингов характерны «значительные» и «сильные» ($r=0{,}9$—$0{,}5$) связи (рис. 1, *а*, *б*), которые составляют 39,3—72,2 % у *D. t. torquatus* и 22,0—86,1 % у *D. t. chionopaes*. Умеренные и слабые связи у обоих подвидов встречаются значительно реже, примерно 0,5—2,7 %.

Слабы, а иногда и отрицательны связи у обоих подвидов межглазничной ширины со всеми другими признаками, за исключением немногих случаев. У самок обоих подвидов и самцов *D. t. chionopaes* соотношение связей «очень сильных», «сильных» и «значительных» ($0{,}9>r\geqslant 0{,}5$) и «умеренных» и «слабых» ($r<0{,}5$) примерно одинаковое, а у самцов *D. t. torquatus* «сильных и значительных» связей несколько меньше за счет увеличения «умеренных и слабых» [10].

Таблица 3

Значение коэффициента корреляции краниометрических показателей у трехмесячных самцов, самок ХО и ХХ копытных леммингов, родившихся в разные сезоны

Группа	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9
					Весна					
Самцы	1		0,95	0,82	0,81	0,64	0,80	0,71	0,26	0,69
	2	0,94	—	0,60	0,79	0,73	0,74	0,69	0,23	0,67
	3	0,86	0,63	—	0,63	0,28	0,64	0,53	0,25	0,57
	4	0,85	0,86	0,65	—	0,44	0,70	0,55	0,11	0,54
	5	0,50	0,61	0,21	0,25	—	0,46	0,51	0,17	0,50
	6	0,82	0,82	0,64	0,71	0,49	—	0,63	0,48	0,71
	7	0,80	0,77	0,65	0,73	0,50	0,76	—	0,34	0,65
	8	0,17	0,08	0,28	0,16	—0,16	0,17	0,13	—	0,29
	9	0,83	0,79	0,69	0,74	0,45	0,78	0,80	0,12	—
Самки ХО	1	—	0,94	0,80	0,83	0,49	0,77	0,73	0,40	0,71
	2	0,96	—	0,57	0,84	0,62	0,74	0,68	0,33	0,63
	3	0,88	0,70	—	0,56	0,16	0,58	0,57	0,33	0,64
	4	0,79	0,82	0,58	—	0,22	0,62	0,53	0,26	0,55
	5	0,75	0,75	0,61	0,40	—	0,46	0,51	0,22	0,31
	6	0,85	0,88	0,63	0,62	0,74	—	0,81	0,50	0,71
	7	0,81	0,76	0,74	0,53	0,66	0,77	—	0,67	0,79
	8	0,54	0,47	0,53	0,31	0,18	0,65	0,53	—	0,58
	9	0,82	0,74	0,80	0,53	0,67	0,80	0,76	0,58	—
Самки ХХ	1	—	0,93	0,78	0,86	0,50	0,79	0,66	0,41	0,61
	2	0,93	—	0,49	0,83	0,68	0,79	0,71	0,43	0,62
	3	0,87	0,65	—	0,64	0,03	0,52	0,37	0,23	0,39
	4	0,72	0,69	0,59	—	0,34	0,66	0,59	0,30	0,51
	5	0,50	0,63	0,24	0,18	—	0,47	0,56	0,44	0,36
	6	0,82	0,77	0,70	0,65	0,41	—	0,63	0,51	0,69
	7	0,66	0,58	0,63	0,49	0,26	0,81	—	0,53	0,62
	8	0,38	0,30	0,42	0,28	0,07	0,42	0,31	—	0,43
	9	0,60	0,49	0,59	0,47	0,22	0,64	0,75	0,34	—
					Лето					
Самцы	1	—	0,92	0,82	0,78	0,73	0,63	0,73	0,37	0,80
	2	0,88	—	0,53	0,93	0,74	0,79	0,51	0,24	0,62
	3	0,74	0,34	—	0,33	0,50	0,20	0,84	0,47	0,83
	4	0,79	0,77	0,48	—	0,54	0,69	0,25	0,13	0,40
	5	0,43	0,49	0,16	0,17	—	0,74	0,49	0,41	0,70
	6	0,64	0,63	0,37	0,51	0,49	—	0,26	—0,01	0,36
	7	0,35	0,27	0,31	0,18	0,27	0,50	—	0,48	0,71
	8	0,29	0,27	0,19	0,29	0,15	0,28	0,10	—	0,64
	9	0,41	0,24	0,48	0,28	0,38	0,31	0,32	0,22	—

Продолжение табл. 3

Группа	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Самки ХО	1	—	0,92	0,79	0,83	0,42	0,68	0,59	—0,01	0,61
	2	0,94	—	0,50	0,83	0,58	0,68	0,48	—0,04	0,50
	3	0,88	0,69	—	0,55	0,03	0,47	0,54	0,03	0,60
	4	0,72	0,79	0,52	—	0,18	0,48	0,45	0,03	0,48
	5	0,73	0,73	0,56	0,30	—	0,24	0,06	—0,30	0,07
	6	0,84	0,84	0,64	0,55	0,70	—	0,59	0,31	0,60
	7	0,75	0,67	0,66	0,46	0,61	0,75	—	0,27	0,80
	8	0,46	0,40	0,44	0,21	0,31	0,43	0,47	—	0,12
	9	0,76	0,67	0,71	0,41	0,62	0,76	0,85	0,55	—
Самки ХХ	1	—	0,96	0,87	0,92	0,62	0,87	0,78	0,06	0,78
	2	0,84	—	0,69	0,91	0,71	0,87	0,80	0,13	0,77
	3	0,72	0,26	—	0,75	0,32	0,68	0,59	—0,07	0,64
	4	0,70	0,74	0,35	—	0,50	0,78	0,72	0,08	0,65
	5	0,33	0,50	—0,02	0,09	—	0,64	0,61	0,26	0,65
	6	0,75	0,63	0,55	0,44	0,42	—	0,87	0,16	0,85
	7	0,50	0,40	0,39	0,23	0,41	0,70	—	0,22	0,90
	8	0,17	0,04	0,30	—0,03	0,14	0,34	0,31	—	0,31
	9	0,47	0,39	0,36	0,17	0,54	0,57	0,60	0,31	—
Осень										
Самцы	1	—	0,94	0,78	0,77	0,62	0,75	0,76	0,22	0,54
	2	0,92	—	0,52	0,83	0,71	0,77	0,73	0,30	0,36
	3	0,72	0,40	—	0,41	0,26	0,47	0,57	0,01	0,68
	4	0,76	0,76	0,42	—	0,45	0,69	0,62	0,20	0,18
	5	0,69	0,75	0,31	0,38	—	0,60	0,53	0,31	0,45
	6	0,78	0,73	0,51	0,64	0,60	—	0,71	0,28	0,39
	7	0,75	0,66	0,53	0,56	0,55	0,78	—	0,21	0,46
	8	0,14	—0,04	0,38	0,01	0,07	0,26	0,29	—	0,04
	9	0,52	0,46	0,38	0,41	0,45	0,62	0,64	0,17	—
Самки ХО	1	—	0,90	0,82	0,89	0,59	0,77	0,62	0,22	0,70
	2	0,94	—	0,51	0,89	0,74	0,80	0,62	0,22	0,61
	3	0,79	0,54	—	0,63	0,22	0,48	0,41	0,14	0,61
	4	0,91	0,93	0,59	—	0,49	0,76	0,64	0,16	0,69
	5	0,52	0,57	0,26	0,43	—	0,65	0,42	0,27	0,33
	6	0,86	0,80	0,68	0,74	0,57	—	0,69	0,34	0,73
	7	0,77	0,79	0,50	0,74	0,50	0,75	—	0,20	0,65
	8	0,02	0,06	—0,06	0,07	0,26	—0,08	—0,09	—	0,16
	9	0,74	0,72	0,53	0,66	0,57	0,69	0,54	0,28	—
Самки ХХ	1	—	0,96	0,89	0,87	0,70	0,86	0,82	0,23	0,75
	2	0,94	—	0,71	0,86	0,78	0,87	0,79	0,27	0,77
	3	0,82	0,58	—	0,72	0,45	0,68	0,71	0,12	0,59
	4	0,79	0,83	0,50	—	0,58	0,82	0,71	0,11	0,71
	5	0,60	0,64	0,36	0,36	—	0,70	0,69	0,30	0,61
	6	0,74	0,73	0,59	0,59	0,60	—	0,80	0,29	0,70
	7	0,77	0,76	0,63	0,60	0,63	0,78	—	0,26	0,74
	8	0,25	0,20	0,21	0,27	0,23	0,26	0,18	—	0,32
	9	0,70	0,63	0,64	0,49	0,54	0,62	0,73	0,33	—

Окончание табл. 3

Группа	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9
					Зима					
Самцы	1	—	0,96	0,83	0,87	0,70	0,75	0,73	0,43	0,67
	2	0,89	—	0,63	0,84	0,78	0,78	0,75	0,45	0,67
	3	0,68	0,27	—	0,71	0,35	0,55	0,51	0,32	0,54
	4	0,69	0,69	0,34	—	0,51	0,72	0,62	0,27	0,65
	5	0,61	0,72	0,14	0,26	—	0,61	0,63	0,40	0,46
	6	0,78	0,77	0,41	0,50	0,54	—	0,72	0,50	0,65
	7	0,70	0,66	0,42	0,45	0,42	0,78	—	0,42	0,69
	8	0,26	0,16	0,29	—0,02	0,15	0,35	0,30	—	0,24
	9	0,48	0,45	0,28	0,25	0,40	0,62	0,66	0,34	—
Самки XO	1	—	0,96	0,87	0,91	0,69	0,82	0,74	0,07	0,82
	2	0,92	—	0,69	0,88	0,81	0,80	0,75	0,06	0,81
	3	0,83	0,55	—	0,77	0,34	0,69	0,59	0,08	0,66
	4	0,88	0,88	0,62	—	0,51	0,68	0,59	0,01	0,65
	5	0,68	0,80	0,31	0,59	—	0,68	0,65	0,02	0,76
	6	0,73	0,70	0,57	0,78	0,52	—	0,80	0,22	0,84
	7	0,68	0,67	0,52	0,70	0,68	0,55	—	0,24	0,84
	8	0,27	0,27	0,19	0,22	0,22	0,04	0,42	—	0,21
	9	0,77	0,70	0,64	0,79	0,47	0,55	0,74	0,33	—
Самки XX	1	—	0,93	0,83	0,79	0,62	0,81	0,69	0,39	0,75
	2	0,90	—	0,57	0,81	0,69	0,70	0,61	0,30	0,72
	3	0,76	0,41	—	0,57	0,35	0,76	0,62	0,47	0,61
	4	0,74	0,72	0,47	—	0,32	0,61	0,50	0,36	0,60
	5	0,55	0,65	0,18	0,16	—	0,48	0,50	0,25	0,48
	6	0,77	0,73	0,53	0,63	0,43	—	0,70	0,60	0,78
	7	0,72	0,64	0,56	0,56	0,29	0,70	—	0,60	0,74
	8	0,14	0,07	0,18	0,12	—0,11	0,23	0,23	—	0,59
	9	0,66	0,60	0,51	0,50	0,35	0,65	0,65	0,14	—

Примечание: Здесь и в табл. 4 в правом верхнем углу — значения коэффициентов корреляции для *D. t. chionopaes*, в левом нижнем — для *D.t. torquatus*.

При анализе корреляционных связей по их силе выявлены группы признаков, наиболее тесно связанные друг с другом. Это хорошо видно при графическом изображении корреляционной структуры черепа копытного лемминга в виде корреляционных колец (см. рис. 1, *а* — *г*). Из табл. 3 и рис. 1 видно, что по ряду признаков черепа обнаруживается высокая степень корреляции. Это такие признаки, как кондилобазальная длина, скуловая ширина, длина диастемы, часто длина лицевой части черепа. Особенно тесная связь у обоих подвидов (r=0,90—0,96 для *D. t. chionopaes* и 0,84—0,96 для *D. t. torquatus*) наблюдается между кондилобазальной длиной и длиной лицевой части черепа. В эту же плеяду входят ширина черепа в области барабанных камер, наибольшая высота черепа и длина мозго-

вой камеры, только с несколько более слабыми связями ($r \geqslant 0{,}7$).

Признаками-индикаторами основной корреляционной плеяды у обоих подвидов является кондилобазальная длина и длина лицевой части черепа, так как средние коэффициенты корреляции r у них очень близки по значению и укладываются в пределы 0,75—0,85. Иногда такого же порядка r по длине диастемы и скуловой ширине. Подвиды несколько различаются лишь числом связей со значением коэффициента корреляции от 0,9 до 0,7 («жесткие связи» [12]). В целом у *D. t. chionopaes* подобных связей больше во все сезоны рождения животных и у самцов, и у самок XX, кроме особей этого подвида, рожденных весной, где, наоборот, жесткие связи преобладают. У самок XO *D. t. chionopaes* связей с r=0,9—0,7 больше у зимнего и весеннего, а у *D. t. torquatus* — летнего и осеннего сезонов рождения животных.

Только жесткие связи по пяти признакам обнаружены и у сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* [12]. Материал проанализирован из пяти точек азиатских тундр и при этом не обнаружено географической изменчивости корреляционной структуры. На основе наших данных можно сделать такое же заключение.

У обоих подвидов независимо от пола и конституции половых хромосом межглазничная ширина полностью выпадает из общего комплекса зависимостей. Она образует плеяду мощностью в один признак, с очень слабой зависимостью от других проанализированных признаков (см. табл. 3, рис. 1). Такой же факт отмечен и для полевок рыжей [11], обыкновенной, экономки, унгурской и темной [5, 6]. Иногда таким же образом выделяется и длина зубного ряда. Межглазничная ширина и длина зубного ряда также могут быть признаками-индикаторами, но уже другой плеяды.

Анализ коэффициентов корреляции без учета трехмесячных животных (табл. 4) и корреляционных плеяд (рис. 2, 3) показывает, что корреляционные связи, установленные на группе трехмесячных животных, в основном характерны и для других возрастных групп. Прослеживаются те же две корреляционные плеяды: первая — большая, основная, в нее входят все признаки, кроме межглазничной ширины, а иногда и длины верхнего зубного ряда. Последние образуют вторую, малую плеяду.

Однако выявляются и некоторые особенности, связанные с ростом и развитием черепа в процессе онтогенеза. Прежде всего следует отметить характер корреляционных связей признаков черепа у животных одномесячного возраста.

Первые этапы онтогенеза жестко регулируются внутренними факторами и степень коррелированности признаков в этот период очень высока [16]. Это очень хорошо видно на корреляционной структуре черепа одномесячных зверьков. В первую

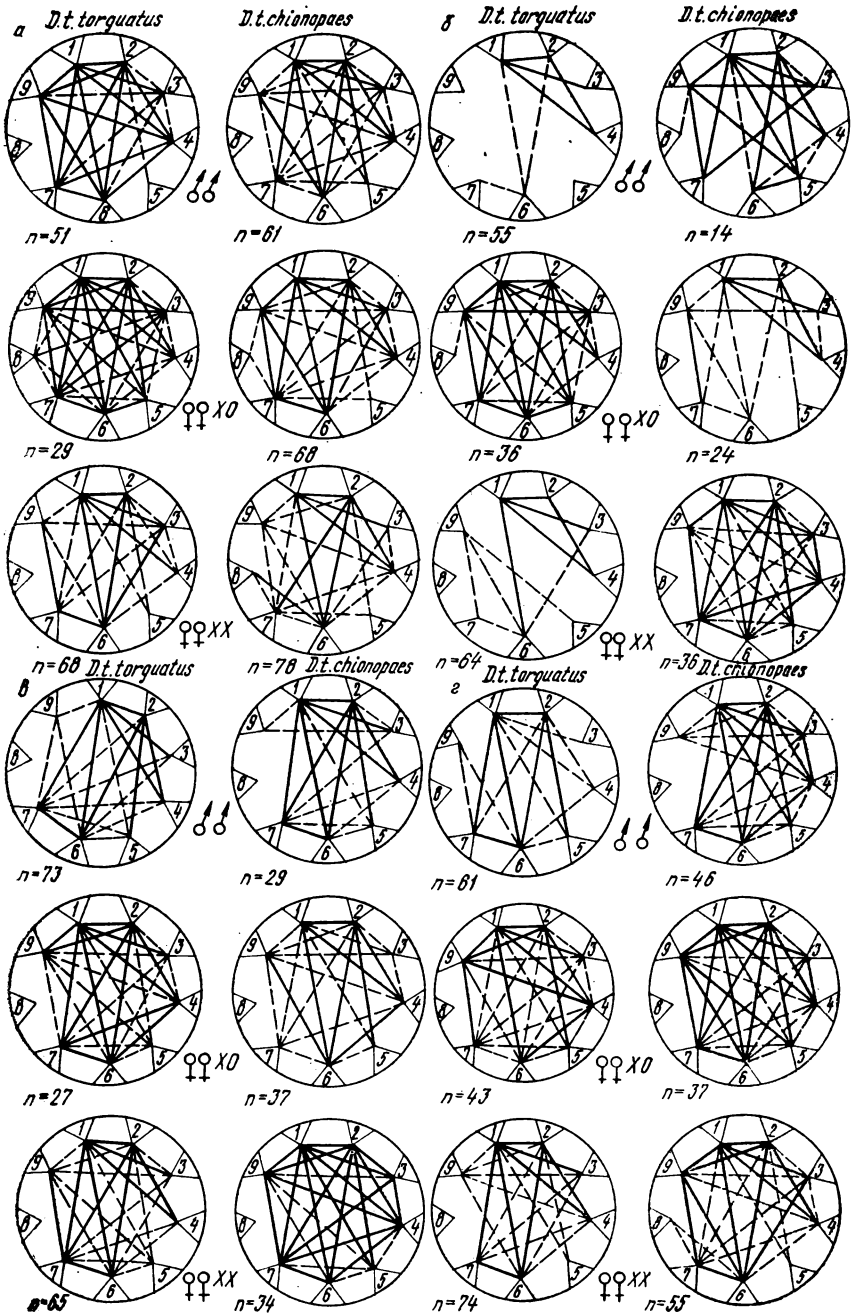

а
D.t. torquatus
D.t.chionopaes
б
D.t. torquatus
D.t.chionopaes
n=51
n=61
n=55
n=14
n=29
n=68
n=36
n=24
XO
XO
n=68
n=78
n=64
n=36
XX
XX
в
D.t.torquatus
D.t.chionopaes
г
D.t.torquatus
D.t.chionopaes
n=73
n=29
n=61
n=46
n=27
n=37
n=43
n=37
XO
XO
n=65
n=34
n=74
n=55
XX
XX

Рис. 1. Корреляционная структура черепа трехмесячных копытных леммингов, родившихся в разные сезоны.

а — родившиеся весной, *б* — летом, *в* — осенью, *г* — зимой; *сплошные линии* — $0{,}9>r>0{,}7$, *штриховые* — $r<0{,}5$.

плеяду входит семь признаков. У *D. t. torquatus* связи между ними положительные, «очень сильные» и «сильные» ($r \gg 0{,}7$), часто близкие к полной ($r \geqslant 0{,}99$). Коэффициенты корреляции длины верхнего зубного ряда имеют ранг смешанных ($r = 0{,}67—0{,}51$). Вторая плеяда состоит из одного признака — межглазничной ширины, коэффициенты корреляции которой очень слабые ($r = 0{,}06—0{,}25$) и часто отрицательные (только с длиной диастемы выявляется положительная связь). Связь межглазничной ширины с длиной зубного ряда довольно высокая ($r = 0{,}66$), но отрицательная. У *D. t. chionopaes* среди признаков с корреляцией уровня $r = 0{,}7—0{,}99$ находится длина зубного ряда — признак, который у *D. t. torquatus* не входит в первую плеяду.

У двухмесячных животных характер корреляций несколько меняется. У обоих подвидов признаки первой плеяды связаны также тесно. У *D. t. torquatus* корреляционные зависимости претерпевают некоторые изменения. Связи других признаков с длиной верхнего зубного ряда значительно ослабевают ($r = 0{,}06—0{,}53$). Признак второй плеяды — межглазничная ширина — по-прежнему слабо связан с другими, но со многими из них меняется направление связей с отрицательных на положительные.

У якутских леммингов коэффициенты корреляции с длиной зубного ряда остаются на том же уровне, а по межглазничной ширине связи со всеми признаками меняют направление на положительные, но по абсолютным значениям невелики (r от $+0{,}09$ до $+0{,}28$).

В последующие (4, 5, 6) месяцы корреляционная структура черепа мало чем отличается от таковой у двух- и трехмесячных животных, но связи признаков мозговой части черепа (длина мозговой части и ширина в области барабанных камер), а также длины зубного ряда несколько ослабевают. Межглазничная ширина у обоих подвидов проявляет случайный характер коррелированности: связи то усиливаются, то уменьшаются.

В более позднем возрасте (к 7—10 мес.) ослабевают связи ширины мозговой части черепа и его наибольшей высоты. Коэффициенты корреляции зубного ряда и межглазничной ширины или незначительно увеличиваются, или уменьшаются (у *D. t. torquatus* — с 8—9 мес., у *D. t. chionopaes* – с 9—10 мес.), причем у якутской формы снова появляются связи отрицательного направления. С девяти — одиннадцати месяцев наблюдается уменьшение коэффициентов корреляции скуловой ширины.

Таблица 4

Коэффициенты корреляции краниометрических показателей копытных леммингов разного возраста

Возраст	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 мес.	1	—	0,98	0,98	0,98	0,99	0,91	0,85	—0,94	0,97
	2	0,99	—	0,92	0,97	0,97	0,96	0,77	—0,97	0,96
	3	0,99	0,97	—	0,94	0,99	0,80	0,91	—0,86	0,95
	4	9,97	0,97	0,95	—	0,97	0,85	0,73	—0,97	0,90
	5	0,51	0,59	0,41	0,43	—	0,97	0,87	—0,92	0,97
	6	0,99	0,98	0,97	0,99	0,48	—	0,70	—0,91	0,93
	7	0,96	0,98	0,93	0,91	0,66	0,94	—	—0,61	0,91
	8	—0,07	—0,11	—0,04	—0,12	—0,66	—0,06	—0,25	—	—0,86
	9	0,96	0,97	0,94	0,91	0,58	0,94	0,97	—0,22	—
2 мес.	1	—	0,98	0,96	0,90	0,62	0,84	0,83	0,21	0,77
	2	0,95	—	0,86	0,92	0,64	0,84	0,83	0,23	0,73
	3	0,93	0,76	—	0,79	0,53	0,78	0,76	0,16	0,75
	4	0,87	0,86	0,75	—	0,42	0,75	0,70	0,28	0,58
	5	0,30	0,48	0,06	0,17	—	0,47	0,65	0,09	0,53
	6	0,86	0,87	0,75	0,74	0,48	—	0,78	0,26	0,75
	7	0,82	0,78	0,75	0,73	0,41	0,81	—	0,19	0,79
	8	—0,12	—0,22	0,01	—0,08	0,02	—0,20	—0.08	—	0,11
	9	0,76	0,80	0,59	0,68	0,53	0,69	0,83	—0,11	—
4 мес.	1	—	0,51	0,89	0,78	0,77	0,87	0,74	0,34	0,61
	2	0,93	—	0,37	0,34	0,56	0,44	0,43	0,22	0,42
	3	0,86	0,62	—	0,61	0,53	0,80	0,66	0,36	0,52
	4	0,84	0,82	0,67	—	0,62	0,58	0,53	0,11	0,49
	5	0,58	0,67	0,32	0,32	—	0,65	0,66	0,37	0,53
	6	0,80	0,78	0,66	0,71	0,57	—	0,76	0,50	0,61
	7	0,70	0,73	0,51	0,60	0,45	0,69	—	0,66	0,64
	8	0,23	0,19	0,23	0,17	—0,01	0,28	0,32	—	0,57
	9	0,76	0,69	0,68	0,63	0,40	0,74	0,80	0,43	—
5 мес.	1	—	0,95	0,84	0,85	0,82	0,91	0,79	0,27	0,74
	2	0,94	—	0,64	0,86	0,86	0,87	0,82	0,20	0,77
	3	0,78	0,52	—	0,63	0,57	0,78	0,54	0,33	0,49
	4	0,87	0,87	0,59	—	0,64	0,74	0,62	0,17	0,65
	5	0,86	0.88	0,54	0,72	—	0,84	0,79	0,35	0,76
	6	0,92	0,89	0,67	0,82	0,86	—	0,78	0,36	0,37
	7	0,76	0,71	0,58	0,64	0,70	0,71	—	0,18	0,85
	8	0,22	0,21	0,17	0,19	0,41	0,37	0,48	—	0,32
	9	0,74	0,74	0,49	0,65	0,80	0,79	0,86	0,67	—
6 мес.	1	—	0,94	0,88	0,86	0,48	0,89	0,74	0,44	0,61
	2	0,86	—	0,67	0,85	0,63	0,88	0,69	0,38	0,58
	3	0,87	0,53	—	0,70	0,16	0,73	0,66	0,43	0,54
	4	0,90	0,77	0,81	—	0,34	0,77	0,70	0,36	0,53
	5	0,04	0,40	—0,28	—0,02	—	0,49	0,31	0,28	0,36
	6	0,87	0,82	0,71	0,69	0,14	—	0,69	0,48	0,58
	7	0,40	0,58	0,13	0,27	0,46	0,42	—	0,39	0,71
	8	0,43	0,62	0,14	0,47	0,50	0,32	0,44	—	0,55
	9	0,48	0,54	0,37	0,34	0,22	0,65	0,54	0,07	—

Продолжение табл. 4

Возраст	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9
7 мес.	1	—	0,94	0,83	0,79	0,59	0,81	0,74	0,19	0,81
	2	0,91	—	0,58	0,84	0,73	0,77	0,76	0,17	0,82
	3	0,78	0,61	—	0,50	0,21	0,65	0,51	0,17	0,57
	4	0,91	0,84	0,65	—	0,56	0,66	0,68	0,07	0,77
	5	0,74	0,86	0,40	0,60	—	0,65	0,46	0,11	0,60
	6	0,89	0,82	0,78	0,84	0,66	—	0,67	0,24	0,77
	7	0,75	0,76	0,64	0,66	0,68	0,83	—	0,23	0,74
	8	0,47	0,48	0,45	0,51	0,32	0,52	0,52	—	0,06
	9	0,79	0,75	0,79	0,66	0,61	0,79	0,77	0,38	—
8 мес.	1	—	0,91	0,83	0,77	0,53	0,76	0,73	0,62	0,46
	2	0,92	—	0,56	0,72	0,55	0,76	0,75	0,79	0,45
	3	0,82	0,54	—	0,64	0,37	0,56	0,53	0,26	0,32
	4	0,79	0,82	0,53	—	0,22	0,56	0,51	0,40	0,37
	5	0,67	0,79	0,31	0,46	—	0,34	0,37	0,36	0,05
	6	0,81	0,79	0,60	0,58	0,59	—	0,77	0,69	0,73
	7	0,81	0,75	0,67	0,62	0,64	0,80	—	0,65	0,68
	8	0,02	—0,06	0,12	0,07	—0,08	0,14	0,14	—	0,52
	9	0,87	0,77	0,75	0,69	0,57	0,79	0,84	0,03	—
9 мес.	1	—	0,94	0,91	0,88	0,63	0,87	0,74	0,22	0,71
	2	0,96	—	0,72	0,85	0,76	0,86	0,70	0,21	0,73
	3	0,94	0,81	—	0,78	0,38	0,76	0,65	0,17	0,59
	4	0,87	0,87	0,77	—	0,45	0,75	0,66	0,18	0,66
	5	0,78	0,86	0,61	0,70	—	0,62	0,56	0,01	0,59
	6	0,83	0,82	0,75	0,69	0,72	—	0,65	0,33	0,76
	7	0,62	0,53	0,65	0,64	0,44	0,71	—	0,19	0,61
	8	0,32	0,20	0,43	0,30	0,05	0,41	0,61	—	0,23
	9	0,62	0,55	0,64	0,57	0,48	0,78	0,83	0,47	—
10 мес.	1	—	0,92	0,84	0,67	0,74	0,85	0,71	0,56	0,80
	2	0,88	—	0,55	0,83	0,83	0,84	0,85	0,59	0,77
	3	0,80	0,43	—	0,29	0,42	0,64	0,31	0,37	0,61
	4	0,74	0,85	0,35	—	0,51	0,58	0,80	0,50	0,50
	5	0,58	0,68	0,25	0,50	—	0,76	0,79	0,55	0,69
	6	0,62	0,58	0,47	0,45	0,49	—	0,78	0,56	0,80
	7	0,11	0,11	0,08	0,23	0,17	0,21	—	0,57	0,62
	8	0,12	0,09	0,11	0,11	0,03	0,08	—0,29	—	0,58
	9	0,67	0,44	0,74	0,37	0,18	0,58	0,08	0,22	—
11 мес.	1	—	0,86	0,44	0,69	0,56	0,57	0,67	0,11	0,41
	2	0,87	—	—0,07	0,60	0,80	0,56	0,72	0,04	0,51
	3	0,76	0,34	—	0,30	—0,34	0,11	0,01	0,19	—0,04
	4	0,80	0,67	0,51	—	0,16	0,68	0,67	0,27	0,45
	5	0,59	0,71	0,17	0,25	—	0,33	0,44	—0,38	0,47
	6	0,89	0,84	0,59	0,67	0,64	—	0,79	—0,05	0,43
	7	0,60	0,53	0,46	0,66	0,35	0,56	—	0,16	0,62
	8	—0,03	—0,17	0,16	0,05	—0,23	0,06	—0,01	—	0,30
	9	0,74	0,53	0,67	0,67	0,30	0,65	0,75	0,01	—

Окончание табл. 4

Возраст	Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9
12 мес.	1	—	0,95	0,90	0,89	0,32	0,57	0,78	0,16	0,12
	2	0,95	—	0,71	0,91	0,42	0,55	0,66	0,32	0,11
	3	0,90	0,74	—	0,71	0,12	0,50	0,81	—0,09	0,11
	4	0,85	0,83	0,72	—	0,10	0,41	0,50	0,16	—0,10
	5	0,76	0,82	0,56	0,48	—	0,61	0,30	0,33	0,13
	6	0,73	0,70	0,63	0,67	0,60	—	0,45	0,27	0,04
	7	0,69	0,65	0,67	0,63	0,47	0,53	—	—0,06	0,50
	8	—0,14	—0,09	—0,19	—0,01	—0,24	—0,16	—0,14	—	—0,02
	9	0,81	0,75	0,70	0,71	0,56	0,63	0,64	—0,02	—
Более 12 мес.	1	—	0,94	0,91	0,83	0,77	0,85	0,71	0,22	0,79
	2	0,88	—	0,72	0,80	0,84	0,78	0,68	0,26	0,76
	3	0,67	0,23	—	0,71	0,56	0,78	0,64	0,13	0,67
	4	0,73	0,90	0,09	—	0,53	0,74	0,70	0,27	0,75
	5	0,69	0,80	0,15	0,52	—	0,70	0,53	0,29	0,60
	6	0,19	0,27	—0,04	0,19	0,22	—	0,71	0,26	0,67
	7	0,53	0,58	0,17	0,34	0,74	0,07	—	0,29	0,63
	8	—0,54	—0,36	—0,54	—0,26	—0,34	—0,57	0,09	—	0,26
	9	0,29	0,44	—0,08	0,50	0,35	0,49	0,20	—0,31	—

Часть связей переходит из внутриплеядных в разряд смешанных. На более поздних этапах онтогенеза (11—12 мес. и более) корреляционная структура в основном сохраняется на уровне 6—10-месячного возраста, но внутри плеяд происходят некоторые изменения за счет перераспределения признаков между плеядами: внутриплеядные признаки первой плеяды ($r = 0{,}7—0{,}9$) переходят в разряд смешанных ($r \leqslant 0{,}5$) и в целом связи несколько ослабевают.

Данные корреляционного анализа дополняют сведения, полученные ранее по возрастной изменчивости размеров черепа копытного лемминга. В первые месяцы жизни зверьков череп увеличивается по всем изученным признакам, кроме межглазничного промежутка, который даже несколько уменьшается. Корреляции у последнего противоположного знака по отношению к другим признакам имеют жесткие положительные связи. Последующий рост черепа характеризуется периодическими подъемами и спадами, но с гораздо меньшей амплитудой, постепенно уменьшаясь, а у старых животных наблюдается даже снижение прироста. Корреляционная структура черепа в разные возрастные периоды также нестабильна. В ходе онтогенеза связи могут изменяться (их сила, направление, в нашем случае, например, для длины зубного ряда, межглазничной ширины и др.), исчезать и возникать [16]. Но в среднем их «напряжение» с возрастом несколько ослабевает, что влечет за собой некоторое уменьшение целостности системы.

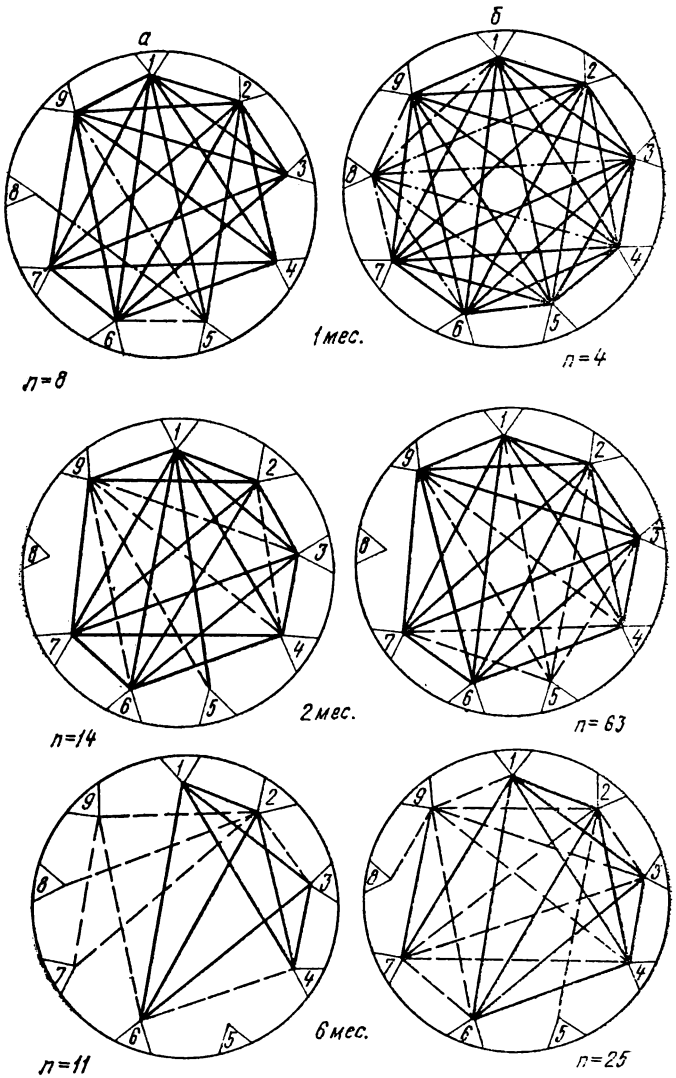


Рис. 2. Корреляционная структура черепа копытных леммингов в разном возрасте.

а — *D. t. torquatus*, *б* — *D. t. chionopaes*; *сплошные линии* — $0{,}9>r>0{,}7$; *штриховые* — $r<0{,}5$; *штрихпунктирные* — отрицательные значения r.

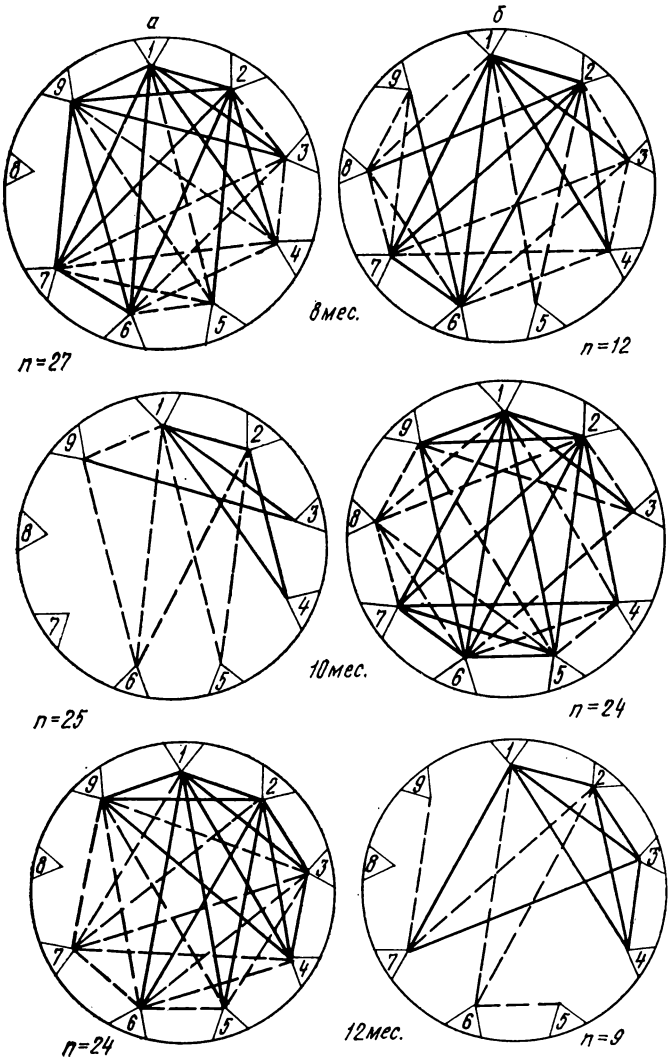


Рис. 3. Корреляционная структура черепа копытных леммингов в возрасте 8, 10 и 12 месяцев.

Усл. обозначения см. на рис. 2.

Перестройка системы корреляций происходит постепенно, и в ходе естественного отбора при образовании экологических или географических форм корреляционная структура изменяется лишь частично. В нашем случае у обоих подвидов копытных леммингов корреляционный «скелет» тоже перестраивается лишь частично: некоторые связи из жестких, внутриплеядных ослабевают, а другие и ослабевают, и меняют направление. Эти изменения сравнительно невелики и не нарушают общей стабильности корреляционного «скелета» организма.

Признаками-индикаторами корреляционных плеяд являются межглазничная ширина во всех возрастных группах у обоих подвидов и кондилобазальная длина.

На основании изложенного можно сделать следующие выводы:

1. У копытного лемминга, как и у некоторых других полевок, наблюдаются тесные положительные корреляционные связи между большинством из изученных признаков черепа. Особенно сильные связи обнаруживаются между кондилобазальной длиной и длиной лицевой части черепа. Часто эти признаки тесно коррелируют с длиной верхней диастемы и скуловой шириной, причем уровень связи обычно высок ($r > 0{,}7$—$0{,}9$). Как правило, вместе с другими признаками — длиной, шириной и высотой мозговой капсулы — они образуют единую крупную корреляционную плеяду.

2. Межглазничная ширина (иногда и длина верхнего зубного ряда) входит в другую плеяду признаков, которые очень слабо связаны с признаками первой плеяды (коэффициент корреляции обычно на уровне 0,3 и меньше).

3. С ростом общей длины черепа у обоих подвидов прежде всего увеличивается длина лицевой части черепа и признаки, связанные с ней. В меньшей степени изменяются признаки мозговой части черепа. Ширина межглазничного промежутка, как правило, не коррелирует с ними, что показано и для других полевок [6, 11].

4. У самцов и самок обоих хромосомных типов каждого подвида общий характер корреляционной структуры черепа сходен. У якутского подвида одинаковый характер связей имеют животные зимне-весенних и летне-осенних сезонов рождения, а у ямальского подвида несколько выделяется корреляционная структура черепа у зимних зверьков. Небольшие различия между подвидами в характере корреляционных зависимостей в размерах черепа, по-видимому, связаны с дифференциальной реакцией каждого подвида на условия обитания.

5. На разных этапах развития черепа корреляционная структура нестабильна и может заметно меняться, отражая неравномерность роста различных отделов черепа в целом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. Л. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 1965. 384 с.

2. Гилева Э. А. В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга.— Докл. АН СССР, 1973, т. 213, № 4, с. 952—955.

3. Гилева Э. А. Кариотип *Dicrostonyx torquatus chionopaes* и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических копытных леммингов.— Докл. АН СССР, 1975, т. 224, № 3, с. 697—700.

4. Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.

5. Канеп С. В. Корреляционная структура черепа унгурской полевки.— Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 11, с. 1706—1711.

6. Канеп С. В. Корреляционная структура некоторых видов серых полевок.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1966, с. 229—235.

7. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.

8. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 559 с.

9. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961, 364 с.

10. Прушинская Н. М. Корреляционные зависимости краниометрических показателей у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus Pallas* (1979).— В кн.: Териология на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 74.

11. Россолимо О. Л. О корреляциях отдельных размеров черепа рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*).— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 8, с. 1267—1269.

12. Россолимо О. А., Павлинов И. Я. Географическая изменчивость коррелятивных связей признаков черепа у млекопитающих.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1976, т. 81, № 6, с. 16—31.

13. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1959, № 9, вып. 2, с. 137—141.

14. Шварц С. С. Эволюционная экология животных: Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 65. 200 с.

15. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.

16. Шмидт В. М. О корреляциях. 1. Сущность, онтогенетический и филогенетический аспекты явления биологических корреляций.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1979, № 3, с. 77—85.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

И. А. ВАСИЛЬЕВА, А. Г. ВАСИЛЬЕВ

ОПЫТ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ЗАБАЙКАЛЬСКОЙ И АЛТАЙСКОЙ ФОРМАМИ БОЛЬШЕУХОЙ ПОЛЕВКИ (ALTICOLA MACROTIS RADDE, 1861)

Таксономические взаимоотношения между формами сибирских высокогорных полевок обсуждаются в зоологической литературе в течение многих лет. После выхода работы А. П. Разореновой [14] большинство зоологов признавали видовую самостоятельность алтайской (*Alticola vinogradovi* Ras., 1933) и забайкальской (*A. macrotis* Radde, 1861) полевок [6, 7, 12]. В более поздних работах наметилась тенденция к их объединению из-за нечеткости диагностических признаков в один вид сибирской высокогорной, или большеухой, полевки *A. macrotis* [8, 9, 15].

Экспериментальными исследованиями, проведенными в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР, обоснована неправомерность выделения *A. vinogradovi* в самостоятельный вид и подтверждено видовое единство ее с *A. macrotis*. В результате кариологических исследований алтайской и забайкальской форм большеухой полевки, а также всестороннего изучения их биологии и гибридизации в условиях вивария установлено, что эти формы со сходными кариотипами дают плодовитое потомство при скрещивании [3, 4].

В плане дальнейшего изучения таксономических взаимоотношений между этими формами несомненный интерес представляет анализ гибридного материала, который является продуктом непосредственного генетического взаимодействия сравниваемых таксонов. Кроме того, из-за ограниченности материала в предшествующих исследованиях недостаточно изучена степень морфологической дифференциации подвидов. Остается открытым вопрос о диагностических признаках забайкальской и алтайской большеухих полевок.

Все большее значение для внутривидовой систематики приобретает метод оценки фенетических дистанций по комплексу неметрических признаков [5, 24—26]. Метод позволяет получить суммарную оценку различий по комплексу неметрических пороговых признаков, что особенно важно для количественной

оценки уровня дифференциации и определения дивергенции внутривидовых форм.

Основоположниками этого метода являются генетики английской школы, первоначально разработавшие его для генетического сравнения сублиний лабораторных домовых мышей [21, 22], а затем Р. Берри [19] успешно применил его при сравнении природных популяций домовой мыши. Следует заметить, что пороговая природа анализируемых признаков предполагает возможность генетической интерпретации получаемых различий [20, 24], что немаловажно при таксономических сопоставлениях. С другой стороны, так как пороговые неметрические признаки в скрытом виде имеют количественную природу варьирования, во многом определяемую эндогенными факторами, то их использование имеет некоторое преимущество перед обычным анализом метрических признаков, имеющих количественную природу и подверженных влиянию внешних факторов.

Цель настоящей работы — сопоставление полученных нами ранее данных по основным краниометрическим показателям и морфотипической изменчивости важного диагностического признака — рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба (M^3) с результатами фенетического анализа по комплексу неметрических черепных признаков *A. macrotis macrotis*, *A. m. vinogradovi* и гибридов между ними.

Материал и методика

Для исследований использовали коллекции черепов, хранящиеся в Зоологическом музее Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Основной материал представлен черепами зверьков, которых разводили в виварии А. В. Покровский и И. А. Кузнецова.

Основатели лабораторной колонии забайкальской полевки привезены в 1975 г. из Байкальского государственного заповедника (изучен 131 череп этой формы). Колония алтайской полевки ведет начало от основателей, привезенных с Теректинского хребта в 1972 г. (изучено 139 экз.). Кроме этого, использовано 142 черепа гибридов первого поколения и 120 черепов гибридов второго поколения. Природные серии представлены выборками с хребта Малый Хамар-Дабан (8 экз., 1975 г.), из окрестностей оз. Телецкого (7 экз., 1966 г.) и с хребта Чихачева (20 экз., 1972 г.).

Для краниометрической характеристики использованы строго одновозрастные выборки трехмесячных животных. Измерения черепов проводили по стандартной методике. Взято девять основных промеров черепа (табл. 1). Для сравнения пропорций черепа рассчитаны индексы промеров по отношению к кондилобазальной длине (табл. 2).

Таблица 1

Сравнение размеров черепа забайкальской и алтайской форм большеухой полевки и их гибридов (виварные колонии), мм

Признак	Показатель	Забайкальская $n=44$	Алтайская $n=40$	Гибриды	
				первого поколения $n=11$	второго поколения $n=29$
Кондилобазальная длина	$M \pm m$	25,7±0,09	25,7±0,09	25,8±0,12	25,5±0,11
	C_v, %	2,38	2,21	1,50	2,22
Длина лицевой части	$M \pm m$	15,0±0,05	15,0±0,05	15,2±0,10	15,0±0,08
	C_v, %	2,03	2,26	2,12	2,73
Длина мозговой части	$M \pm m$	10,7±0,05	10,7±0,06	10,6±0,10	10,5±0,06
	C_v, %	3,30	3,25	2,92	3,19
Длина верхней диастемы	$M \pm m$	7,8±0,04	7,8±0,05	8,1±0,07	7,8±0,04
	C_v, %	3,66	3,73	2,57	3,19
Длина верхнего ряда коренных	$M \pm m$	5,8±0,03	5,8±0,03	5,8±0,07	5,9±0,05
	C_v, %	3,37	3,31	3,91	4,69
Межглазничная ширина	$M \pm m$	4,1±0,02	4,2±0,02	4,1±0,04	4,2±0,04
	C_v, %	2,39	2,42	2,97	4,45
Скуловая ширина	$M \pm m$	14,1±0,05	14,6±0,06	14,4±0,16	14,0±0,08
	C_v, %	2,29	2,36	3,62	2,67
Высота черепа	$M \pm m$	9,6±0,04	9,6±0,04	9,5±0,09	9,5±0,06
	C_v, %	2,55	2,33	2,90	3,12
Наибольшая ширина черепа	$M \pm m$	12,7±0,04	12,8±0,04	12,8±0,14	12,5±0,06
	C_v, %	2,19	2,00	3,38	2,61

Таблица 2

Индексы краниометрических признаков забайкальской и алтайской форм большеухой полевки и их гибридов, %

Признак	Показатель	Забайкальская $n=44$	Алтайская $n=40$	Гибриды	
				первого поколения $n=11$	второго поколения $n=29$
Длина лицевой части	$M \pm n$	58,2±0,13	58,4±0,14	59,1±0,30	58,9±0,16
	C_v, %	1,44	1,50	1,61	1,44
Длина мозговой части	$M \pm n$	41,8±0,10	41,6±0,13	40,9±0,30	41,1±0,19
	C_v, %	1,59	1,85	2,32	2,39
Длина верхней диастемы	$M \pm n$	30,3±0,10	30,5±0,15	31,3±0,20	30,4±0,13
	C_v, %	2,08	3,15	2,02	2,33
Длина верхнего ряда коренных	$M \pm n$	22,7±0,13	22,6±0,11	22,3±0,25	23,1±0,20
	C_v, %	3,80	3,09	3,50	4,48
Межглазничная ширина	$M \pm n$	16,1±0,08	16,4±0,09	15,9±0,17	16,2±0,12
	C_v, %	3,15	3,24	3,38	3,79
Скуловая ширина	$M \pm n$	54,6±0,10	56,6±0,22	55,8±0,57	55,0±0,24
	C_v, %	1,25	2,40	3,26	2,15
Высота черепа	$M \pm n$	37,2±0,09	37,2±0,15	37,0±0,36	37,1±0,20
	C_v, %	1,64	2,43	3,08	2,88
Наибольшая ширина	$M \pm n$	49,2±0,07	49,7±0,20	49,6±0,53	49,1±0,21
	C_v, %	0,98	2,47	3,37	2,31

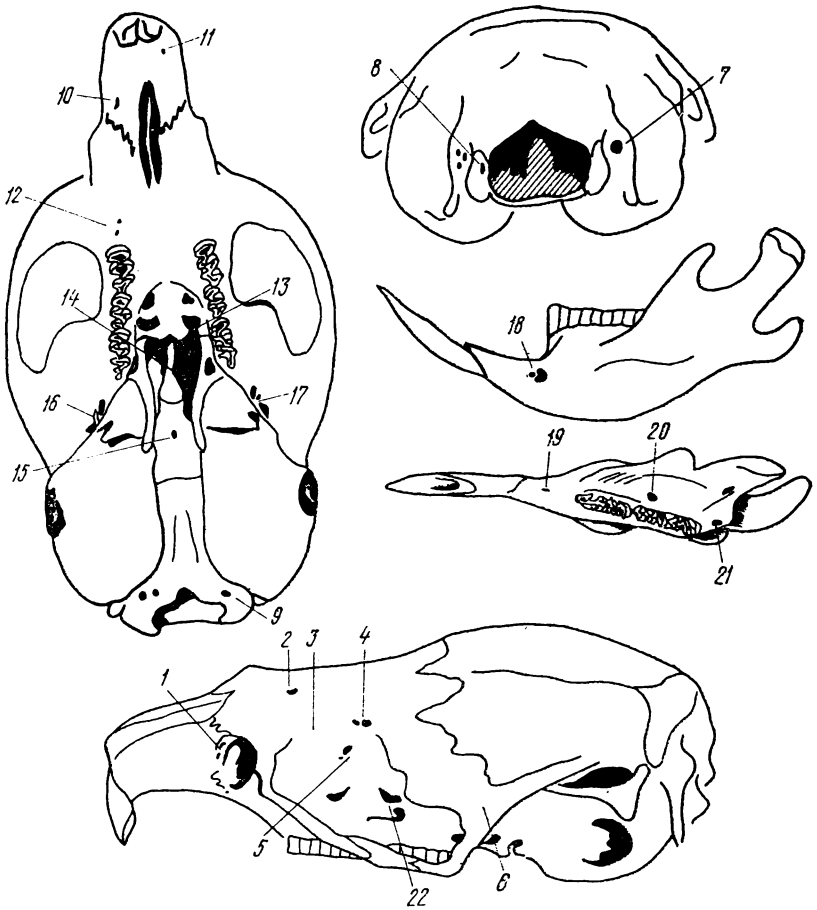


Рис. 1. Расположение неметрических признаков на черепе забайкальской большеухой полевки

1—22 — номера признаков.

Морфотипическая изменчивость рисунка жевательной поверхности забайкальской и алтайской форм большеухой полевки проанализирована нами ранее [2]. В настоящей работе приводятся новые данные по сравнению форм с применением показателя суммарной складчатости зуба, предложенного Н. И. Путинцевым. В этом случае складчатость зуба выражается в баллах [13].

Метод определения фенетических дистанций применительно к рыжей и красной полевкам и примеры интерпретации полученных на его основе результатов описаны А. Г. Васильевым (см. статью в наст. сб.). Большинство признаков, использован-

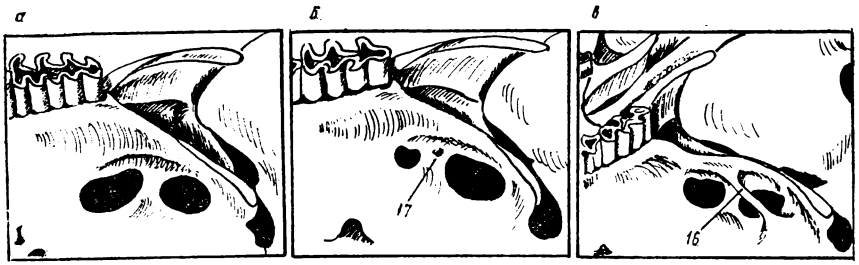


Рис. 2. Форма овального отверстия (foramen ovale) у забайкальской (*а*), алтайской (*б*) большеухих полевок и их гибридов (*в*).

16 — interjunctura foraminis ovalis (дополнительная костная перемычка овального отверстия); *17* — foraminulum pseudoovale (одиночное маленькое отверстие в центре срединной пластинки овального отверстия).

ных у красной и рыжей полевок, применено и для фенетического сравнения забайкальской и алтайской полевок, однако обнаружены и новые, краткое описание которых приведено в общем списке признаков. В работе использованы лишь черепные неметрические признаки большеухих полевок. Расположение их на черепе показано на рис. 1, 2. При классификации особей отмечали наличие признаков для каждой особи и подсчитывали частоты их встречаемости. Частоты билатеральных признаков рассчитывали так же, как и для унитарных, т. е. за единицу встречаемости принимали особь в целом независимо от того, слева, справа или симметрично проявляется признак на черепе.

Оценивали связь признаков с полом, возрастом и друг с другом. В большинстве случаев связь отсутствовала, что позволило использовать выборки в полном объеме, т. е. объединить данные по особям обоих полов и разного возраста. Выбраковывали признаки, классификация которых была затруднена или в значительной степени субъективна, и крайне редкие признаки как малоинформативные. В итоге предварительной выбраковки из найденных признаков (более 30) остались для дальнейшей работы 22. Ниже приведен список использованных признаков, нумерация которых соответствует таковой на рисунках и в таблицах. Латинская номенклатура признаков рассматривается нами лишь в качестве предварительной, «рабочей».

Список неметрических признаков черепа, встреченных у большеухой полевки

1. Foramen praeorbitale duplicatum — удвоенное предглазничное отверстие.
2. Foramen frontale medium —центральнолобное отверстие.
3. Foramen frontale anterior отсутствует — переднелобное отверстие отсутствует.

4. Foramen frontale duplicatum — удвоенное лобное отверстие.

5. Foramen frontale inferior duplicatum — удвоенное нижнелобное отверстие.

6. Foramen temporale отсутствует — височное отверстие отсутствует.

7. Foramen occipitale simplex — одиночное затылочное отверстие. Расположено в области мыщелковой ямки.

8. Foramen condyli — присутствие одиночного мыщелкового отверстия. Расположено на сочленовной поверхности мыщелка ближе к foramen magnum. Иногда встречаются два отверстия, которые классифицировались как обычное одиночное. Признак отмечен нами впервые.

9. Foramen hypoglossum simplex — одиночное подъязычное отверстие.

10. Foramen intermaxillare I присутствует — наличие отверстия на вентральной стороне межчелюстной кости ближе к шву с верхнечелюстной костью (обнаружен впервые).

11. Foramen intermaxillare II присутствует — наличие отверстия на вентральной стороне межчелюстной кости ближе к резцам. У рыжей и красной полевок признак назван f. intermaxillare laterale (см. статью А. П. Васильева в наст. сб.).

12. Foramen maxillare duplicatum — удвоенное верхнечелюстное отверстие.

13. Margo palatinus posterior disjunctus — задний край костного неба не сомкнут с альвеолярной частью небной кости. Признак, обратный встреченному у рыжей полевки, где учитывается вариант замкнутого края неба.

14. Foramen sphenoidale laterale — видимое снаружи отверстие в форме выемки на боковой поверхности переднеклиновидной кости.

15. Foramen sphenoidale medium — одиночное центральное отверстие на вентральной поверхности основной клиновидной кости.

16. Interjunctura foraminis ovalis — дополнительная костная перемычка овального отверстия (рис. 2, *в*).

17. Foraminulum pseudoovale — одиночное маленькое отверстие в центре перемычки (срединной пластинки), которая делит обычно овальное отверстие на две части (рис. 2, *б*). Признак отмечен впервые.

18. Foramen mentale duplicatum — удвоенное подбородочное отверстие.

19. Foramen pseudomentale II — отверстие на дорзальной части диастемы нижней челюсти ближе к альвеоле M_1.

20. Foramen infracoronarium mandibulae — одиночное крупное отверстие в основании венечного отростка нижней челюсти с лабиальной стороны от зубного ряда. Оно расположено, как правило, напротив M_2. Признак впервые используется у большеухой полевки.

21. Foramen postalveolare mandibulae — прободение заднего (резцового) альвеолярного валика нижней челюсти, расположенного за M_3. Признак на других видах ранее не описывался.

22. Ponticulus infraorbitalis — наличие костного мостика, соединяющего альвеолярный бугор в нижней части глазницы с задней стенки глазницы, образованной крылом основной клиновидной кости (этот признак характерен для забайкальской формы большеухой полевки).

Метод расчета показателя дифференциации *D*, служащего мерой различий и определяющего фенетические дистанции, приведен в статье А. Г. Васильева в настоящем сборнике.

Результаты и их обсуждение

Строение черепа. Краниометрия. По общей конфигурации черепа сравниваемые формы полевок очень сходны. Череп имеет в целом инфантильные черты: скуловые дуги округлые, относительно не широко расставленные, межглазничный промежуток сравнительно широкий. В то же время у них есть и некоторые особенности. Череп забайкальской полевки характеризуется большим сжатием скуловых дуг и резким углом в месте соединения скуловой кости со скуловым отростком чешуйчатой. Напротив, в черепе алтайских зверьков скуловой отросток чешуйчатой кости соединяется со скуловой костью плавно, без резкого угла.

Результаты биометрической обработки промеров черепов трехмесячных животных приведены в табл. 1. Абсолютное большинство изученных показателей полностью совпадает (7 из 9). Различие по межглазничной ширине в 0,1 мм, хотя и статистически достоверно, но слишком мало в абсолютном выражении, чтобы этот признак мог быть отнесен к разряду диагностических. Единственным характерным отличием, как и ожидалось, является бóльшая скуловая ширина черепа алтайской полевки — 14,6 мм по сравнению с 14,1 мм у забайкальской.

У гибридов первого поколения несколько большие значения имеет длина диастемы (8,1 против 7,8 мм). Скуловая ширина принимает по отношению к исходным формам промежуточное значение (14,4 мм). Во втором поколении гибридов скуловая ширина совпадает с ее значением у забайкальской полевки — 14,0 мм.

Различие по скуловой ширине при равенстве кондилобазальной длины черепа проявляется и при сравнении его пропорций (см. табл. 2). Для гибридов первого поколения характерно некоторое увеличение относительной длины лицевого отдела черепа и верхней диастемы. Пропорции черепа гибридов второго поколения практически не отличаются от исходных форм. Индекс скуловой ширины приближается к его значению у за-

Таблица 3

Изменчивость числа замкнутых пространств на жевательной поверхности M^3 у алтайской и забайкальской форм большеухой полевки и их гибридов (по [2])

Число замкнутых пространств, %	Забайкальская $n=206$	Алтайская $n=254$	Гибриды	
			первого поколения $n=38$	второго поколения $n=60$
1	67,5±3,26	2,8±1,04	13,2±5,49	31,7±6,01
2	29,6±3,18	27,2±2,79	57,9±8,01	56,7±6,40
3	2,0±1,17	39,4±3,07	28,9±7,35	10,0±3,87
4	—	23,6±2,66	—	1,6±1,62
5	—	7,0±1,60	—	—
Среднее. . .	1,35±0,04	3,05±0,06	2,16±0,10	1,82±0,09

байкальской полевки, сохраняя промежуточное положение между исходными формами.

Таким образом, фенооблик обеих форм при разведении в виварии имеет почти полное сходство по метрическим признакам и пропорциям черепа, за исключением некоторой разницы по межглазничной и особенно скуловой ширине. Гибриды по большинству признаков оказываются сходными с родительскими формами.

Изменчивость рисунка жевательной поверхности M^3. Как известно, при описании *A. vinogradovi* в качестве нового вида А. П. Разоренова [14] придавала решающее значение особенностям строения третьего верхнего коренного зуба, важного таксономического признака в роде *Alticola*. По ее данным, *A. vinogradovi* характеризуется отсутствием слияния первого наружного треугольника с первой поперечной петлей зуба из-за большой глубины первого наружного входящего угла, что отличает эту форму от других представителей *Alticola* и сближает с *Aschizomys lemminus*. С. И. Огнев [12], наряду с указанным признаком, обратил внимание на то, что у *A. vinogradovi* на жевательной поверхности M^3 «от 4 до 5 замкнутых пространств», в то время как у *A. macrotis* «обычно только одно замкнутое пространство, иногда почти отделенное второе» (с. 530). Впоследствии многие авторы сомневались в пригодности этого признака для диагностических целей из-за его индивидуальной и географической изменчивости [2, 15, 16].

Нами подробно проанализирована морфотипическая изменчивость M^3 у названных форм полевок и их гибридов [2]. Выделены две составляющие изменчивости — число замкнутых пространств и складчатость боковых сторон зуба. Число замкнутых пространств M^3 варьирует у обеих форм (табл. 3); у забайкальской — от 1 до 3, а у алтайской — от 1 до 5, при этом

Таблица 4

Изменчивость складчатости M^3 у алтайской и забайкальской форм большеухой полевки и их гибридов [2[

Класс складчатости, %	Забайкальская $n=206$	Алтайская $n=254$	Гибриды	
			первого поколения $n=38$	второго поколения $n=60$
Внутренняя сторона:				
I	9.7±2,06	38,2±3,05	5,3±3,63	10,0±3,87
II	21,4±2,86	46,9±3,13	36,8±7,82	23,3±5,46
III	68,9±3,23	14,9±2,23	57,9±8,01	66,7±6,08
Наружная сторона:				
наличие 4-го выступающего угла . . .	78,2±2,88	52,0±3,13	68,4±7,54	78,3±5,32
наличие 5-го выступающего угла . . .	4,8±1,49	—	—	6,7±3,23

у забайкальской формы достоверно преобладают M^3 с одним замкнутым пространством (1,35±0,04), а у алтайской — с тремя (3,05±0,06). Гибриды первого и второго поколений по данному признаку занимают промежуточное положение, причем доля морфотипов с одним замкнутым пространством (признак забайкальской полевки) во втором поколении повышается.

Сравниваемые формы существенно отличаются и по складчатости боковых сторон третьего верхнего коренного зуба (табл. 4). Распределение частот выделенных классов складчатости внутренней стороны у них неодинаково ($\chi^2_2=141,8$; $p<0,001$). У забайкальской полевки преобладают наиболее сложные (III класс складчатости), а у алтайской — относительно простые варианты (I — II классы). Распределение частот классов складчатости M^3 у гибридов первого и особенно второго поколения совпадают с таковым у забайкальской полевки. Четвертый внешний выступающий угол также чаще встречается у забайкальских полевок. Гибриды обоих поколений по этому признаку не отличаются от забайкальской формы. Примечательно, что еще большее усложнение наружной стороны зуба, а именно появление пятого выступающего угла на внешней стороне, наблюдается только у забайкальской полевки и гибридов второго поколения.

В табл. 5 приведены значения показателя суммарной складчатости третьего верхнего коренного зуба сравниваемых групп полевок в баллах, который одновременно учитывает складчатость как внутренней, так и внешней сторон зуба, т. е. косвенно оценивается длина режущего края эмали в целом. Как и следовало ожидать (см. табл. 4), его значение выше у забайкальской

Таблица 5

Значения показателей суммарной складчатости M^3 у забайкальской и алтайской форм большеухой полевки и их гибридов (виварные колонии), баллы

Форма	Число зубов	$M \pm m$	C_v, %
Забайкальская	204	21,6±0,13 (16,0—25,5)	8,4
Алтайская	254	19,2±0,11 (16,0—23,0)	8,9
Гибриды I поколения:			
от самки забайкальской	131	20,7±0,14 (16,5—24,0)	7,6
от самки алтайской	116	20,4±0,18 (16,0—23,5)	9,5
Гибриды II поколения	177	20,6±0,13 (16,0—26,5)	8,4

Таблица 6

Частоты неметрических признаков черепа у забайкальских и алтайских большеухих полевок (виварные колонии), %

Номер признака	Забайкальская			Алтайская		
	Число особей, имеющих признак	Общее число наблюдений	%	Число особей, имеющих признак	Общее число наблюдений	%
1	2	130	1,5	10	131	7,6
2	3	131	2,3	17	139	12,2
3	43	131	32,8	12	139	8,6
4	23	131	17,6	6	138	4,4
5	2	130	1,5	4	138	2,9
6	7	129	5,4	18	137	13,1
7	40	125	32,0	43	138	30,1
8	46	125	36,8	67	137	48,9
9	7	126	5,6	89	133	66,9
10	14	129	10,9	76	138	55,1
11	28	130	21,5	44	137	32,1
12	34	129	26,4	14	139	10,1
13	40	109	36,3	28	123	22,8
14	17	129	13,2	5	137	3,7
15	1	130	0,8	11	138	8,0
16	0	122	0	0	131	0
17	118	128	92,2	72	132	54,5
18	25	129	19,4	19	137	13,8
19	39	130	30,0	50	136	36,8
20	38	128	29,7	108	134	80,6
21	55	127	43,3	5	136	3,6
22	125	131	95,4	1	138	0,7

полевки. Гибриды по этому показателю занимают промежуточное положение, несколько приближаясь к забайкальской форме.

Оценка фенетических дистанций по неметрическим признакам черепа. Синхронное разведение колоний забайкальской и алтайской полевок в сходных условиях виварного содержания позволяет выявить специфику формирования их фенооблика [17]. Специфика должна проявиться, если степень дифференциации форм велика и они обладают необратимыми онтогенетическими особенностями. При этом степень сходства их фенотипической реакции на сходные условия культивации будет служить мерой их онтогенетической и, следовательно, генетической близости. Очевидно, что виварные колонии, произошедшие от смежных, соседних популяций, фенотипически должны быть значительно ближе друг к другу, чем колонии, сформированные из представителей разных внутривидовых форм [17, 18].

Анализ распределения частот встречаемости разных неметрических признаков забайкальской и алтайской форм (табл. 6) показывает, что они значительно отличаются по многим признакам (3, 9, 10, 17, 20, 21, 22). Эти различия, например по 22-му признаку (ponticulus infraorbitalis), на виварных колониях можно рассматривать как диагностические: у забайкальской полевки он присутствует в 95,4 % случаев, а у алтайской — только в 0,7 %. Наличие этого костного мостика в аборигенной пробе забайкальской полевки из места взятия основателей виварной колонии обнаружено практически у всех особей (87,5 %), кроме одной. Однако в природной пробе с Алтая из окрестностей оз. Телецкого встречаемость костного мостика была выше, чем в виварной колонии, происходящей с Теректинского хребта, и составила 35,7 %, а в удаленной природной выборке с хребта Чихачева — 30,8 %. Интересно отметить, что частота встречаемости признака в обоих поколениях гибридов близка к 50 %, т. е. почти строго промежуточна по отношению к значениям частот родительских форм. При этом у гибридов, наряду с промежуточной пенетрантностью признака, экспрессивность его колеблется в более широких пределах, чем у исходных форм. Оценить экспрессивность количественно довольно трудно, но при визуальной оценке костный мостик у гибридов может проявляться от нитевидной перемычки до мощного костного образования, варьируя от малых до больших размеров. У забайкальской полевки пенетрантность признака составляет, как уже говорилось, 95,4 %, а экспрессивность максимальна, т. е. он всегда имеет наибольшие размеры. У алтайской полевки мостик обнаружен только у одной особи и имеет среднюю выраженность, не достигая по размерам нижнего уровня экспрессивности признака у забайкальских полевок.

В качестве вспомогательных диагностических подвидовых признаков можно использовать также форму овального отверстия (f. ovale) и форму заднего края костного неба. Овальное

отверстие, при наблюдении его с наружной вентральной стороны черепа, характеризуется наличием типичной для многих видов грызунов срединной пластинки (перегородки), которая разделяет видимое снаружи f. ovale на два больших отверстия. У забайкальских полевок овальное отверстие в целом относительно широко и более уплощено, срединная пластинка относительно уже и разделяет f. ovale на два примерно одинаковых по размерам больших отверстия, видимых снаружи (см. рис. 2, *а*). У алтайской формы f. ovale более округлое (относительно меньших размеров), срединная пластинка более широкая, отверстия, разделяемые пластинкой, асимметричны по размерам. Ближнее к зубному ряду отверстие заметно меньше дистального (см. рис. 2, *б*).

Форма заднего края костного неба у алтайских полевок обычно неровная, в виде двух или более заостренных отростков, а у забайкальских, как правило, округлая, в виде двух гладких по краю полуовалов или относительно ровная. Применение в комплексе этих трех диагностических признаков позволяю почти безошибочно определять подвидовую принадлежность на смешанных сериях черепов виварных разводок.

Таким образом, фенетические особенности, присущие исходным формам, хорошо проявляются в сходных условиях разведения в виварии и свидетельствуют о существенной степени их внутривидовой дифференциации.

Особый интерес представляет сопоставление частот встречаемости неметрических признаков у гибридов обоих поколений и родительских форм (см. табл. 6, 7). Можно отметить два характерных варианта изменения значений частот признаков у гибридов: во-первых, промежуточное значение частот признаков гибридов по отношению к родительским формам (признаки 9, 10, 17, 18, 20, 21, 22 и некоторые другие) и, во-вторых, усиление пенетрантности признаков у гибридов по сравнению с исходными формами (признаки 4, 8, 11, 19 и, возможно, некоторые другие, например 5, 12, 16). Оба случая связаны, по-видимому, со специфическими взаимодействиями генов у гибридных особей. В случае промежуточного характера проявления пороговых признаков, очевидно, сказываются аддитивные эффекты, а усиление пенетрантности признаков у гибридов можно отнести за счет снятия эпистатических взаимодействий (генов) у гибридных особей. Интересно отметить изменения частот встречаемости у реципрокных гибридов первого поколения по третьему признаку (отсутствие переднелобного отверстия) по отношению к родительским формам (в этом случае можно предполагать действие материнского эффекта (матроклинии), так как оба реципрокных варианта гибридов первого поколения тяготеют по значениям частот к соответствующей материнской форме.

Любопытное явление наблюдается по признаку 16 (дополнительная костная перемычка овального отверстия — рис. 2, *в*).

Таблица 7

Частоты неметрических признаков черепа у гибридов от скрещивания забайкальской и алтайской форм большеухой полевки, %

Номер признака	Первое поколение гибридов						Второе поколение гибридов (F_2)	
	F_1 от самки *A. macrotis*		F_1 от самки *A. vinogradovi*		F_1 объединенные данные			
	P/N*	%	P/N	%	P/N	%	P/N	%
1	2/77	2,6	7/65	10,8	9/142	6,3	6/119	5,0
2	17/77	22,1	9/65	13,9	26/142	18,3	10/120	8,3
3	24/77	31,2	8/65	12,3	32/142	22,5	45/120	37,5
4	21/77	27,3	21/65	32,3	42/142	29,6	41/120	34,2
5	9/76	4,0	18/65	27,7	27/141	19,1	38/120	31,7
6	0/77	0	1/65	1,5	1/142	0,7	3/114	2,6
7	28/75	37,3	26/63	41,3	54/138	39,1	29/112	25,9
8	44/75	58,7	40/63	63,5	84/138	60,9	58/112	51,8
9	17/75	22,7	17/63	27,0	34/138	24,6	23/111	20,7
10	30/77	39,0	17/65	26,2	47/142	33,1	44/119	37,0
11	42/77	54,5	28/65	43,1	70/142	49,3	72/120	60,0
12	19/76	25,0	20/65	30,8	39/141	27,7	35/120	29,2
13	8/50	16,0	8/45	17,8	16/95	16,8	26/90	28,9
14	7/76	9,2	15/64	23,4	22/140	15,7	17/113	15,0
15	7/75	9,3	1/64	1,6	8/139	5,8	6/116	5,2
16	2/75	2,7	0/65	0	2/140	1,4	3/117	2,6
17	55/73	75,3	54/65	83,1	109/138	78,9	92/115	80,0
18	12/72	16,7	9/64	14,1	21/136	15,4	18/120	15,0
19	41/72	56,9	41/64	64,1	82/136	60,3	84/119	70,6
20	42/73	57,5	37/64	57,8	79/137	57,7	76/119	63,9
21	25/72	34,7	25/64	39,1	50/136	36,8	19/119	16,0
22	31/75	41,3	31/65	47,7	62/140	44,3	64/117	54,7

* *P* — число особей, имеющих признак; *N* — общее число наблюдений.

Таблица 8

Значения показателя дифференциации по неметрическим признакам черепа между изученными выборками полевок

Группы сравнения	1	2	3	4	5	6
1 — забайкальская . . .	—	0,634	0,230	0,214	0,218	0,238
2 — алтайская	0,042	—	0,255	0,305	0,271	0,323
3 — F_1 от самки . . . . *A. macrotis*	0,030	0,031	—	0,029	—0,008	0,032
4 — F_1 от самки . . . . *A. vinogradovi*	0,030	0,028	0,012	—	—0,005	0,040
5 — F_1 объединенные данные	0,024	0,027	0	0	—	0,026
6 — гибриды второго поколения (F_2)	0,026	0,030	0,011	0,013	0,008	—

Примечание. Значения показателя дифференциации приведены в верхней треугольной матрице, значения среднеквадратических отклонений — в нижней треугольной матрице.

У обеих родительских форм на всем изученном материале он не обнаружен (см. табл. 6), но встречается, хотя и с небольшой частотой, у гибридов обоих поколений (см. табл. 7). Здесь мы имеем, по-видимому, пример проявления атавистического признака у гибридов. Этот признак обнаружен нами у близкой в таксономическом отношении лемминговидной полевки, у якутской формы которой он встречается с высокой частотой, а также характерен и для других видов рода *Alticola:* серебристой, гоби-алтайской и плоскочерепной полевок.

Оба подвида генетически дифференцированы, но свободно скрещиваются между собой. Можно полагать, что исторически длительное автономное становление этих внутривидовых форм привело к формированию у каждого подвида специфической генетической среды, что выражается в характере изменения частот пороговых признаков у гибридов по сравнению с родительскими формами. Хотя в нашем случае строгие генетические выводы невозможны, однако изменение частот признаков у гибридов указывает на существенные генетические различия между сравниваемыми подвидами. Кроме того, о значимости этих различий косвенно говорят следующие факты.

Мы проанализировали на билатерально встречающихся признаках явление флуктуирующей асимметрии. Напомним, что для билатеральных признаков характерно как одностороннее проявление признака в фенотипе особи (только слева или только справа), так и симметричное проявление (одновременно с обеих сторон). При этом пороговые билатерально встречающиеся признаки, как уже говорилось ранее, могут вообще не проявляться в фенотипе у части особей в выборке. Мы учитывали долю особей с асимметричным проявлением признака (варианты +/— и —/+) в процентах к общему числу наблюдаемых особей. Хорошо известно, что повышение уровня флуктуирующей асимметрии, во-первых, указывает на усиление независимости проявления признака на одной из сторон [1], а во-вторых, на усиление дисбаланса развития признаков [10, 11]. Как показали расчеты, среднее асимметричное проявление признака у забайкальской полевки составило 14,9±0,71 %, а у алтайской — 15,6±0,71 %, что говорит о близком уровне асимметричного проявления признаков у обеих исходных форм. Уровень асимметричного проявления признаков у гибридов первого и второго поколений оказался значимо более высоким (соответственно: F_1 от самки забайкальской — 19,4±1,03 %; F_1 от самки алтайской — 21,7±1,17 % и F_2 — 19,5±0,83 %). Эти факты свидетельствуют о том, что при гибридизации алтайской и забайкальской полевок у гибридов наблюдается усиление дестабилизации проявления признаков. Нарушение стабильности процесса развития признаков у гибридов, в свою очередь, косвенно указывает на существенную генетическую удаленность родительских форм, так как если бы они были генетически близки, то

не наблюдалось бы нарушений нормального хода формирования признаков у гибридов.

Рассмотрим фенетические дистанции между родительскими формами и гибридами по комплексу из 22 пороговых неметрических признаков (табл. 8). Различия между алтайской и забайкальской полевками оказались велики (0,634±0,042) и, по аналогии с результатами подобных исследований на красной полевке [5], соответствуют подвидовому уровню дифференциации. Гибриды первого поколения занимают промежуточное положение между исходными формами, приближаясь по величинам показателя дифференциации к забайкальской полевке. Различия между реципрокными вариантами гибридов первого поколения очень невелики (0,029±0,012). Так же мало удалены гибриды обоих поколений (0,026±0,008). Другими словами, гибриды обоих поколений фенетически достаточно однородны. Гибриды второго поколения, как и первого, занимают между родительскими формами промежуточное положение, приближаясь к забайкальской полевке.

Заключение

Уточнение таксономического ранга объектов сравнения в нашей работе не являлось самоцелью, так как этот факт уже вполне доказан [3]. Гораздо важнее было сопоставление ранга таксонов с уровнем их морфологической и феногенетической определенности.

Сопоставление краниометрических признаков виварных колоний двух подвидов большеухой полевки показало значительное сходство общих размеров и пропорций черепов трехмесячных зверьков этих форм. Существенные различия между ними проявились лишь по одному показателю — скуловой ширине (как по абсолютным, так и по относительным размерам он больше у алтайских полевок).

Однако по изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба и результатам фенетических исследований черепа между подвидами обнаружены большие различия. Так, по складчатости боковых сторон зуба и числу замкнутых пространств проявляется принципиальная разница. Более складчатые зубы имеет забайкальская полевка. Характерно для этой формы и значительное преобладание вариантов с одним замкнутым пространством. Алтайские полевки отличаются менее складчатыми зубами и при большем в целом диапазоне варьирования числа замкнутых пространств у них явно преобладают морфотипы с тремя замкнутыми пространствами.

Фенетический анализ показывает существенную разницу между обеими формами — уровень дивергенции достигает ранга сильно дифференцированных подвидов [5]. Неудивительно по-

этому, что А. П. Разоренова [14] считала *A. vinogradovi* самостоятельным видом.

Гибриды от скрещивания этих подвидов имеют, как правило, промежуточный фенооблик по большинству сравниваемых характеристик, несколько приближаясь к забайкальской полевке. Результаты прямого сопоставления исходных форм и материалы гибридизации указывают на существенные генетические различия между подвидами:

1. Исходные формы по большинству признаков (за исключением ряда черепных промеров — лабильных, количественных признаков) сохраняют в сходных условиях разведения в виварии морфологические особенности и не приобретают одинакового фенооблика. Неодинаковая фенотипическая реакция по большинству фенетических признаков и морфотипической изменчивости зубов на сходные условия разведения указывают на необратимые генетические особенности подвидов.

2. Фенетическая дистанция по комплексу неметрических признаков настолько существенна (0,634), что из опыта подобных сопоставлений заведомо разных подвидовых форм других видов [5] и лабораторных генетических линий домовой мыши [23] может интерпретироваться как мера, указывающая на большие генетические различия между подвидами.

3. Косвенно на большие генетические различия между подвидами указывают следующие материалы анализа гибридов:

а) появление у гибридов атавистического признака (дополнительная перегородка на f. ovale), не встречающегося у родительских форм, но характерного для многих близких видов *Alticola*, в том числе для наиболее близкой формы — лемминговидной полевки;

б) многочисленные случаи промежуточного изменения частот встречаемости неметрических признаков или усиления их пенетрантности у гибридов по сравнению с родительскими формами;

в) нарушение стабильности процесса формирования неметрических признаков у гибридов, выражающееся в существенном увеличении встречаемости у гибридов особей с асимметричным выражением признаков.

Фенетический анализ способствует углублению исследований в области микроморфологии черепа, что позволяет обнаруживать диагностические признаки у сравниваемых внутривидовых форм. Так, для целей подвидовой диагностики забайкальской и алтайской форм большеухой полевки оказалось пригодным сочетание трех признаков: наличие костного мостика — ponticulus infraorbitalis, особенности строения заднего края костного неба и форма овального отверстия, обнаружение которых было возможно только при анализе больших серий черепов, т. е. при изучении групповой определенной изменчивости этих признаков.

Важной частью фенетических исследований в области внут-

ривидовой систематики должно быть в перспективе сопоставление природных популяций различных внутривидовых форм. К сожалению, мы не располагали для этого достаточным материалом. Сопоставление природных и лабораторных зверьков каждой из исходных форм позволило бы оценить фенотипическую реакцию их на сходные условия искусственного содержания, а главное, во многом прояснило бы природу сравниваемых признаков. Идеальным вариантом исследования уровня дивергенции различных внутривидовых форм будет не только разведение их в чистоте в сходных условиях вивария и экспериментальная гибридизация между собой, но и сравнение выборок из исходных популяций сравниваемых форм.

Таким образом, как показывают проведенные исследования, комплексное применение наряду с традиционно используемыми морфологическими характеристиками (размеры и пропорции черепа, изменчивость рисунка жевательной поверхности коренных зубов) фенетического метода не только вполне пригодно для решения вопросов внутривидовой систематики, но и во многом усиливает возможности морфологических исследований, а сам метод позволяет получить количественную оценку степени дифференциации внутривидовых форм. Следует учитывать, что такая количественная оценка не может трактоваться как абсолютная мера различий и всегда является относительной характеристикой, однако вполне объективно указывает на порядок различий — велики они или малы. При проведении внутривидовых таксономических исследований такая относительная мера дистанций между внутривидовыми формами во многом будет способствовать выявлению реальной картины внутривидовой дифференциации и позволит соотнести ранг таксонов с их эволюционной определенностью и стадией внутривидового обособления в ареале вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 358 с.

2. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 138 с.

3. Большаков В. Н., Кузнецова И. А., Покровский А. В. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полевок (размножение, рост, развитие, гибридизация).— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 5, с. 3—12.

4. Быкова Г. В. Систематический статус алтайской и забайкальской горных полевок на основании морфологических и кариологических данных.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979, с. 20—21.

5. Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 15—24.

6. Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. Определитель грызунов.— В кн.: Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 241 с.

7. Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 296 с.
8. Гептнер В. Г., Россолимо О. Л. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевок рода *Alticola* Blanford, 1981.— В кн.: Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие): Труды Зоол. музея МГУ, 1968, т. 10, с. 53—93.
9. Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977, т. 3, вып. 8. 504 с.
10. Захаров В. М. Рассмотрение случайной изменчивости развития (на примере асимметрии) как метод анализа стабильности развития.— В кн.: IV Всесоюзное совещание эмбриологов. [Тезисы докл.] М.: Наука, 1981, с. 64.
11. Захаров В. М. Феногенетический аспект исследований природных популяций.—В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 45—55.
12. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
13. Путинцев Н. И., Васильева И. А., Васильев А. Г. Показатель «суммарной складчатости» жевательной поверхности коренных зубов полевок (на примере некоторых форм рода *Alticola*).— В кн.: Териология на Урале. Свердловск. УНЦ АН СССР, 1981, с. 77—79.
14. Разоренова А. П. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1933, т. 42, вып. 1, с. 78—80.
15. Тупикова Н. В., Шведов А. П. К вопросу о систематическом положении, распространения и экологии алтайской высокогорной полевки.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1961, т. 66, вып. 6, с. 5—14.
16. Фетисов А. С. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Западного Забайкалья.— Изв. Гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, 1936, т. 3. 107 с.
17. Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1966, с. 21—32.
18. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969, вып. 65. 198 с.
19. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*.— Genetics. Cambr., 1963, v. 4, p. 195—220.
20. Berry R. J., Jakobsen M. E. Ecological genetics of an island population of the house house.— J. Zool., Ld., 1975, v. 175, p. 523—540.
21. Green E. L., Russel W. L. A difference in skeletal type between reciprocal hybrids of two inbred strains of mice (C57BLK and C3H).— Genetics, 1951, v. 36, p. 641—651.
22. Grewal M. S. The rate of genetic divergence of sublines in the C57BL strain of mice.— Genet. Res., 1962, v. 3, p. 226—237.
23. Grüneberg H. The pathology of development. Oxford: Blackwell, 1963. 309 p.
24. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits.— J. Mammal., 1980, v. 61, N 3, p. 436—448.
25. Patton J. L., Yang S. Y., Myers P. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galápagos Archipelago, Ecuador.— Syst. Zool., 1975, v. 24, N 3, p. 296—310.
26. Rees J. W. Morphological variation in the cranium and mandible of the white-tailed deer (Odocoileus virginianus): a comparative study of geographical and four biological distances.— Morphol., 1969, v. 128, p. 95—112.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

А. В. БАЖЕНОВ, О. Ф. САДЫКОВ, И. Л. КУЛИКОВА,
О. А. ЛУКЬЯНОВ, С. Г. НИКИФОРОВ

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ПО ДАННЫМ РАДИОНУКЛИДНОГО МЕЧЕНИЯ

В популяционной экологии особое значение имеют те методы, которые специально ориентированы на охват объектов популяционного ранга. Для установления соответствия объекта популяционному уровню организации важное методологическое значение имеет известное положение академика С. С. Шварца [5] о том, что популяция в строгом смысле есть совокупность микропопуляций, связанных друг с другом общностью происхождения из популяционных стаций резервации. Таким образом, объектом популяционных исследований, соответствующим по своей структуре популяционному уровню организации, может быть только такая пространственная группировка изучаемого нами вида, которая занимает пространство, включающее как минимум одну стацию резервации и основные типы прилежащих к ней временно заселяемых стаций.

Изучение пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в горах Урала в критические для них периоды [4] показало, что стации резервации горных популяций занимают незначительную часть территории и удалены друг от друга на сотни или тысячи метров. Следовательно, охватив исследованиями какую-либо стацию резервации и временно заселяемую территорию в радиусе полуудаления до ближайших стаций, для чего необходимо контролировать площадь в несколько квадратных километров, можно с полным основанием говорить об изучении объекта именно популяционного ранга. Такая пространственная группировка, по нашему мнению, представляет собой «популяцию в миниатюре», поскольку длительность ее существования сопоставима со сроком жизни популяции. Поэтому, поставив целью изучение динамики структуры горных популяций, мы столкнулись с необходимостью разработать такие методы, которые позволяли бы контролировать территории площадью порядка от нескольких сотен до тысячи гектаров.

Массовое мечение мелких млекопитающих радионуклидами и проведение массовых отловов с картированием всех мест поимки при обязательном предварительном выявлении в зонах мечения стаций резервации и основных типов временно заселяемых участков в комплексе позволили изучить основные закономерности динамики пространственной структуры именно популяций мелких млекопитающих в горах, а не просто произвольных локальных группировок того или иного вида, чье соответствие популяционному уровню организации чаще всего бывает весьма сомнительным.

Использованный нами подход представляет собой определенный компромисс между невозможностью на современном уровне знаний и методов установить четкие пространственные границы собственно популяций, тем более что таковых на сплошных участках ареала вида может и не быть, и необходимостью получения исходной информации о пространственных группировках, которые соответствуют современным представлениям о популяциях как потенциально бессмертных образованиях. В отличие от произвольных пространственных группировок население стаций резервации и их временно заселяемой периферии представляет собой потенциально бессмертное самовоспроизводящееся образование, соответствующее популяционному уровню организации. Необходимость изучения таких группировок популяционного ранга прямо следует из приведенного выше положения С. С. Шварца [5], которым мы и руководствовались при данных исследованиях.

Материал и методика

Материал получен в 1978—1982 гг. в ходе экспедиционных работ в горах Южного (район горы Иремель, 1586 м) и Северного (район горы Конжаковский Камень, 1569 м) Урала. Мечение мелких млекопитающих вели несколькими способами, для чего использовали радионуклиды ^{22}Na, ^{35}S, ^{45}Ca, ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{65}Zn, ^{89}Sr (с примесью 20 % ^{90}Sr) ^{131}I, ^{32}P. Для самомаркировки животных применяли радиоактивную приманку в виде шариков из обжаренного теста весом 2 г. Дозировку активности на один пищевой шарик подбирали с таким расчетом, что при поедании такого шарика аккумулированная в организме животного активность была достаточной для надежной детекции в течение 6—8 месяцев и более. Подобранные дозировки учитывают продолжительность экспериментов, время, необходимое на камеральную обработку, различия коэффициентов всасывания разных радионуклидов в желудочно-кишечном тракте, периоды физического полураспада изотопов и периоды их биологического полувыведения из организма.

Лабораторные и полевые эксперименты показали, что таки-

ми дозировками в расчете на один пищевой шарик являются (мкКи): для натрия и стронция 0,05—0,10, для кальция и цинка 0,5—1,0, для кобальта 1,0, для железа 2—3, для серы 3—5. Для короткоживущих изотопов йода и фосфора минимальная активность шарика зависит от длительности эксперимента: при его длительности в один месяц активность по фосфору должна быть не менее 0,5 мкКи, а по йоду — 3—5 мкКи; при длительности экспериментов пять месяцев эти дозировки возрастают до 2,5 и 15—20 мкКи соответственно. Наиболее приемлемыми в полевых экспериментах оказались радиоизотопы натрия, фосфора, кальция, кобальта, цинка и стронция; ^{35}S, ^{59}Fe и ^{131}J имеют короткие периоды полураспада и, кроме того, низкую всасываемость в желудочно-кишечном тракте. Тем не менее, установленные дозировки по сере и железу (а также по ^{45}Ca) достаточны для обнаружения радиометки при озолении тушек или отдельных частей животных (черепа, ступни, печени). Остальные радионуклиды детектируются непосредственно в тушках или частях животных без предварительного озоления на установках типа «Тесла», VAV-100, УМФ-1500. При длительности счета пробы 3 мин ошибка измерения не превышала 5 %, в случае необходимости ошибку можно свести к минимуму, увеличив время счета проб.

Использована и экспресс-методика мечения и обнаружения радиометки непосредственно в полевых условиях с помощью переносных радиометрических приборов РУП-1 (для бета-излучателей) и СРП 68-01 (для гамма-излучателей). Для изотопов натрия, фосфора, кобальта, цинка и стронция указанные дозировки позволяют прямо в поле выявлять не менее 60 % помеченных животных через два месяца после поедания ими радиоактивной приманки.

Существенное повышение эффективности мечения достигнуто благодаря комбинированному применению двух-трех радионуклидов или на двух-трех соседних участках для оценки различий в характере их использования, либо в два-три срока при изучении сезонных явлений в динамике использования пространства различными возрастными группировками изучаемых видов. Простейший вариант — комбинированное применение двух изотопов — гамма- и бета-излучателя. Подходящие пары: Co — P, Zn — Sr, Na — P, Na — Sr. В таких парах возможно использование и ^{45}Ca, но его мягкое бета-излучение удлиняет радиометрическую обработку, поскольку требуется предварительное озоление пробы.

Были применены и комбинации из трех радионуклидов: Zn — Co — Sr, Na — Ca — Sr, Na — Co — Zn. Их разделение в пробах проводили на анализаторе АИ-256.

Остеотропные радионуклиды кальция и стронция вводили внутрибрюшинно самкам, отлавливаемым в стациях резервации в начале репродуктивного периода. Это позволяло полу-

чать от них меченый той же меткой молодняк в течение всего лета и разовым введением пометить в итоге 10—20 или более животных.

Всего методами радионуклидного мечения была изучена динамика пространственной структуры на 14 участках, включавших стации резервации площадью 1—3 га и основные местообитания мелких млекопитающих в радиусе 1—2 км вокруг них. В зонах мечения отработано 34 600 ловушко-суток и отловлено 364 зверька на Северном (на трех участках) и 4127 — на Южном (на 11 участках) Урале. Более 80 % отловов составили лесные полевки рода *Clethrionomys*.

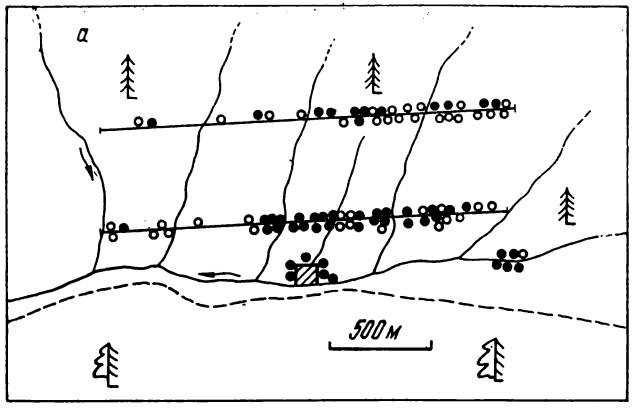
Результаты и их обсуждение

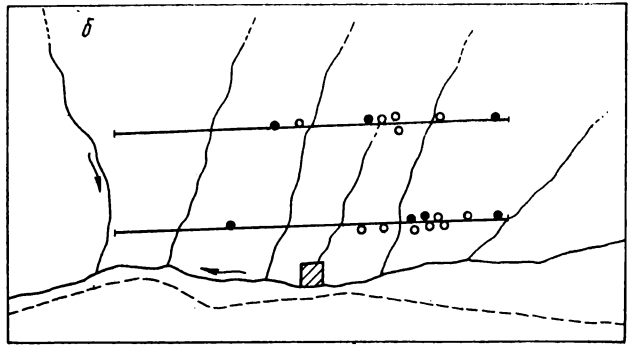
Реакцию природных популяций на техногенное преобразование их среды обитания мы изучали на примере мелких млекопитающих в условиях дражных отвалов 20-летней давности, оставшихся на местах разработки месторождений платины и золота на Северном Урале. Для исследования динамики численности мелких млекопитающих на отвалах использовали массовое радионуклидное мечение.

Дражные отвалы возникли на месте поймы горной речки у западной окраины пос. Кытлым. Образующие отвалы гряды камней в какой-то мере являются аналогами естественных каменистых россыпей и, подобно им, характеризуются сложной мозаикой участков, различающихся режимом увлажнения, степенью развития почвенного слоя и растительности. Поэтому для получения сравнительных данных было проведено одновременное исследование динамики пространственной структуры населения мелких млекопитающих на трех участках: I (опытный) — расположен на отвалах, II (контрольный) — выбран в пределах ненарушенной разработками пойме того же ручья (естественный аналог отвалов по признакам пологого рельефа и пойменного местоположения), III (тоже контрольный) — на горе Красной (естественный аналог отвалов по признакам высокой пространственной гетерогенности, наличию значительных площадей с выходами открытого каменистого субстрата и участков с маломощным почвенным слоем и слабо развитой растительностью).

В 1978—1980 гг. в данном районе были детально изучены фауна и биотопическое распределение мелких млекопитающих на отвалах и в других местообитаниях [3], что облегчило проведение работ по радионуклидному мечению.

На контрольном участке в ненарушенной разработками пойме ручья мечение и отловы проведены по сравнительно простой схеме (рис. 1). Радиоактивная приманка была размещена на площадке в 1 га на правом берегу ручья, дальнейшие отловы провели в зоне мечения и на ее периферии, на участках поймы





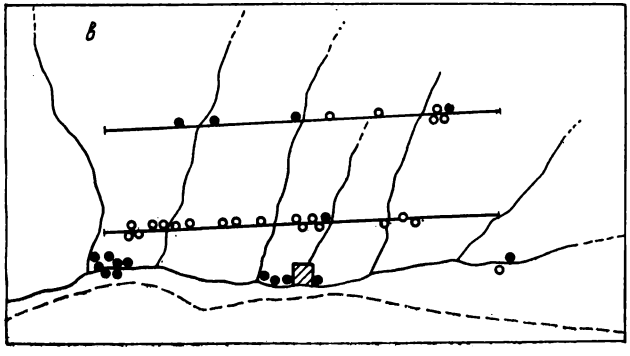


Рис. 1. Схема опыта по радионуклидному мечению и отловам красной (*а*) и красно-серой (*б*) полевок и обыкновенных бурозубок (*в*) в ненарушенной пойме ручья. *Темные точки* — места поимок меченых, *светлые* — немеченых животных; место раскладки радиоактивной приманки заштриховано.

площадью 1 га при удалении на 1000 м выше и ниже по течению того же ручья, а также на двух трансектах длиной по 2000 м, расположенных параллельно руслу ручья при удалении от него на 200 и 700 м.

Установлено, что обитающие в пределах изученной площади полевки и бурозубки характеризуются высокой подвижностью. Только этим можно объяснить самомаркировку в течение двух-четырех суток почти половины мелких млекопитающих из 165 отловленных на площади 200 га. Об этом же свидетельствуют данные по максимальной скорости выноса радиометки из зоны мечения полевками и бурозубками, которая составила 1250 и 1500 м в сутки для бурозубок и лесных полевок соответственно. Таким образом, на произвольном участке площадью 1 га в течение трех-четырех суток побывали животные, центры индивидуальной активности которых более или менее равномерно распределены на площади в 200 раз большей. Каналом, по которому происходят перемещения мелких млекопитающих в пределах данного контрольного участка, по всей видимости, является берег ручья; именно вдоль ручья животные перемещаются в течение суток с максимальной скоростью. Наиболее вероятно, что и частично пересыхающие притоки ручья служат для перемещения животных по поперечным к основному руслу направлениям.

Совпадение траекторий перемещений животных, центры активности которых хаотически размещены на значительной площади, свидетельствует о ведущей роли конкретной экологической мозаики в формировании локальных особенностей динамики пространственной структуры природных популяций подвижных организмов.

Недостаточная продолжительность экспериментов ограничивает наши суждения о сезонной динамике пространственной структуры населения мелких млекопитающих в ненарушенной пойме. Судя по следам их зимней жизнедеятельности, изменениям уровня грунтовых вод после продолжительных дождей, а также учитывая результаты проведенных в другие периоды отловов, можно предположить, что большую часть года в пределах контрольного участка мелкие млекопитающие живут в локальных агрегациях, приуроченных к повышениям мезорельефа, и лишены возможности экстенсивно осваивать пространство из-за периодического затопления значительных площадей.

На втором из контрольных участков (рис. 2), расположенном на крутом склоне горы Красной, радиоактивную приманку раскладывали на площадке 2 га в лесу на 100 м ниже ближайших россыпей, окаймляющих привершинную часть горы и имеющих стабильное население мелких млекопитающих. Отловы проводили на четырех трансектах длиной по 1000 м; две из них располагались в каменистых россыпях, две — в лесных стациях. Простой подсчет показывает, что зона мечения занимает

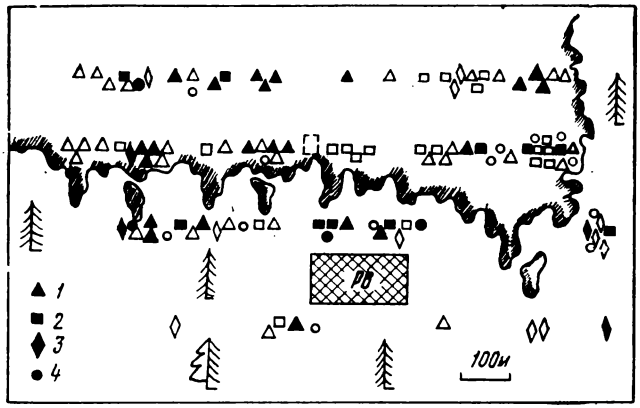


Рис. 2. Схема опыта по мечению красных (*1*), красно-серых (*2*) и рыжих (*3*) полевок и обыкновенных бурозубок (*4*) на горе Красной (Северный Урал).

всего 10 % площади лесных стаций в двухсотметровой полосе удаления от края включенных в опыт россыпей. Если принять гипотезу равной пригодности для мелких млекопитающих всех граничащих с россыпями лесных участков, то даже вылов в россыпях 10 % меченых радиометкой животных от числа всех отловленных можно интерпретировать как результат регулярных выходов всех обитающих в россыпях животных на расстояние порядка 100—200 м. Доля меченых животных составляет примерно треть всех отловленных.

Такой результат позволяет предположить, что обитающие в россыпях мелкие млекопитающие не только регулярно выходят за пределы россыпей, но и широко перемещаются в некаменистых местообитаниях. Радиус выноса метки на данном участке оказался примерно вдвое меньше, чем на первом в пойме; однако это нельзя рассматривать как свидетельство менее интенсивных перемещений на горе, поскольку сама организация отловов на трансектах длиной 1 км ограничивает максимальный радиус обнаружения метки вдвое меньшим значением по сравнению с трансектами длиной 2 км.

Таким образом, мечение и отловы мелких млекопитающих на двух контрольных участках свидетельствуют об интенсивных перемещениях зверьков из пространственных группировок в пределах как относительно гомогенных пойменных местообитаний, так и гетерогенных нагорных. Наличие равномерно размещенных в пространстве центров индивидуальной активности животных не ограничивает их перемещений границами интенсивно используемых, вероятнее всего, гнездовых участков. Общая площадь, занимаемая резидентными особями, значительна и достигает величин порядка 100 га в месяц. При этом следует

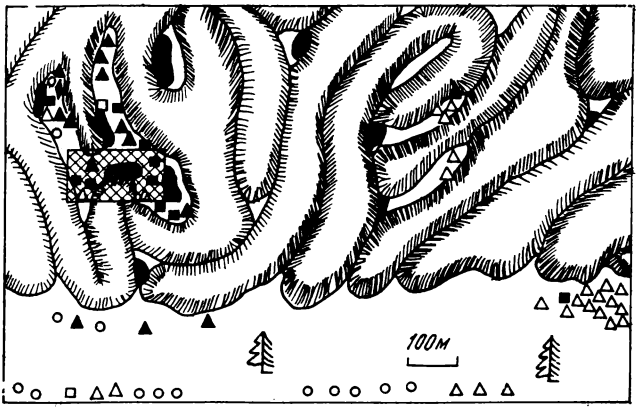


Рис. 3. Схема опыта по мечению мелких млекопитающих на отвалах. Темным цветом указаны водоемы; обозначения видов см. на рис. 2.

отметить, что направленные перемещения резидентных особей могут достигать у разных видов мелких млекопитающих 1000—1500 м в сутки, тогда как применяемый метод повторных отловов даёт в тех же условиях оценки в сто и более раз меньшие. Так, по данным К. И. Бердюгина [1], проводившего исследования на горе Красной в 1976 г. на участке площадью менее 1 га (его границы помечены пунктиром на рис. 2), среднесуточные величины перемещения в россыпях лесных полевок составляют 5,2—15,0 м в сутки, что свидетельствует прежде всего о полной непригодности метода повторных отловов для изучения динамики пространственной структуры популяций мелких млекопитающих и, во-вторых, обусловливает необходимость существенной коррекции получаемых этим методом выводов.

В вопросе деления обнаруженных на той или иной территории зверьков на «мигрантов» и «оседлых» необходимо проявлять осторожность, учитывая, что в группе «оседлых» разные особи отличаются двигательной активностью и параметрами используемого пространства в гораздо большей степени, чем могут отличаться среднестатистические «мигранты» и «оседлые» при использовании традиционных и новейших методов исследования. Под этим углом зрения рассмотрим результаты эксперимента по мечению мелких млекопитающих на отвалах.

Схема эксперимента на опытном участке на дражных отвалах показана на рис. 3. В его пределах, как и в целом на отвалах, большую часть площади занимают лишенные растительности и почвы каменистые гряды, которые лишь местами перемежаются с островками смешанного леса, древесно-кустарникового подроста. В понижениях между грядами камней иногда встречаются последражные водоемы с развитой травянистой растительностью на берегах.

Предварительные отловы показали, что на опытном участке мелкие млекопитающие образуют локальные агрегации, приуроченные к островкам редкой на отвалах растительности. В пределах заселенных участков и на их ближайшей периферии на площади 2 га проведено тотальное мечение всех обитателей. В дальнейшем отловы в зоне мечения и на разных удалениях от нее показали, что практически все обитающие в зоне мечения взрослые животные имеют радиометку, а доля немеченых (прибылых или вселенцев из других стаций) крайне незначительна. Отловы вне зоны мечения показали отсутствие признаков сколько-нибудь значительного расселения животных за пределы зон. Эти данные можно рассматривать как двоякое свидетельство относительно высокой изоляции группировки на отвалах, что не исключает высокой подвижности особей из таких группировок, хотя их двигательная активность реализуется на участках меньших размеров, чем в изученных естественных местообитаниях.

Стабильность и относительная изолированность группировки на отвалах отражает, во-первых, высокую лабильность пространственной структуры популяций неспециализированных лесных видов мелких млекопитающих, включающих в сферу своей жизнедеятельности любые пригодные элементы экологической мозаики и, во-вторых, наглядно демонстрирует возможность резкого перехода широкораспространенных видов к существованию в среде, где они проявляют основные черты стенотопных узкоспециализированных видов в отношении использования территории. Так как на отвалах пригодные для мелких млекопитающих участки занимают малую площадь, то при крайне низкой средней плотности населения на отвалах в целом (не более 1—2 % поимок на 100 ловушко-суток) экологическая плотность в пределах заселенных участков достигает многократно больших значений (20—40 %). Поскольку на отвалах отсутствует резерв пригодного для образования новых поселений пространства, уже в первую половину лета достигается верхний предел «емкости» среды и вступают в действие плотностно-зависимые механизмы регуляции. Эти механизмы не только ограничивают размножение резидентных обитателей отвалов, но и препятствуют проникновению на отвалы мигрантов из соседних стаций, а также особей, живущих оседло в радиусе нескольких сотен метров от заселенных участков на отвалах и потенциально способных использовать их ресурсы.

В пределах заселенных участков на отвалах, приуроченных к ложбинкам между грядами щебня, легко обнаружить признаки их полного затопления во время весеннего паводка, когда уровень воды поднимается на 1,5 м и более. Поэтому наиболее вероятно, что заселение отвалов происходит ежегодно по окончании паводка, когда на отвалах устанавливается благоприятный гидротермический режим и появляется большое число до-

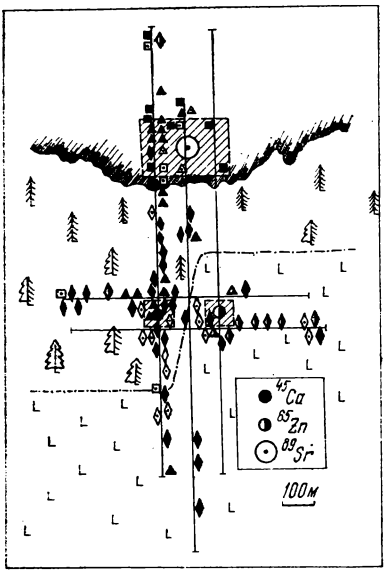
ступных убежищ, которых здесь больше, чем в окружающем лесу. В этом проявляется сходство отвалов с естественными каменистыми россыпями. Но плотно заселенные россыпи всегда перемежаются с многократно превосходящими их по совокупной площади некаменистыми участками, имеющими высокую первичную продуктивность. На отвалах площадь продуктивных участков значительно меньше, чем площадь лишенных растительности гряд щебенки. Это резко снижает емкость таких местообитаний, что и отражается в особенностях динамики пространственной структуры их населения.

Можно заключить, что под влиянием техногенного преобразования среды внутри естественных популяций животных возникают локальные относительно автономные пространственные группировки, отличающиеся параметрами основных процессов от подобных естественных внутрипопуляционных группировок.

Особенности использования мелкими млекопитающими территории мозаичных биотопов гор Южного Урала были изучены в 1978—1982 гг. с помощью комплекса различных методов [4], но наиболее интересные данные получены в ходе экспериментов по радионуклидному мечению, которые позволили существенно дополнить общую картину использования фоновыми видами грызунов территории трех смежных высотных поясов — горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового.

В результате исследований, проведенных на г. Иремель в 1978—1979 гг., были установлены особенности пространственной структуры населения лесных полевок на высотах 850—1580 м (см. статью О. Ф. Садыкова в наст. сб.). По результатам отловов сделан вывод о приуроченности местообитаний (точнее, мест преимущественного вылова) красных и красно-серых полевок к каменистым россыпям, рыжих — к вырубкам. Одновременно показано, что меченые прижизненными красителями полевки этих видов регулярно выходят за пределы россыпей и используют пищевые ресурсы различных некаменистых стаций. При этом показано, что обитатели россыпей часто удаляются от них на 100—200 м, а иногда на 300—500 м [2]. Комбинированное применение трех радионуклидов позволило уточнить детали дифференциации в использовании пищевых ресурсов элементов экологической мозаики горных склонов.

В одном из экспериментов, схема которого показана на рис. 4, радиоактивная приманка со ^{89}Sr была разложена на площадке в 4 га на плотно заселенной россыпи, а так же вниз по склону в удалении от россыпей на 400 м на двух площадках по 1 га: ^{45}Ca (в горном лесу) и ^{65}Zn (на вырубках 7—10-летней давности). Отловленные в дальнейшем в россыпях красные и красно-серые полевки не имели меток по изотопу цинка и сравнительно слабо пометились ^{89}Sr, но многие получили метку с ^{45}Ca из лесной зоны мечения. Этот результат получен в условиях равного удаления от россыпей зон мечения в лесу и на



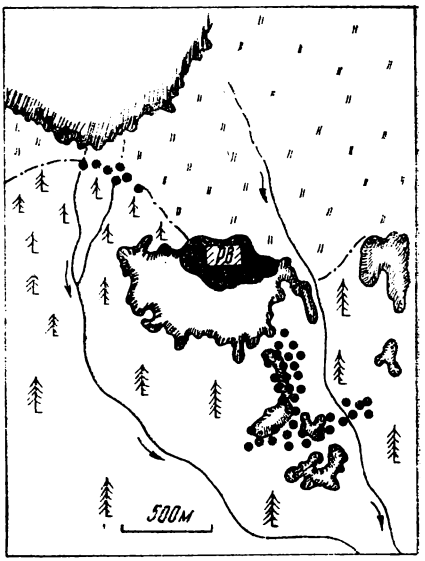


Рис. 4. Схема комбинированного мечения лесных полевок тремя радионуклидами на горе Иремель (Южный Урал). В россыпях применен ^{89}Sr, в лесу ^{45}Ca, на вырубке ^{65}Zn.

Обозначены места поимок только меченых животных. Усл. обозначения видов см. на рис. 2.

Рис. 5. Схема опыта по мечению красных и красно-серых полевок в отдельной резервации на границе горно-тундрового и подгольцового высотных поясов горы Иремель.

Точками обозначены места поимок расселившихся из резервации меченых полевок, РВ — зона применения радиоактивных веществ.

вырубке и при наличии вчетверо большего количества активной приманки непосредственно в пределах россыпей. Меченые в лесу красные и красно-серые полевки составили 16 % от числа всех отловленных в россыпях ($n=93$), тогда как меченые непосредственно в россыпях — 7,5 %. Но лесная зона мечения занимала лишь 2 % площади лесных угодий в радиусе 500 м от мест отловов в россыпях, а зона мечения в россыпях — 30 %. Таким образом, примерное соотношение между лесом и россыпями в прокормлении живущих в россыпях полевок в августе составляло 30 : 1. Меченые красно-серые полевки из леса в отличие от красных были отловлены только в россыпях.

Видовые особенности в использовании пространства проявились и в различиях выноса ^{89}Sr за пределы россыпей. Так, отловленные на значительном расстоянии от россыпей рыжие полевки и в лесу, и на вырубке оказались мечеными меткой из россыпей, где этот вид почти не встречается в отловах. Доля

меченых ^{89}Sr рыжих полевок среди отловленных за пределами россыпей составила 15 % ($n=104$), а среди четырех попавшихся в россыпях ни одна не была мечена этой меткой. Избегают вырубок и красные полевки. Здесь поймано всего три особи этого вида, а в лесу 19. Среди отловленных в некаменистых местообитаниях красных полевок лишь две имели метку с вырубки и 10 — метку из леса; из россыпей не было ни одной. Одновременно в лесу отловлены пять красно-серых полевок, из них четыре имели метку по ^{89}Sr. Наиболее вероятно, что кормовые ресурсы россыпей осваивают в летнее время красно-серые и рыжие полевки, тогда как красные кормятся в основном в лесу, используя россыпи для размножения и отдыха.

В данном опыте установлено, что на одном произвольно взятом гектаре леса в начале августа в течение четырех суток побывало 45 из 248 полевок, населявших мозаичный участок площадью более 100 га. Следовательно, на 1 % площади за четверо суток побывало 14 % ее населения, а потенциально все обитатели территории в 100 га за такое же время побывали на некой произвольной площадке размером всего 7 га. Это возможно только в условиях группового экстенсивного использования большей части жизненного пространства. Подобный характер освоения территории предполагает ведущую роль динамики пространственной структуры в изменениях основных параметров населения на любых произвольных участках площадью 100 га или менее. Таким образом, изучение динамики численности населения мозаичных биотопов следует вести в возможно более широком пространственном масштабе, когда перемещения животных между разными элементами экологической мозаики не учитываются из-за методических ограничений.

Результаты эксперимента, показанного на рис. 4, и целого ряда других, где были получены сходные данные, мы рассматриваем как свидетельство дифференцированного использования разными видами кормовых ресурсов и убежищ совместно заселяемой ими территории мозаичных местообитаний. Наиболее вероятно, что результаты обычных отловов отражают гетерогенность пространства не столько по распределению корма, сколько в отношении размещения мест устройства видоспецифичных убежищ и гнезд, а также зон размножения. Объединение данных отловов и мечения позволяет одновременно оценить и то, и другое и тем самым контролировать параметры гетерогенности среды обитания и динамику популяций в комплексе, что дает возможность практически реализовать единый структурно-функциональный подход к изучению природных популяций.

Мечение радионуклидами использовано также в ряде экспериментов по уточнению параметров ранее установленного явления расширения заселенных территорий в ходе расселения животных из немногих зимних резерваций [4]. Так, в пределах локальной резервации на площади 2 га в июле, августе и сен-

тябре были трижды тотально помечены обитающие в ней красные и красно-серые полевки. Выделенный для мечения участок находился на границе подгольцового и горно-тундрового высотных поясов и, по наблюдениям в предыдущие годы, резко отличался от других в радиусе 1200 м стабильно высокой численностью населения как в период зимовки, так и в сезон размножения. За пределами участка периодически наблюдалось образование временных поселений размножающихся сеголеток, но происхождение этих животных неизвестно, хотя и можно было предположить их генетическую связь с зоной обитания перезимовавших резидентов выявленной стации резервации.

Отловы проводили через две недели после третьего тура мечения, их схема показана на рис. 5. Поймано 163 красные и красно-серые полевки в зоне мечения и на ее периферии в радиусе до 100 м. Среди них оказалось 153 меченых (94 %). Восемь лесных полевок были пойманы в километре выше по склону на границе крупноблочных россыпей и мохово-травяной тундры на участке, где в конце лета регулярно отмечались временные группировки сеголеток. Из отловленных здесь полевок все половозрелые (4 экз.) имели радиоактивную метку из резервации. Наиболее вероятным каналом расселения сеголеток вверх по склону служила граница раздела елового криволесья и мохово-травяной тундры (см. рис. 5). Вдоль границы на удалении от резервации 500—1000 м было отловлено семь лесных полевок, и все имели радиометку.

Аналогично отлавливали лесных полевок в лесу в километре ниже резервации, где среди 35 пойманных зверьков оказалось 18 меченых. Немечеными были в основном неполовозрелые сеголетки, видимо, родившиеся вблизи мест вылова. Вероятным каналом расселения вниз по склону мы считаем спускающиеся вниз узкие каменистые россыпи. Среди отловленных в таких россыпях полевок доля меченых на удалении 500—1000 м от резервации составила 56 % ($n=34$).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что отдельная резервация в течение лета формирует население на площади, как минимум в 150 раз превышающей площадь самой резервации. Поскольку отловы совпали с началом снегопадов, мы провели одновременно и визуальные маршрутные учеты следов по снегу. Была установлена полная оседлость всех полевок в период наших отловов. Следовательно, полученные данные относятся именно к процессу расселения животных и не искажаются возможными дальними выходами обитателей резервации, что наблюдалось во многих других опытах. Аналогичные результаты в отношении характера расселения животных из локальных резерваций получены на площадках, расположенных в горнолесном поясе, где радиус расселения сеголеток составил не менее 1000—1200 м. В одном из таких экспериментов зверьков метили путем внутрибрюшинного введения остеотропных радио-

нуклидов перезимовавшим самкам в начале периода размножения, которые в дальнейшем принесли по два-три выводка, меченых той же меткой. Это позволило в конечном итоге достичь результата, сходного с тремя последовательными турами мечения, но при значительно меньших затратах сил и средств.

При интерпретации результатов экспериментов по радионуклидному мечению без приведения дополнительных данных весьма затруднительно решить вопрос о вкладе процессов расселения, периодических миграций и регулярных дальних выходов оседлых особей, экстенсивно осваивающих пространство, в процесс выноса радиометки из зоны мечения. Но если отловы проведены в период, когда заведомо отсутствуют как дальние выходы, так и расселение, к примеру в начале зимы, то вынос метки логичнее всего связать с закончившимся расселением. Однако в летнее время перечисленные типы перемещений животных могут действовать совместно и сравнить их интенсивность можно в том случае, если известен ход кривых вылова животных в процессе многодневных отловов.

П. Лэсли и Д. Дэвис [7] предложили модель вылова мелких млекопитающих, основанную на трех основных допущениях: 1) вероятность поимки в ходе отловов постоянна для всех животных, 2) конкуренция зверьков за ловушку мала, 3) популяция закрыта, т. е. миграция извне отсутствует (точнее, закрытой должна быть облавливаемая группировка). Исходя из анализа уравнений регрессии, полученных за период вылова от трех до десяти суток, можно заключить, что для первых девяти дней вылова модель Лэсли — Дэвиса адекватно описывает наши эмпирические данные, критерий χ^2, рассчитанный по ожидаемым из модели и эмпирическим данным, значительно ниже критической величины χ^2 для $\alpha=0{,}05$ и соответственного числа степеней свободы и варьирует от 0,08 до 7,28. Соответствие модели нарушается только на десятые сутки вылова, что может быть связано с приходом в зону изъятия зверьков из сопредельных территорий. Большая часть отловленных нами в зонах мечения животных была поймана в ходе отловов продолжительностью четверо суток. И выполнение допущений модели фактически означает отсутствие в уловах собственно мигрантов и низкий уровень миграции в изученных группировках. Это возможно в гипотетическом случае отлова в ловушки исключительно резидентных особей и полного избегания ловушек мигрантами, которые есть в изучаемых группировках, но отсутствуют в уловах. Нам кажется более вероятным, что данные по характеру вылова отражают групповой режим использования пространства резидентными особями, имеющими индивидуальные локальные «центры активности», откуда они совершают регулярные далекие выходы, что и регистрируется в опытах по мечению. В таких ситуациях возможна концентрация собственно гнездовых участков в пределах локальных, мало-

продуктивных, но обладающих хорошими защитными свойствами элементов экологической мозаики, а окружающая территория используется совместно и преимущественно для питания и образования немногочисленных временных поселений.

Заключение

Мечение и отловы в разные сезоны позволяют в целом представить динамику пространственной структуры горных популяций лесных полевок, которая определяется в основном характером освоения населением резерваций окружающей территории. В зимнее время лесные полевки либо изолированы в пределах отдельных стаций резервации, либо частично используют ресурсы ближайшей периферии и не удаляются от границ зимних скоплений далее 100 м. С появлением первых проталин охват пространства населением резерваций увеличивается до 300 м. После схода снега и по окончании паводка радиус регулярных выходов резидентных обитателей резерваций постепенно увеличивается до 500—800 м, при этом ознакомительные нерегулярные выходы могут совершаться в радиусе 1,5 км.

Во время выходов за пределы резерваций полевки перемещаются по скрытым в подстилке ходам. Если в местах регулярных выходов складываются благоприятные условия для устройства гнезд, то половозрелые сеголетки формируют там свои временные поселения. Перемещение сеголеток из резерваций в места временных поселений аналогично первой фазе регулярных выходов с той лишь разницей, что в какой-то из выходов та или иная особь не возвращается, оставаясь на новом гнездовом участке. Именно поэтому характер вылова лесных полевок в горах соответствует модели для закрытых группировок и сколько-нибудь заметная миграция отсутствует. При новом наступлении неблагоприятных условий наблюдается быстрый возврат выселившихся зверьков в резервации.

Все занятое горной популяцией пространство по режиму использования можно подразделить на три основных типа: 1 — резерваций, 2 — зоны сезонного группового режима использования и 3 — резервные зоны. Их соотношение определяется конкретной экологической мозаикой. Так, в горной тундре на резервации приходится всего 0,5 % территории, на зоны сезонного группового режима использования — 20 %.

Сходная система взглядов была ранее развита Андерсоном [6]. По его представлениям, местообитания мелких млекопитающих можно подразделить на «местообитания выживания» и «колониальные», что соответствует резервациям и зонам сезонного группового режима использования. Но мы считаем необходимым выделять резервные зоны, в которых обычно не образуются поселения размножающихся зверьков. Выделенные нами зоны второго типа используются круглогодично, но в раз-

ном режиме и с разной интенсивностью — от непродолжительных выходов до образования временных поселений.

В мозаичных местообитаниях отдельные внутрипопуляционные группировки имеют качественно различную динамику структуры и численности. Единые популяционные закономерности протекания основных процессов реализуются лишь в группировках, использующих однотипные элементы экологической мозаики. Популяции животных в мозаичной среде отличаются выраженной гетерогенностью в динамике основных параметров численности и структуры, что отличает их от популяций в гомогенной среде, в которых реализуются единые закономерности популяционной динамики в пределах всей популяционной территории. В этом проявляется связь популяции с конкретной средой. Конкретная пространственно-временная гетерогенность среды оказывается матрицей, определяющей видоспецифичную пространственную структуру популяций и особенности их динамики. Генетическую уникальность популяций и высокую степень генетической гетерогенности большинства из них можно рассматривать как прямое следствие их приуроченности к среде с заведомо уникальной экологической мозаикой.

Антропогенное воздействие в отношении многих популяций проявляется в таком преобразовании среды, когда существенно меняется характер экологической мозаики и на месте естественных возникают техногенные элементы этой мозаики, что неизбежно влечет изменения пространственной структуры популяций, а следовательно, и основных популяционных процессов. Стабильность популяций снижается во всех случаях, когда в результате техногенного вмешательства стации резервации переходят в разряд зон сезонного режима использования. При невозможности создания новых резерваций гибель группировок предопределена, несмотря на то, что животные не подвергаются прямому преследованию и уничтожению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бердюгин К. И. Территориальные взаимоотношения грызунов — обитателей каменистых россыпей Урала.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

2. Бердюгин К. И., Садыков О. Ф. Опыт использования прижизненных красителей для мечения грызунов.— Экология, 1981, № 5, с. 63—66.

3. Куликова И. Л. К фауне мелких млекопитающих дражных отвалов Урала.— В кн.: Млекопитающие Уральских гор. Информ. материалы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 39—41.

4. Садыков О. Ф. Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов гор (на примере Южного Урала): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. 22 с.

5. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969, вып. 65. 200 с.

6. Anderson P. K. Ecological structure and gene flow in small mammals.— Sympt. Zool. Soc. London, 1970, N 26, p. 299—325.

7. Leslie P. H., Davis D. H. S. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area.— J. Anim Ecol., 1939, N 8, p. 94—113.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

К. И. БЕРДЮГИН

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ В СВЯЗИ С ЕЕ БИОТОПИЧЕСКИМ РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА

Красно-серая полевка широко распространена в лесной зоне Евразии. Почти везде в пределах своего ареала она — типичный горно-таежный вид [14, 26]. Во многих районах, особенно на востоке Сибири, красно-серые полевки заселяют разнообразные биотопы, в связи с чем их считают восточно-палеарктическим по происхождению видом [34]. На границах ареала часто виды становятся стенотопными в связи с ухудшением условий существования. Уральский регион не является периферийным для рассматриваемого вида, но в целом ряде работ показано, что здесь эта полевка в значительной степени стенотопна и заселяет преимущественно каменистые россыпи в верхних поясах Уральских гор [2, 6, 8, 12—16, 59]. Какие причины могли вызвать такое явление — вопрос, тесно связанный с более общей проблемой: какие экологические особенности позволяют виду заселить те или иные регионы, с одной стороны, и какие факторы среды в данном регионе обусловливают специфику населяющих его популяций — с другой. Мы полагаем, что анализ биотопического размещения вида в разных частях ареала будет полезен при решении этой проблемы. Предлагаемая работа представляет собой попытку проведения такого анализа на примере красно-серой полевки.

Разбор биотопического распределения начнем с восточных границ. На крайнем северо-востоке (Чукотский п-ов и прилегающие с запада территории примерно до Анадырского хребта), где господствуют тундровые группировки растительности, красно-серые полевки, по данным некоторых авторов, отсутствуют. Нет их также и на островах Северного Ледовитого океана — Новосибирских и Врангеля [70]. Однако, по данным Костенко [31], на Чукотском полуострове этот вид есть и населяет горные тундры с мощными каменистыми россыпями и зарослями ольховника. Начиная от Чаунской губы и западнее полевка проникает в зону тундры по азональным пойменным зарослям кустарников [70, 77]. Южнее тундровой зоны в сред-

нем и нижнем течении р. Колымы она населяет лиственничники с кустарничковым покровом, лиственничники с обильным подлеском и обильным разнотравно-злаковым покровом; менее обильна в лиственничниках-беломошниках с кедровым стлаником. Заселяет также каменистые россыпи с куртинами ягодных кустарников ([Кривошеев, 1964; цит. по [52]; [77]). В среднем течении р. Омолон красно-серые полевки встречаются, как и на нижней Колыме, в различных типах лиственничников, отдавая предпочтение травянистым, а также в пойменных тополево-чозениевых лесах и каменистых россыпях подгольцового пояса, чередующихся с редкостойными зарослями кедрового стланика [71, 77].

В бассейне рек Анадыря и Пенжины описываемый вид наиболее плотно заселяет пойменные тополево-чозениевые леса, в меньшей степени — кедровые стланики и подгольцовые ассоциации с березой и злаковым разнотравьем или мощным моховым покровом. По зарослям ерников в долинах рек и ручьев поднимается в гольцовый пояс [31, 35, 77]. На Корякском нагорье, где представлены большей частью безлесные биотопы [70], красно-серая полевка немногочисленна, занимает главным образом подгольцовые кедровники и ольшаники с многочисленными полянками, поросшими ягодниками и ивнячками, и смежные участки кустарниковой или горной тундры. Отсутствует в пойме и верхней части гольцового пояса [31, 53]. В верхнем течении Колымы основные ее биотопы — лиственничники ягодниковые с подлеском, склоновые каменистые местообитания с разнотравно-злаковой растительностью и куртинами кустарников, пойменные тополево-чозениевые леса. Реже красно-серые полевки встречаются в зеленомошных лиственничниках и зарослях кедрового стланика. Выше границы леса они не обнаружены. На побережье Охотского моря в бассейнах рек Парень, Кухтуй, Яма эти полевки населяют такие же биотопы, как и в долине Анадырь [77]. На Камчатке описываемый вид немногочислен, но встречается во всех местообитаниях. Он обычен в каменноберезниках, в зоне кедрового и ольхового стланика и на пойменных заливных осоково-злаковых лугах [31].

На севере Курильских островов красно-серые полевки предпочитают луговые участки с куртинами кедрового стланика, на юге — заселяют разнообразные биотопы, но приурочены главным образом к елово-пихтовым лесам, бамбуковым зарослям по окраинам леса и осоково-злаково-разнотравным лугам вдоль ключей и рек [19, 31]. На Аянском побережье Охотского моря заселены преимущественно долинные елово-чозениевые леса [1]. В целом по Хабаровскому краю для красно-серой полевки основными биотопами служат хвойно-широколиственные леса, а наибольшей численности она достигает в кедрово-широколиственных [31]. На Сахалине вид эвритопен, но оптимальными биотопами являются пойменные и приморские круп-

нотравные луга с ивняками, старые, поросшие высокотравьем и кустарниками вырубки и гари, травяные лиственно-еловопихтовые леса, белоберезники, заросли курильского бамбука, а в горах каменноберезники и хвойные леса с примесью лиственных пород [31, 64]. В Приморском крае красно-серая полевка широко распространена, эвритопна. Наиболее многочисленна в долинных смешанных широколиственных и кедрово-широколиственных лесах маньчжурского типа. В горах многочисленна в пихтово-еловых лесах с хорошо развитым травостоем, в низкогорных дубовых лесах, в пирогенных березняках и осинниках с обильной травянистой растительностью, на галечных речных плато, заросших чозенией; менее обильна в чистых (мертвопокровных) кедрачах у верхней границы леса; малочисленна на молодых гарях и вырубках, в зарослях кедрового стланика, на покрытых лишайниками россыпях, в кустарниках на склонах сопок, в прибрежных ивняках, на злаково-разнотравных лугах, осоковых лугах, болотах [18, 31, 43, 45]. Не совсем понятно, насколько использует она каменноберезники: одни [31] считают, что она в этих биотопах малочисленна, тогда как, по данным других [44, 55], каменноберезники — один из предпочитаемых биотопов. Последний сообщает также, что эти грызуны охотно заселяют свежие гари и вырубки.

На севере Якутии (бассейн рек Яны, Адычи, Туостаха) красно-серые полевки встречены в зеленомошных лиственничниках, моховых, травяных и ерниковых болотах, но всюду малочисленны [36, 52]. Южнее, в Центральной Якутии, основными биотопами служат лиственничники, главным образом бруснично-моховые (бассейн р. Вилюя), а кроме того, лиственничные молодняки на гарях (Приленская тайга). Точно также на Лено-Амгинском междуречье основными биотопами являются лиственничники [52, 58]. Немаловажен, по-видимому, тот факт, что в Центральной Якутии существует район (долина р. Кенкеме) с неустановленными пока границами, где красно-серая полевка отсутствует [51]. На Алданском нагорье наибольшая плотность полевок наблюдается в молодых насаждениях, ельниках и тополевниках по долинам рек и ключей [52]. В Южной Якутии (Олекмо-Чарское плоскогорье) описываемый вид предпочитает мохово-брусничные лиственничники, обычен на гарях, в ельниках, смешанных березово-елово-лиственничных лесах, постоянно обитает на сфагново-кустарниковых болотах, в елово-кедрово-пихтовых лесах, сосняках-брусничниках. В россыпях, поросших кедровым стлаником, отсутствует [52, 56]. На Приленском плато, к которому с севера примыкает упоминавшееся выше пятно без красно-серой полевки, этот вид, вероятно, стенотопен и заселяет только мохово-брусничные лиственничники, но и в них не достигает высоких плотностей [56]. В Амурской области заселяет главным образом хвойно-широколиственные леса [31], а на Зейско-Буреинской равнине — березово-дубовые

леса, парковые дубняки, чернoберезники, а также заросли порослевого дуба и черной березы [28].

Сведения о распространении и биотопическом распределении красно-серой полевки на обширной территории Средне-Сибирского плоскогорья практически отсутствуют. В Байкальской котловине она распространена повсеместно, эвритопна. Доминирует на хребтах западного и южного побережий Байкала в лесном поясе, заходит в устьевые части речных долин и в верхние пояса гор [72]. В Баргузинском заповеднике заселяет преимущественно сухие лиственничники-черничники [69], заросли кустарников по берегам рек и примыкающие к ним россыпи с зарослями кедрового стланика (Тимофеев, 1946, цит. по [48]). В Кичеро-Ангарской дельте предпочитает сосново-лиственничные и березово-лиственничные леса, встречается на злаково-осоковых полузаболоченных лугах и на песчаных дюнах, поросших кедровым стлаником [75]. На Байкальском хребте наиболее обильна в склоновых светлохвойных лесах, встречается в долинных смешанных лесах и зарослях кустарников, на субальпийских лугах, в кедровом стланике [75]. В юго-восточном Забайкалье заселяет лиственничные и березово-лиственничные леса с рододендроном, ольхой и ивой, сильно захламленные или с каменистыми россыпями (Некипелов, 1941, цит. по [48]). В западной части Заганского хребта и Тугнуйской котловины встречается в сосняках-брусничниках, лиственничниках, березняках разнотравных, вторичных хвойно-лиственных лесах, пойменных лесах, ерниковых зарослях. Избегает чистых мертвопокровных сосняков [42].

В Монголии красно-серая полевка населяет преимущественно лиственничные и кедрово-лиственничные леса, заходит в лесостепь [62]. В Хангае этот вид доминирует. Наибольшей численности достигает в лиственничной и разреженных участках кедрово-лиственничной тайги с густым подлеском и травяным покровом. В меньшем количестве заселяет мохово-брусничные лиственничники, еще меньше — лиственничные рощи среди степей. Наименьшая численность в лиственничных молодняках, ивово-тополевой уреме, пойменных зарослях кустарников, лугах, высокогорных кобрезиевниках [74]. В окрестностях г. Улан-Батора красно-серая полевка населяет преимущественно склоновые кедрово-лиственничные литоморфные леса [3, 48]. В предгорьях Большого Хингана она встречается в ущельях, поросших черемухой, березой, осиной, бузиной, боярышником, ивой, а также в степи среди бугристых песков, поросших редкими сибирскими яблонями, даурской розой, ивняком [3, 48].

В Западном Саяне красно-серая полевка наиболее обильна в пихтово-кедровых и смешанных лесах, менее многочисленна в сосново-лиственных лесах на вырубках и гарях [17, 63]. Довольно плотно заселяет кедровники у верхней границы леса,

каменистые россыпи с луговинами, ерниковую тундру, а в среднегорье — старые вырубки и гари [76, 79]. В Восточном Саяне эти грызуны населяют кедровники у верхней границы леса, кедровые стланики с рододендроном, лиственничный лес с березовым подлеском и густым травостоем, мохово-багульниковые болота, разреженные березовые леса, осиновые густотравные леса, лиственнично-кедровые и лиственничные леса с лиственным подлеском, березово-осиновые и лиственнично-березовые леса, луговые участки среди березовых лесов [76, 78]. В гольцах обитает в лишайниковых тундрах, на альпийских злаково-осоково-разнотравных лугах, а в подгольцовом поясе — в кедровых и лиственничных редколесьях с кустарниками [73, 76].

В Саяно-Тувинском нагорье — доминирующий вид, эвритопный. Наиболее обилен в лиственнично-березовых лесах [76]. На южных хребтах Тувы (Танну-Ола, Сангилен) предпочитает лиственничные и лиственнично-березовые леса с густым разнотравьем, ерниковые заросли, болота. Кроме того, красно-серые полевки заселяют вырубки, разреженные березово-осиновые леса, луговые поляны, пойменные луга, елово-лиственничные леса, участки карагановой степи среди лиственничного леса [22, 49, 76]. В степной части Тувы они встречаются в лиственничных рощах и тополевых лесах в поймах рек, а в опустыненной Убсунурской котловине — в пойменных зарослях тополя и караганы и даже проникают в щебнисто-полынно-нанофитовую степь [76].

В Салаирском Кряже красно-серая полевка эвритопна, заселяет хвойную и осиново-пихтовую тайгу, осинники, зарастающие вырубки ([33]; Окулова, Кошкина, 1967, цит. по [76]).

Кроме этого, селится на каменистых откосах почти без травянистой растительности, поросших кустарниками [48]. В Кузнецком Алатау полевка населяет альпийские луга и ерники, смешанные и пихтово-еловые леса, заросли кустарников в долинах ручьев, разреженные березовые леса с развитым травяным покровом, старые гари, поросшие малиной и высокотравьем [79]. Наиболее плотно заселяет осиновый лес и лесные поляны, каменистые россыпи, поросшие кустарником, участки ерниковой тундры в субальпийском поясе [78]. На Алтае красно-серая полевка эвритопна, встречается во всех высотных поясах [47, 48, 76]. Наиболее характерные местообитания — горная тайга и каменистые россыпи (Юргенсон, 1938, цит. по [48]). Встречается также в сосново-березовом редколесье, кедрово-пихтовых лесах, нагорных и долинных кедрачах, на покосах [48]. На северо-востоке Алтая в низкогорье предпочитает кедрово-пихтовые леса в верхних частях склонов, где много каменистых россыпей, обычна на кочкарниковых болотах, малочисленна в сосново-березовых лесах, на остепненных склонах, отсутствует на прителецких лугах. В среднегорных участках

заселяет различные типы темнохвойных лесов, но наиболее обильна в зеленомошных и разнотравно-зеленомошных кедрово-пихтовых и кедрово-пихтово-еловых лесах. В высокогорье она наиболее обильна в ерниковых кедрово-пихтовых лесах, в подгольцовых кедрово-пихтовых редколесьях и зарослях кустарников. В гольцовом поясе в каменистых тундрах и на альпийских лугах редка [41, 76].

На Центральном Алтае в низкогорьях предпочитает пойменные смешанные леса, березово-осиновые редколесья, лесные поляны, населяет также и степные биотопы. В горно-таежном поясе предпочитает кедрово-пихтовые, кедрово-лиственничные и хвойные пойменные леса, а в подгольцовом поясе — кедровники и заросли ерников у верхней границы леса, россыпи, поросшие кустарником. В гольцовом поясе малочисленна, встречается в травянисто-ерниковой и мохово-лишайниковой тундре, в каменистых россыпях и нагорных лугах [41, 76, 77].

На юго-восточном Алтае красно-серая полевка становится стенотопной, населяет островные кедрово-лиственничные леса и горные степи, чередующиеся с каменистыми россыпями [41], встречается также в ерниковой тундре [76]. На Южном Алтае, где проходит юго-западная граница распространения вида, она немногочисленна, заселяет елово-кедрово-пихтовые леса и избегает лиственничные (Афанасьев и др., 1953, цит. по [76]). На Западном Алтае многочисленна, эвритопна, предпочитает каменистые россыпи, поросшие различными кустарниками, населяет также черневую тайгу, смешанные леса, луговые поляны, кустарники. Немногочисленна только в кустарниковой степи [21, 76].

Распространение и биотопическое распределение красно-серой полевки на обширной равнинной части Западной Сибири изучено недостаточно. Но даже на основании имеющихся данных можно утверждать, что в этом районе если и нет разрыва в ареале, то во всяком случае на больших территориях данный вид отсутствует. Возможно, что связь восточной части ареала с урало-европейской осуществляется по узкому коридору, проходящему в широтном направлении по центральной зоне Западно-Сибирской низменности. В юго-восточной части этой территории, примыкающей к горным системам Западной Сибири, красно-серая полевка — обычный вид. Распространение ее на север вдоль Оби прослежено примерно до устья Кети — среднего течения Васюгана. Полевки предпочитают селиться в смешанных лесах с преобладанием хвойных пород. Встречаются во вторичных березово-осиновых лесах, пойменных биотопах вдоль Оби [37, 46, 54]. В Барабинской степи населяет лесные колки с кустарниковыми опушками [24]. Отмечено присутствие в Прииртышье немного севернее Тобольска, где полевки придерживаются горельников и надпойменных суходольных лесов [54]. В западной части этого района красно-серые полев-

ки встречены только на территории бывшего Кондо-Сосьвинского заповедника (ныне заповедник «Малая Сосьва»), где они малочисленны и населяют различные типы кедровников и ельников (Раевский, 1947, цит. по [37], устное сообщение Ф. Р. Рамазановой), а также болота с березняком или сосной и боры с сосновым подростом [48]. Н. П. Лаптев [37] сообщает также о находке красно-серой полевки в нижнем течении Оби в окрестностях пос. Мужи, но биотоп при этом не описан. В наших сборах из окрестностей пос. Лямино (около 200 км от Сургута вниз по течению Оби), с южной оконечности Белогорского Материка и окрестностей пос. Коммунистического (железная дорога Ивдель — Обь) этот вид отсутствует. Не обнаружен он также в бассейне притока Оби — Бол. Юган (устное сообщение А. В. Бородина) и в районе ст. Лявдинка (железная дорога Ивдель — Обь, наши данные). Нет их в наших сборах из равнинной части Березовского района Тюменской области (бассейн рек Манья, Ляпин).

На равнинной части Коми АССР, по данным В. В. Турьевой [67, 68], вид встречается повсеместно, заселяет различные типы тайги, вырубки, пойменные местообитания, но всюду численность невелика. Немногочисленна красно-серая полевка и в Пермской области (кроме ее горной части), встречается в ягодниковых ельниках и на вырубках с малинником [4, 39]. Точно также вид редок в Кировской, Вологодской и Костромской областях, где населяет еловые и елово-пихтовые леса по сырым захламленным участкам ([4], Формозов, 1948, цит. по [48]). Южнее указанных областей этот вид отсутствует [48, 50]. Не обнаружена красно-серая полевка и на большей части Архангельской области. Есть сведения о ее обитании у западных и восточных границ области [4, 27]. В Карелии распространена повсеместно, но малочисленна, населяет увлажненные таежные местообитания [30, 38]. На Кольском полуострове красно-серая полевка многочисленна, обитает в таежных биотопах, главным образом в сырых, мшистых, каменистых участках, в лесотундровых борах, березняках, колках ивы и можжевельника, в горных тундрах (Насимович и др., 1948, цит. по [4], [32, 33, 48]). В Северной Европе основными биотопами красно-серой полевки являются каменистые россыпи, сосняки, березовые и ивовые пояса тундр [61].

Рассмотрим теперь аспекты биотопического распределения данного вида на Урале. Как показано в целом ряде работ, красно-серая полевка широко расселилась вдоль всего хребта [2, 9, 11, 15, 39, 40, 57, 59, 66]. По мере накопления данных происходило расширение и уточнение списка местообитаний, населяемых видом. Так, для Приполярного (Северного) Урала в качестве местообитаний указывались (Флеров, 1933, цит. по [48]) хвойные леса и каменистые россыпи. М. Я. Марвин [39] для всего Урала приводит следующие биотопы: глухие ельники,

реже смешанные леса, захламленные гари, криволесья на вершинах гор, каменистые россыпи. На Полярном Урале разными исследователями красно-серая полевка встречена в каменистых россыпях, кустарниковой тундре, на субальпийских разнотравных лугах, в ельниках-зеленомошниках, но, по мнению большинства из них, основным местообитанием в этом районе служат россыпи подгольцового и верхней части горно-таежного пояса [2, 59, 60, 65]. По нашим данным [8, 9], красно-серая полевка в 1977 г. заселяла в равной степени как каменистые россыпи, так и нелитоморфные горно-таежные леса.

На западном макросклоне Приполярного Урала данный вид встречался в предгорных и горных пойменных местообитаниях, в тайге горно-таежного пояса [68], в ельниках-зеленомошниках, подгольцовых разнотравных лугах, каменистых россыпях, каменистой и кустарниковой тундре [66]. По нашим данным из этого района, собранным за ряд лет, красно-серая полевка постоянно, из года в год, ловится также только в россыпях подгольцового и горно-таежного поясов. Далеко не каждый год и в меньшем количестве она попадалась в россыпях гольцового пояса, только два раза, но в довольно больших количествах, в ивово-ольховых ерниках гольцового пояса, по одному разу на альпийском лугу, в кустарниково-луговом биотопе в пойме горного ручья, и в подгольцовом разреженном березово-темнохвойном лесу с ягодными кустарничками в третьем ярусе.

На Северном Урале (западный макросклон, хребет Басеги) вид многочислен в темнохвойной тайге, на вырубках, встречается в пойменных березняках [20]. По нашим данным, постоянные местообитания красно-серых полевок здесь те же, что и в более северных районах, только три раза отмечено присутствие этих грызунов в некаменистых пойменном хвойно-лиственном лесу, сосняке-брусничнике, редкостойном спелом кедровнике-черничнике.

На Среднем Урале, где нет высоких поднятий, полевка продолжает тем не менее сохранять верность каменистым местообитаниям. Она заселяет любые участки с каменистым обломочным материалом вплоть до небольших гряд камней под останцами-шиханами, выступающими над выровненной поверхностью бывших вершин [15]. Но в отдельные годы, кроме литоморфных местообитаний, встречается в разных типах пихтоельников в Висимском заповеднике [6, 7, 9]. На Южном Урале полевки этого вида строго приурочены к россыпям горно-лесного, подгольцового и гольцового поясов, причем постоянное население сохраняется только в курумах верхней части горнолесного и подгольцового поясов [9, 11, 15, 57]. По нашим данным, южная граница распространения вида проходит через хребет Ирендык в районе пос. Тубинский (Баймакский р-н Башкирской АССР) в лесостепной зоне, т. е. намного южнее, чем в Приуралье и Зауралье [7].

Приведенный обзор данных по биотопическому распределению красно-серых полевок на Урале достаточно хорошо показывает, во-первых, значительную степень стенотопности их в данном регионе, во-вторых, предпочитаемые местообитания, в-третьих, усиление стенотопности в направлении с севера на юг, в-четвертых, возможность освоения иных биотопов хотя бы на непродолжительное время. Несмотря на значительную стенотопность, этот вид распространен вдоль Урала с севера на юг не в меньшей степени, чем эвритопные виды красной и рыжей полевки. Также широко расселена полевка-экономка, сравнительно стенотопный гигромезофильный вид. Но северные и южные популяции последней четко дифференцированы на два подвида, что указывает, по нашему мнению, на существенную роль различий в условиях существования той и другой групп популяций если не в настоящее время, то, по крайней мере, в период их формирования.

Население красно-серой полевки на всем протяжении Урала более или менее однородное [10, 14], т. е. условия обитания этого вида настолько однородны, что не могли привести к внутривидовой дифференциации. С другой стороны, говорить об абсолютной однородности условий обитания в россыпях в разных районах Урала нельзя хотя бы потому, что такие гораздо более пластичные виды, как красная и рыжая полевки, уходят из россыпей, первая на Южном Урале, а вторая — на Северном, где, вероятно, какие-то параметры среды выходят за пределы их толерантности. Точно также единственный на Урале настоящий специализированный петрофил — северная пищуха — проникает вдоль хребта на юг только до Приполярного Урала [23, наши данные], хотя распространение курумов в горах, казалось бы, позволяет ей расселиться намного южнее. Таким образом, однородность условий обитания в курумах существует только с «точки зрения» красно-серых полевок, но не других видов. Попытаемся выяснить, какие причины определили выбор именно литоморфных местообитаний на Урале.

Пищевой фактор не может определять приуроченность этих полевок к россыпям, так как различия в составе растительности, например, в северотаежных горных лесах Полярного Урала и в склоновых лесах на хребте Ирендык, естественно, намного больше, чем в непосредственном окружении курумов и на прилегающих участках без обломочного материала в каждом из районов [25]. В то же время в одном районе в биотопах со сходной растительностью, но различающихся по каменистости субстрата, красно-серые полевки обычно практически отсутствовали на некаменистых субстратах, тогда как в каменистых местообитаниях с сильно различающейся растительностью они встречались постоянно. Например, в Висимском заповеднике в течение всего времени наблюдений (четыре года) данный вид постоянно заселял рябиново-пихто-ельник высокотравный лито-

морфный и кедрово-ельник-зеленомошник литоморфный и в то же время в гораздо меньшем количестве и непостоянно встречался в пихто-ельнике высокотравном, который по составу растительности более сходен с первым, чем первый со вторым (наши данные).

Судя по всему, сомнительна возможность конкурентного вытеснения ее в каменистые биотопы близкими видами (рыжей и красной полевками), против чего говорит факт их совместного обитания в тех же курумах, а также в иных биотопах, когда красно-серая полевка в них поселяется. В литературе есть указания на большую защитную (от хищников) роль каменистых россыпей [29], но эта роль представляется преувеличенной. Трудно определить, насколько лучше защищены грызуны в россыпях от пернатых и крупных наземных хищников (по сравнению с лесными местообитаниями), но от мелких (главным образом куньих, которые сами часто селятся в тех же местообитаниях) защитные свойства курумов, скорее всего, неэффективны. Кроме того, возможность спастись (или не спастись) от нападения в равной степени относится к зверькам любого вида (правда, мы не учитываем здесь степень различий в подвижности разных видов), и никаких особо благоприятных в этом отношении условий именно для красно-серой полевки в россыпях нет. Поэтому указанный фактор также не может определять для нее предпочтение литоморфных биотопов.

Основная отличительная особенность каменистых местообитаний от прочих — наличие большого количества полостей и пустот, которые могут быть использованы лесными полевками, не приспособленными к интенсивной роющей деятельности, для устройства нор, гнезд, убежищ, скрытых переходов и др. Огромное число полостей на каждой россыпи практически снимает конкуренцию за эти важные элементы обеспечения существования и продолжения рода как между особями одного вида, так и между разными видами. Поэтому все виды лесных полевок заселяют каменистые биотопы там, где это позволяют другие факторы среды. Благодаря высокой скважности субстрата, население россыпей хорошо защищено от затопления во время бурного снеготаяния и обильных дождей, что в горах наблюдается достаточно часто.

Микроклимат в полостях между камнями по сравнению с поверхностью почвы под пологом леса отличается более низкими значениями температуры воздуха, более высокими — влажности и значительно меньшим размахом колебаний этих показателей [9]. Но если первые из названных факторов, вероятно, определяют в равной степени для всех видов лесных полевок (да и других видов грызунов) возможность поселения в россыпях, то микроклиматические в первую очередь являются ведущими в выборе местообитания красно-серой полевкой. Постараемся обосновать данное положение. Прежде всего, этот вид за-

селяет россыпи и другие каменистые местообитания не только на Урале, но и в других горных районах в пределах своего ареала, как видно из приведенного обзора биотопического распределения его в разных регионах, однако всюду, за исключением, может быть, западных окраин, встречается и в других биотопах. На востоке Сибири, где круг занимаемых местообитаний наиболее широк, красно-серая полевка заселяет примерно в два раза меньшее количество биотопов, чем красная. Только на Дальнем Востоке (в районе Сихотэ-Алиня), где климат имеет морской характер, первая становится доминантом и широко расселяется по самым разнообразным лесным местообитаниям.

Далее, как можно заключить из настоящего обзора, большинство некаменистых биотопов, занимаемых красно-серой полевкой в разных частях ареала, в том числе и на Урале, в значительной мере увлажнены. На основании этого многие авторы справедливо считают, что данный вид гигромезофилен. Но практически ни один из них не указывает как на характерную черту на совместность обитания красно-серых полевок с другим гигромезофильным видом — полевкой-экономкой, хотя их ареалы в значительной мере перекрываются. Следовательно, степень гигромезофильности этих видов различна. Конечно, экономки — обитатели пойменных и заболоченных местообитаний — в большей степени гигрофильны, чем красно-серые полевки. На меньшую степень гигрофильности последних может указывать также их слабое проникновение в зональные тундры Евразии. Но в целом вид можно охарактеризовать как довольно пластичный по приспособляемости к условиям увлажнения, о чем свидетельствует широта его распространения как с севера на юг, так и с востока на запад. Проявляется пластичность на уровне популяций или даже групп популяций, населяющих разные районы ареала.

На внутрипопуляционном уровне, все обстоит иначе. Основная масса увлажненных местообитаний, занимаемых красно-серой полевкой,— лесные, характеризующиеся более стабильными параметрами среды, в том числе и влажности, по сравнению с открытыми, пусть в общем и более влажными местообитаниями (например, болотами), или пойменными биотопами, где степень увлажнения сильно колеблется в зависимости от уровня воды. В таких местообитаниях красно-серая полевка либо малочисленна и поселяется в отдельные годы с благоприятными условиями, как это наблюдалось на Приполярном Урале, либо сами местообитания по каким-либо причинам имеют более стабильные параметры, чем обычно, например, приморские луга на Сахалине или участки растительности возле снежников-перелетков на Курилах. Видимо, по этой причине образовались выемки ареала на равнинах Западной Сибири и Севера европейской части СССР, где значительная степень ув-

лажнения сопровождается и большой изменчивостью этого показателя. На сильное влияние годовых и сезонных колебаний увлажненности местообитаний указывает также зафиксированный нами в 1975 г. резкий спад численности красно-серых полевок на Южном Урале, когда в результате засухи во второй половине лета значительно повысилась температура и упала влажность воздуха внутри курумов.

Точно такие же рассуждения позволяют утверждать, что и температура окружающей среды существенна для выживания популяций красно-серой полевки не по своей абсолютной величине, а по масштабу изменчивости в том или ином биотопе. Действительно, в закрытых местообитаниях, которые предпочитает этот вид, средние многолетние температуры (например, января и июля) на севере Дальнего Востока и в Центральной Монголии или на Полярном и Южном Урале, конечно, будут сильно разниться, тогда как суточные, сезонные, годовые (т. е. температуры в один и тот же период, но в разные годы) внутри каждого местообитания будут колебаться вокруг многолетних средних значительно меньше, чем в открытых биотопах того же района. Если учесть, что красно-серые полевки придерживаются в основном курумников, расположенных среди древесной растительности подгольцового и горно-таежного поясов, то станет ясно, что гидротермические параметры микросреды их обитания забуферены дважды, а это еще больше снижает их изменчивость. Очевидно, что приспособляемость рассматриваемого вида и по температуре достаточно высока на межпопуляционном уровне и весьма низка — на внутрипопуляционном. Последнее подтверждается низкой интенсивностью химической терморегуляции [4].

Таким образом, эколого-физиологические особенности вида обусловливают у красно-серой полевки возможность популяциям или группам популяций в разных географических районах адаптироваться к довольно широкому спектру гидротермических параметров среды, что находит выражение в обширном ареале вида. В то же время полевки из одной популяции обладают относительно низкими приспособительными возможностями по отношению к колебаниям этих параметров во времени, вследствие чего они шире заселяют горные районы, где высокая мозаичность микроусловий позволяет найти пригодные для заселения биотопы, и отсутствуют на некоторых равнинных участках, где не могут найти местообитания с малой изменчивостью гидротермического режима во времени, и вид, несмотря на обширный ареал, становится относительно стенотопным. На Урале стенотопность проявляется особенно ярко (вид становится узким петрофилом), что, по-видимому, вызвано повышенной нестабильностью погодно-климатических условий в этом районе (меридиональное расположение хребтов позволяет воздушным массам быстро и далеко проникать с севера на юг и с юга на

север, что часто бывает причиной резких перемен погоды), которая и заставила красно-серую полевку избрать наиболее защищенный от колебаний температуры и влажности биотоп.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алина А. В., Реймерс Н. Ф. Наземные млекопитающие (Mammalia) Аянского побережья Охотского моря.— В кн.: Систематика, фауна, зоогеография мелких млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука, 1975, с. 127—140.

2. Балахонов В. С. Эколого-физиологические особенности мелких грызунов высотных поясов Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зон: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. 22 с.

3. Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1954. 669 с.

4. Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 356 с.

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

6. Бердюгин К. И. К фауне грызунов каменистых россыпей Урала.— В кн.: Фауна, морфология и изменчивость животных: Информ. мат-лы Зоол. музея Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976, с. 32—35.

7. Бердюгин К. И. Новые данные о красно-серой полевке на Южном Урале.— В кн.: Фауна и морфологическая изменчивость животных: Информ. мат-лы Зоол. музея Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 28—29.

8. Бердюгин К. И. Новые данные по фауне и экологии грызунов каменистых россыпей Урала.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 50.

9. Бердюгин К. И. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала.— В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 64—67.

10. Большаков В. Н. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевок рода *Clethrionomys*: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1962. 20 с.

11. Большаков В. Н. Новые местонахождения красно-серой полевки на Южном Урале.— Зоол. ж., 1963, т. 62, № 8, с. 1272—1273.

12. Большаков В. Н. Структура и динамика популяций красно-серой полевки в каменистых россыпях хребтов Южного Урала.— В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 119—121.

13. Большаков В. Н. Количественное соотношение разных видов грызунов и насекомоядных в высотных поясах гор Южного и Северного Урала.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968, с. 24—25.

14. Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

15. Большаков В. Н. О распространении и систематическом статусе красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund) Южного и Среднего Урала.— В кн.: Систематика, фауна и зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука, 1975. с. 151—153.

16. Большаков В. Н. Высотное распределение мелких млекопитающих Уральских гор и отличия их биопродуктивности.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Мат-лы III Всесоюзн. совещ. Вильнюс, 1980, с. 117—118.

17. Борзенкова С. А. Биотопические особенности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund) Западного Саяна.— Зоол. ж., 1972, т. 52, № 5, с. 772—773.

18. Бромлей Г. Ф., Костенко В. А. Взаимосвязи лесных грызунов с кедром корейским в лесах среднего и южного Сихотэ-Алиня.— В сб.: Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья. Владивосток, 1970, с. 27—39.
19. Воронов В. Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974, с. 164.
20. Воронов Г. А., Преснецова Е. П. К фауне млекопитающих хребта Басеги.— В кн.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 14—15.
21. Галкина Л. И., Оводов Н. Д. Антропогеновая териофауна пещер Западного Алтая.— В кн.: Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука, 1975, с. 165—180.
22. Галкина Л. И., Потапкина А. Ф., Юдин Б. С. Эколого-фаунистический очерк мелких млекопитающих юго-восточной Тувы.— В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск. Наука, 1977, с. 60—80.
23. Гашев Н. С. Северная пищуха (*Ochotona hyperborea* Pall., 1811).— Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1971, вып. 80, с. 4—74.
24. Глотов И. Н., Ердаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы.— Новосибирск: Наука, 1978. 232 с.
25. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.
26. Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3, вып. 8. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. 504 с.
27. Губарь Ю. П. Численность лесных полевок и некоторые стороны их взаимоотношений.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1976, ч. 2, с. 60—103.
28. Дымин В. А. Численность и особенности распределения грызунов Зейско-Буреинской равнины.— В кн.: Млекопитающие Приморья и Приамурья. Владивосток, 1970, с. 140—155.
29. Зимина Р. П. Каменистые осыпи Терскей-Алатау и населяющие их животные.— Труды Ин-та географии АН СССР, 1962, т. 81, № 7, с. 136—147.
30. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 248 с.
31. Костенко В. А. Закономерности биотопического размещения и распределения грызунов на Дальнем Востоке СССР.— Труды Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР, 1976, вып. 37(40), с. 5—23.
32. Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1957, вып. 5, с. 3—65.
33. Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М.: Изд-во МОИП, 1967, т. 41, № 56, с. 5—27.
34. Кривошеев Г. В. Географо-генетический анализ териофауны Северо-Восточной Азии.— Тезисы докл. VII Всесоюзн. зоогеограф. конф. М.: Наука, 1979, с. 30—33.
35. Кривошеев В. Г., Чернявский Ф. Б., Железнов Н. К., Тархов В. С. Новые данные по фауне млекопитающих Анадырского края.— В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири. Владивосток, 1978, с. 66—94.
36. Лабутин Ю. В. Биофаунистические материалы по млекопитающим Табалахской впадины.— В кн.: Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1975, с. 35—56.
37. Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд. Томского гос. ун-та, 1958. 286 с.
38. Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. 239 с.
39. Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск: Уральский госуниверситет, 1969. 156 с.

40. Марвин М. Я. Обзор географического распространения млекопитающих Урала.— В кн.: Млекопитающие уральских гор. Свердловск, 1979, с. 45—47.

41. Марин Ю. Ф. Население мышевидных грызунов Алтайского государственного заповедника (Восточной Алтай).— В кн.: Фауна и экология позвоночных Сибири. Сер. Фауна Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 58—78.

42. Матурова Р. Т., Доржиев Ц. З., Иванова Г. И. Грызуны и зайцеобразные западной части Заганского хребта и Тугнуйской котловины.— В кн.: Насекомые и позвоночные Забайкалья. Улан-Удэ: Бурятский ин-т естеств. наук Бурятского фил. СО АН СССР, 1977, с. 83—102.

43. Матюшина О. А., Колонин Г. В., Слабинская А. О. Основные закономерности территориального распределения мышевидных грызунов в западном Сихотэ-Алине.— Тезисы докл. VII Всесоюзн. зоогеограф. конф. М.: Наука, 1979, с. 147—149.

44. Матюшкин Е. Н., Смирнов Е. Н., Сизова Г. И. Территориальные группировки (сообщества) мышевидных грызунов среднего Сихотэ-Алиня. В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1972. с. 116—148.

45. Миротворцев Ю. И. Мышевидные грызуны Приморского края (распространение, численность, эпидемиологическое и экологическое значение).— В кн.: Мелкие млекопитающие Приморья и Приамурья. Владивосток, 1970, с. 85—125.

46. Москвитина Н. С., Сучкова Н. Г. Красно-серая полевка в биоценозах юго-востока Западной Сибири.— В кн.: Природные ресурсы Сибири. Томск: Изд. Томского гос. ун-та, 1977, с. 99—105.

47. Новикова Т. А. Влияние структуры поясности на состав териокомплексов высотных поясов горного Алтая.— Тезисы докл. VII Всесоюзн. зоогеограф. конф. М.: Наука: с. 59—62.

48. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.

49. Очиров Ю. Д., Башанов К. А. Млекопитающие Тувы. Кызыл, 1975. 138 с.

50. Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960, 468 с.

51. Попов М. В. Фауна мелких млекопитающих восточной части Лено-Вилюйского междуречья (долина Кенкеме).— В кн.: Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1975, с. 57—117.

52. Попов М. В. Определитель млекопитающих Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 424 с.

53. Портенко Л. А., Кищинский А. А., Чернявский Ф. Б. Млекопитающие Коряцкого нагорья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 132 с.

54. Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 360 с.

55. Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника.— М.: Наука, 1982. 304 с.

56. Ревин Ю. В. Основные биотопические связи и численность млекопитающих южной Якутии.— В кн.: Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1975, с. 118—140.

57. Садыков О. Ф., Гладких Н. Ю., Скороход Т. Г., Яковлев А. Г. К фауне мелких млекопитающих высокогорий Южного Урала.— В кн.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 67—69.

58. Сафронов В. М. Зимняя экология полевок рода *Clethrionomys* в Приленской тайге (Центральная Якутия): Автореф. дис. ... канд биол. наук. Свердловск, 1978. 26 с.

59. Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 28 с.

60. Семенов Р. А., Судьбин А. В. Динамика размножения, структура популяции и хронографическая изменчивость морфофизиологических показателей красно-серой полевки на Полярном Урале.— В кн.: Внутри-

и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 54—64.
61. Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Лесная пром-сть, 1979. 232 с.
62. Соколов В. Е., Орлов В. Н. Определитель млекопитающих Монгольской народной республики. М.: Наука, 1980. 352 с.
63. Соколов Г. А., Швецова В. Я., Балагура Н. Н. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 77—86.
64. Сурков В. С. К экологии красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) острова Сахалин.— Труды Биолого-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1976, вып. 37 (40), с. 36—48.
65. Топоркова Л. Я. Материалы по фауне млекопитающих Полярного Урала.— Труды Уральского отделения МОИП, Свердловск, 1959, Вып. 2, с. 133—136.
66. Топоркова Л. Я., Сюткина К. А. К вопросу о фауне эктопаразитов мышевидных грызунов горных лесов Южного Урала.— Уч. зап. Уральского гос. ун-та, Свердловск, 1959, вып. 31, с. 91—95.
67. Турьева В. В. Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР.— Труды Коми фил. АН СССР, Сыктывкар, 1952, № 1, с. 53—63.
68. Турьева В. В. Эколого-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала.— В кн.: Животный мир западного склона Приполярного Урала: Труды Коми фил. АН СССР, 1977, № 34, с. 30—43.
69. Черникин Е. М. К экологии мышевидных грызунов Баргузинского заповедника.— Тр. Баргузинского гос. заповедника. Иркутск, 1978, № 7, с. 68—87.
70. Чернявский Ф. Б. Проблема районирования в зоогеографии суши и подразделение Северо-Восточной Сибири по териологическим данным.— В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири. Владивосток, 1978, с. 3—25.
71. Чернявский Ф. Б., Докучаев Н. Е., Короленко Г. Е. Млекопитающие среднего течения р. Омолон.—В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири. Владивосток, 1978, с. 26—65.
72. Швецов Ю. Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины.— Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
73. Швецов Ю. Г. Млекопитающие высокогорий Тункинского хребта. Тезисы докл. II съезда Всесоюзн. териологич. о-ва М.: Наука, 1978, с. 110—111.
74. Швецов Ю. Г. Население млекопитающих высокогорных ландшафтов бассейна Байкала.— Тезисы док. VI Всесоюзн. зоогеограф. конф. М.: Наука, 1979, с. 181—182.
75. Швецов Ю. Г., Половинкина Р. А., Себелева Г. Г. и др. Фауна и структура населения мелких млекопитающих (Micromammalia) и их паразитов на Прибайкальском участке строительства Байкало-Амурской магистрали.— В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 108—117.
76. Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1979. 272 с.
77. Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 272 с.
78. Юдин Б. С., Николаев В. В. Сообщества мелких млекопитающих (Micromammalia) вертикальных поясов центральной части Восточного Саяна (Тофалария).— В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 81—93.
79. Юдин Б. С., Потапкина А. Ф. Территориальные группировки мелких млекопитающих (Micromammalia) в Кузнецком Алатау и Западном Саяне.— В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 32—59.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

Н. Г. ЕВДОКИМОВ, В. П. ПОЗМОГОВА

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРЕХ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (ЮЖНЫЙ УРАЛ, ЗАУРАЛЬЕ, СЕВ. КАЗАХСТАН.)

Полиморфизм — наличие нескольких хорошо отличимых типов животных в пределах одного вида — рассматривается как общевидовое приспособление, направленное на поддержание благополучия отдельных популяций [1, 8]. Изучение полиморфных типов имеет поэтому важное значение в познании процессов адаптации животных. Среди сравнительно небольшого числа полиморфных видов млекопитающих нашей фауны значительный интерес в этом плане представляет обыкновенная слепушонка, у которой известны различные цветовые морфы. Биология и экология обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) мало изучена, а особенно в Уральском регионе.

Наши исследования проводились в 1980 г. в Зауралье (Челябинской обл.), на Южном Урале (Башкирская АССР) и в Северном Казахстане (Кустанайская обл.). Из каждой точки взято по три выборки (в мае, июле и сентябре). Все животные отловлены руками [7], по возможности семьями (из одного вскрытого хода). В виде дополнительного материала использовали данные других лет из тех же районов.

Краткая характеристика мест работы

В Северном Казахстане (Кустанайская обл., Наурзумский заповедник) животных добывали в песчаноковыльной степи, окружающей один из самых южных боров Казахстана, Наурзумский бор, лежащий на олигоценовых песках Тургайской ложбины [4]. На Южном Урале (Башкирская АССР, Баймакский р-н, окрестности д. Саксей) отлов слепушонки проводили в горной части Урала (на восточном склоне хребта Уралтау), в нагорно-лесном ландшафте [5]. Характерные места обитания зверьков в данной местности — поймы горных ручьев, речек и обширные поляны (елани) среди сосново-березово-лиственничного леса, с богатой луговой растительностью.

В Зауралье (Челябинская обл., Кунашакский р-н, окрестности оз. Шугуняк) животных отлавливали на северной границе ареала, в равнинной местности. Слепушонка обитает на целинных участках между обрабатываемыми полями, на покосах по опушкам леса (березово-осиновый с посадками сосны) и на прогалинах, по краям отдельных небольших колков, под линиями электропередач.

Сравнительная морфологическая характеристика

Окраска. Роющие грызуны вида *E. talpinus* представляют собой уникальную группу животных. Ни у одного вида в пределах Советского Союза (за исключением хомяков) меланисты не встречаются так часто.

Наши исследования позволили выявить четкую географическую изменчивость слепушонки по окраске меха в направлении с юга (Кустанайская обл.) на север (Челябинская обл.). Установлено, что в Кунашакском р-не Челябинской области (на границе ареала) слепушонка обыкновенная представлена только черной морфой. В Баймакском р-не Башкирской АССР обнаружена окраска бурая (рыжеватая), но встречаются[1] меланисты (10—15 %) и особи с переходной окраской. В Наурзумском заповеднике Кустанайской области все звери бурые, но более светлого оттенка, чем башкирские.

Вес, длина тела и упитанность. Данные по весу и длине тела (табл. 1) хорошо показывают физиологическое состояние трех популяций слепушонки в течение пяти месяцев. Весной (в мае) и осенью (в сентябре) звери по средним показателям веса и длины тела (только взрослые самцы) практически не отличаются, а летом (в июле) у слепушонки из наурзумской популяции отмечается снижение веса тела. Это объясняется условиями существования данной популяции.

В Казахстане вследствие раннего и бурного цветения растений (в основном эфемеров) расходуются питательные вещества клубней и корневищ, и в летнее время запасы их значительно уменьшаются. К осени, после спадения жары, возобновляется вегетация, происходит накопление подземной фитомассы, в это время животные набирают прежний вес.

В более северных районах (Баймакский и Кунашакский) в течение всего лета есть клубни, клубеньки и корневища, так как цветение разных видов растений происходит постепенно (за исключением редких эфемеров), и слепушонка постоянно обеспечена кормами. Хорошим показателем служит индекс упитанности (отношение длины тела к весу). Как бы суммируя не-

---

[1] С. В. Кириков [5] еще ранее отмечал в районе хребтов Ирендык, Кыркты и Уралтау среди слепушонки до 11 % меланистов.

Таблица 1

Сезонная динамика морфологических показателей обыкновенной слепушонки (взрослые самцы)

Показатели	Популяция					
	наурзумская		баймакская		кунашакская	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Весна (май)						
Вес тела, г	46,65±1,0	16	47,09±0,71	18	46,24±0,55	18
Длина тела, мм	112,20±1,0	16	113,20±0,73	18	113,70±0,66	18
Упитанность	0,415±0,007	16	0,416±0,006	18	0,407±0,004	18
Дни отлова	1—4		8—12		22—27	
Лето (июль)						
Вес тела, г	39,79±1,41	11	48,41±0,90	10	46,57±0,77	9
Длина тела, мм	112,40±1,51	11	114,80±1,06	10	112,30±1,45	9
Упитанность	0,354±0,009	11	0,422±0,008	10	0,415±0,005	9
Дни отлова	8—12		17—21		26—29	
Осень (сентябрь)						
Вес тела, г	46,39±1,82	5	49,13±0,83	8	46,57±0,88	14
Длина тела, мм	113,80±2,22	5	113,40±0,92	8	110,40±0,93	14
Упитанность	0,408±0,013	5	0,433±0,006	8	0,422±0,006	14
Дни отлова	20—23		13—17		5—9	
Обобщенные краниологические показатели (взрослые самцы и самки)						
Наибольшая длина черепа,	30,11±0,11	46	31,16±0,10	52	31,0±0,08	55
мм		46		52		55
Ширина черепа, мм	13,76±0,05	46	14,27±0,05	52	13,91±0,04	55
Высота черепа, мм	9,33±0,05		9,62±0,05		9,45±0,03	

большие различия по весу и длине тела он в общем отражает физиологическое состояние популяций. К осени (перед зимовкой) у более северных популяций (баймакская и кунашакская) отмечается большая упитанность (0,433 и 0,422) по сравнению с южной (наурзумская — 0,408).

Длина хвоста и ступни. По этим показателям различия в исследованных популяциях незначительны. С юга на север наблюдается некоторая тенденция к снижению средней длины хвоста (10,3; 10,2; 10,0 мм) и увеличению средней длины ступни в баймакской популяции [2].

Длина, ширина и высота черепа. Краниологические показатели являются одними из важных систематических признаков. В табл. 1 приведены данные по наибольшей длине черепа (от мыщелков до самого выступающего края верхних резцов), а также по ширине и высоте черепа. По всем трем параметрам (длина, ширина и высота черепа) четко прослеживается увеличение их с юга на север. Кажется, что этой закономерности

Таблица 2

Сезонная динамика веса семенников взрослых самцов (мг) обыкновенной слепушонки

Время отлова	Популяция					
	наурзумская		баймакская		кунашакская	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Май	46±2 (60—30)	16	52±2 (65—30)	18	53±2 (70—40)	18
Июль	17±2 (25—10)	11	29±3 (50—20)	10	24±2 (40—8)	17
Сентябрь	11±2 (14—10)	5	16±1 (22—10)	8	17±1 (20—10)	24

не подчиняется баймакская популяция, которая по расстоянию находится между наурзумской и кунашакской популяциями, но условия ее жизни в горном ландшафте соответствуют более северному по сравнению с данной широтой (равнинной) местонахождению. Сравнение двух популяций (горной и равнинной), обитающих почти на одной широте (на расстоянии 70—75 км друг от друга), показало достоверные различия по отдельным морфофизиологическим показателям [3].

Размножение

Размножение слепушонки в исследованных районах начинается ранней весной (в конце апреля — начале мая уже ловили сеголеток первых пометов, а у ряда самок шугунякской популяции в конце мая отмечалась вторая беременность). Слепушонка живет семьями и в размножении участвует только одна взрослая самка (из отловленных нами более 100 семей ни разу не было исключения из этого правила). Молодые самки приступают к размножению на следующую весну после отселения, поэтому размножаться они начинают позже взрослых самок, остающихся в семьях, и приносят чаще всего один помет. Например, в мае в наурзумской популяции (по данным выборки) в размножении участвовало 50,0 % самок (4 из 8), в баймакской — 44,4 (4 из 9), в кунашакской — 30,0 (3 из 10); по результатам следующих отловов (в июле и сентябре) процент размножавшихся самок (по наличию плацентарных пятен) увеличился в наурзумской популяции до 75,0 % (9 из 12), в баймакской — до 87,5 (14 из 16) и в кунашакской — до 82,3 (28 из 34).

Заканчивается размножение в июне. Последние беременные самки в кунашакской популяции встречались в первой декаде июня, а с 8 по 29 июля во всех трех популяциях ловили самок только с плацентарными пятнами. Сходные сроки размножения

Таблица 3

Средняя величина помета обыкновенной слепушонки, шт.

Помет	Популяция					
	наурзумская		баймакская		кунашакская	
	M	*n*	*M*	*n*	*M*	*n*
1-й	3,40 (2—4)	10	4,23 (2—6)	13	4,06 (2—5)	18
2-й	3,0 (2—4)	3	3,0 (2—4)	7	3,0 (2—4)	5
Всего	3,31	13	3,80	20	3,82	23

слепушонки в Казахстане отмечаются и в монографии «Млекопитающие Казахстана» [6]. О снижении половой активности в летнее время свидетельствует и резкое падение среднего веса семенников взрослых самцов (табл. 2).

Слепушонка приносит от двух до шести детенышей в помете и один-два, редко три помета, в сезон размножения (табл. 3), в наурзумской популяции процент самок, принесших второй помет, составлял 30,8 % (4 из 13), в баймакской — 61,1 (11 : 18), в кунашакской — 28,6 (6 : 21). Третий помет (около 10 %) отмечался только в баймакской и кунашакской популяциях.

Возрастная структура и соотношение полов

Возрастная структура. Слепушонка относится к корнезубым грызунам, поэтому возраст животных и разделение на возрастные группы определяли по развитию корней первого нижнего коренного зуба (M_1).

До начала весеннего размножения слепушонки представляют собой относительно единую возрастную группу перезимовавших особей с хорошо развитыми корнями зубов. Ко времени первого отлова (в мае) у перезимовавших (взрослых) животных длина корней M_1 составляла в наурзумской популяции в среднем 1,9 мм (в пределах от 1,2 до 3,0 мм), в баймакской — 1,6 (0,8—3,1), в кунашакской — 1,9 (1,1—3,1); у молодых зверьков 1-й генерации (сеголетки-1) во всех трех популяциях корни M_1 отсутствовали (корневая сторона зуба — в виде щели).

Во время второго отлова (в июле) длина корней M_1 у взрослых животных составляла в наурзумской популяции 2,5 мм (1,4—3,4), в баймакской — 2,0 (1,1—3,3), в кунашакской — 2,1 (1,0—3,3); у сеголеток-1 щель на корневой стороне зуба зарастает, формируются обособленные корни — 0,55 мм (0,2—0,8), 0,2 (0—0,7), 0,2 (0—0,8); у появившейся 2-й генерации (сеголетки-2) корневая сторона зуба в виде щели.

В сентябре длина корней M_1 у взрослых особей имела следующие значения, мм: 2,5 (1,4—3,1), 2,0 (1,6—2,6), 2,2

Таблица 4

Возрастная структура и соотношение полов в популяциях слепушонки *

Время отлова	Наурзумская			Баймакская			Кунашакская		
	Взрослые	Сег.-1	Сег.-2	Взрослые	Сег.-1	Сег.-2	Взрослые	Сег.-1	Сег.-2
Динамика возрастной структуры									
Май	78,1/25	21,9/7	—	67,5/27	32,5/13	—	78,4/29	21,6/8	—
Июль	43,3/16	32,4/12	24,3/9	36,5/19	32,7/17	30,8/16	35,6/26	32,9/24	31,5/23
Сентябрь	40,0/12	33,3/10	26,7/8	22,9/11	41,7/20	35,4/17	45,8/33	31,9/23	22,3/16
Соотношение полов (% самцов)									
Май	64,0/16	42,8/3	—	66,7/18	53,8/7	—	62,1/18	87,5/7	—
Июль	68,8/11	66,7/8	77,8/7	52,6/10	64,7/11	56,3/9	65,4/17	50,0/12	47,8/11
Сентябрь	41,7/5	40,0/4	50,0/4	72,7/8	60,0/12	58,8/10	72,7/24	60,9/14	50,0/8
Всего	60,4/32	51,7/15	64,7/11	63,2/36	60,0/30	57,6/19	67,0/59	60,0/33	48,7/19
		56,5/26			59,0/49			55,3/52	
	58,6/58			60,7/85			61,0/111		

* В числителе — % от общего числа, в знаменателе — количество особей, экз.

(1,2—3,0) соответственно по популяциям; у сеголеток-1 — 0,9 (0,4—1,1), 0,6 (0,2—0,9), 0,8 (0,5—1,0); у сеголеток-2 — зарастание щели на корневой стороне зуба и незначительное обособление корней.

На основании выделения таких возрастных групп было высчитано их процентное соотношение в выборках из каждой популяции (табл. 4). Динамика возрастной структуры в общем сходна во всех исследованных популяциях, но в сентябре в баймакской отмечается меньший процент взрослых животных, а соответственно и увеличение доли сеголеток. По-видимому,

в баймакской популяции раньше гибнут взрослые зверьки старших возрастов, на что указывает и отсутствие животных с длиной корня M_1 более 2,6 мм, в то время как летом присутствовали особи с корнями длиной до 3,3 мм.

Соотношение полов. В табл. 4 приведено соотношение полов в выборках из трех популяций по возрастным группам и по сезонам. Весной в наурзумской популяции было 59,4 % самцов, в баймакской — 62,5 %, в кунашакской — 67,6 %, летом соответственно 70,3, 58,8, 54,8 % и осенью — 43,3, 62,5, 63,9 %, т. е. все время наблюдается преобладание самцов (за исключением осенней выборки из наурзумской популяции). Общее процентное соотношение самцов и самок в популяциях одинаково (58,6 : 41,4, 60,7 : 39,3, 61,0 : 39,0). Интересно, что среди трех возрастных групп наибольшее преобладание самцов отмечается в группе взрослых животных.

Рост и развитие молодняка

Литературные данные по развитию молодняка в природных условиях Уральского региона отсутствуют, есть отрывочные данные по Казахстану [6]. На основании полученного материала мы попытались провести некоторый сравнительный анализ развития молодняка в исследованных популяциях. В качестве основных морфологических показателей были использованы вес и длина тела, а также длина черепа.

Первых сеголеток первой генерации отлавливали 24—25 апреля 1981 г. в Кунашакском р-не (вес от 26,3 до 28,5 г, длина тела 90—93 мм). Если считать, что возраст этих животных чуть больше месяца (по Л. В. Лейн-Соколовой, 1928, цит. по [6], на 27—28-й день в виварных условиях зверьки вырастают до 75 мм), то время их рождения приходится на март. Появляются детеныши в разных семьях неодновременно, и их рождение растянуто до начала мая.

Первые сеголетки второй генерации весом 33,6—34,7 г (длина тела 104—105 мм) появились в том же районе 11—14 июня 1975 г., следовательно, время их рождения конец апреля — начало мая, а последние — в первой декаде июня.

Происходит некоторое перекрывание в сроках рождения поздних первых пометов и ранних — вторых. Это значит, что в группу сеголеток-1 входят не только животные первых пометов, но и частично — вторых, а в группу сеголеток-2 — животные вторых пометов, частично первых и небольшое число третьих. За средние сроки появления сеголеток-1 и сеголеток-2 можно принять начало апреля и середину мая (это, конечно, очень приблизительные сроки, они могут колебаться в разных районах и в различные годы).

Из табл. 5 видно, что до половины лета быстрее развива-

Таблица 5

Рост и развитие молодняка слепушонки

Время отлова	Наурзумская популяция					Баймакская популяция					Кунашакская популяция				
	Взрослые	Сег.-1		Сег.-2		Взрослые	Сег.-1		Сег.-2		Взрослые	Сег.-1		Сег.-2	
	$M \pm m$		n	$M \pm m$	n	$M \pm m$		n	$M \pm m$	n	$M \pm m$		n	$M \pm m$	n
Вес тела, г															
Май	46,65±±1,0	42,80±±1,25	7	—		47,09±±0,71	41,91±±1,74	13	—	—	46,24±±0,55	38,61±±1,98	8	—	
Июль	39,79±±1,41	36,96±±1,19	12	32,74±±1,70	9	48,41±±0,90	46,48±±1,05	14	42,07±±1,08	16	46,57±±0,77	43,30±±0,82	14	36,96±±0,41	11
Сентябрь	46,39±±1,82	44,08±±1,51	9	40,66±±1,16	8	49,13±±0,83	46,46±±0,64	20	44,46±±0,66	17	46,57±±0,88	45,30±±1,23	8	42,93±±1,05	9
Длина тела, мм															
Май	112,20±±1,0	107±30±±0,86	7	—		113,20±±0,73	106,20±±1,54	13			113,70±±0,66	102,40±±2,24	8		
Июль	112,40±±1,51	108,50±±1,12	12	103,50±±2,63	9	114,80±±1,06	110,60±±1,25	14	109,40±±1,05	16	112,30±±1,45	111,30±±0,95	14	105,10±±0,69	11
Сентябрь	113,80±±2,22	110,0±∓1,93	9	106,20±±1,28	8	113,40±±0,92	109,70±±0,59	20	107,70±±0,67	17	110,40±±0,93	110,70±±0,97	8	107,40±±0,76	9
Длина черепа, мм															
Май	30,22±±0,15	28,43±±0,25	7	—		31,26±±0,16	29,31±±0,39	13			30,78±±0,11	28,35±±0,55	8		
Июль	29,83±±0,17	28,85±±0,22	12	27,57±±0,45	9	30,97±±0,14	30,77±±0,14	14	29,10±±0,31	16	31,01±±0,22	29,98±±0,18	14	28,87±±0,20	11
Сентябрь	30,32±±0,22	30,01±±0,33	9	29,12±±0,32	8	31,18±±0,17	30,41±±0,14	20	29,64±±0,17	17	31,22±±0,14	30,32±±0,14	8	29,97±±0,22	9

ются сеголетки 1-й и 2-й генерации в баймакской популяции, в кунашакской развитие идет с некоторым отставанием.

В наурзумской популяции скорость роста сеголеток-1 весной была не ниже, чем у одновозрастных животных из баймакской и кунашакской популяции: вес тела 42,8 г (длина тела 107,3 мм), 41,91 г (106,2 мм) и 38,61 г (102,4 мм) соответственно. В июле происходит замедление роста молодняка. У сеголеток-1 снижается вес тела (36,96 г), длина тела остается почти на прежнем (майском) уровне (108,5 мм), в то время как в более северных популяциях наблюдается заметный прирост веса и длины тела — 46,48 (110,6) и 43,3 (111,3). Отстают в своем развитии в июле и сеголетки-2 (в сравнении с баймакскими и кунашакскими). Мы уже говорили о снижении веса тела у взрослых животных из наурзумской популяции в летнее время. Эти факты свидетельствуют об ухудшении условий существования слепушонки данной популяции по сравнению с более северными популяциями. К осени молодняк (сеголетки-1 и сеголетки-2) во всех популяциях имел практически равные вес и размеры тела.

Различия в сезонной скорости роста молодняка по популяциям хорошо прослеживается и на средних показателях длины черепа (см. табл. 5). У сеголеток сохраняется тенденция к увеличению длины черепа с юга на север.

Как видно из табл. 5, к осени по весу тела, размерам тела и черепа сеголетки не достигают размеров взрослых животных. По нашим данным (Кунашакский р-н), во второй половине октября (перед выпадением снега и промерзанием почвы) эти различия в весе и размерах тела сохраняются. Маловероятно, что рост молодняка продолжается в зимнее время, так как промерзание почвы затрудняет добывание пищи, а запасы кормов, которые делает на зиму слепушонка, довольно незначительны (эти запасы, как нам кажется, предназначены в большей мере для самок, вынашивающих и кормящих первых детенышей еще до схода снегового покрова и оттаивания почвы). Рост молодняка продолжается весной следующего года.

Таким образом, проведенный сравнительный популяционный анализ показал, что с изменением географического местоположения (считая от наурзумской популяции) в популяциях слепушонки отмечается потемнение окраски шкурки, увеличение абсолютных размеров черепа и плодовитости самок, имеются различия и в скорости роста молодняка.

ЛИТЕРАТУРА

1. Большаков В. Н. К вопросу о биологическом значении полиморфизма у грызунов.— В кн.: Современные проблемы изучения численности популяции животных. М., 1964, с. 15—16.

2. Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Обыкновенная слепушонка Южного Урала и Северного Казахстана.— В кн.: Млекопитающие СССР. Т. 1. М.: Наука, 1982 а, с. 192—193.

3. Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Сравнительная морфо-

физиологическая характеристика обыкновенной слепушонки из равнинной и горной части ареала.— В кн.: Экология горных млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982 б, с. 39—40.

4. Заповедники Советского Союза/Под ред. проф. А. Г. Банникова. М.: Колос, 1969. 552 с.

5. Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.

6. Млекопитающие Казахстана. Т. 1, ч. 3. Алма-Ата: Наука, 1978. 492 с.

7. Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1953. 502 с.

8. Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1959. 132 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

И. Е. БЕНЕНСОН

О СООТНОШЕНИИ ПОЛОВ В СТРУКТУРИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Проблема соотношения полов активно изучается как в современной эволюционной теории [7, 8, 10], так и в экологии [5, 9]. С экологической точки зрения, интерес к соотношению полов обусловлен очевидной связью этой характеристики с динамикой численности и структурой популяции. Поэтому важна правильная оценка данного популяционного параметра.

Оценка соотношения полов среди всех животных популяции часто отличается от оценки соотношения особей разного пола при рождении. Такое различие объясняют, как правило, дифференцированной (естественной или промысловой) гибелью особей разного пола или различной вероятностью попадания самцов и самок в ловушки [1, 5]. В настоящей работе на математической модели покажем, что систематическое влияние на соотношение полов в популяции могут оказывать факторы, одинаково действующие на особей разного пола.

В большинстве рассматриваемых моделей популяционной динамики численность популяции и составляющих ее групп предполагается бесконечной. В популяции, состоящей из групп (демов) конечной численности, стохастический характер популяционных процессов проявляется в случайной изменчивости всех ее параметров при переходе от дема к дему. При этом нелинейная (в простейшем случае экспоненциальная) зависимость численности каждого дема от времени приводит к тому, что значение интересующей нас характеристики, усредненное по множеству демов, может не совпадать с ее значением для бесконечной популяции.

Эффект взаимодействия конечной численности составляющих популяцию демов и нелинейности законов популяционного роста иллюстрирует работа Уилсона и Колвела [12], в которой изучается вопрос о сохранении полиморфизма по аутосомному двухаллельному локусу, такому, что самки-носители доминантного аллеля приносят при той же плодовитости больше самок, чем самцов. Как указывают авторы, в рассматриваемом случае в период изолированного развития каждого дема соотношение полов в нем стремится к нормальному (1 : 1) и частота доми-

нантного аллеля стремится к нулю. Однако численность демов, в которых присутствуют носители доминантного аллеля, растет быстрее, что приводит к увеличению их вклада в общую численность популяции и сохранению полиморфизма (а следовательно, и сдвинутого в пользу самок соотношения полов). Несложно заметить, что различия в скорости роста численности демов могут объясняться и действием факторов экологической природы.

Покажем, что в структурированной популяции действие эндогенных механизмов регуляции приводит к тому, что соотношение полов среди всех особей может отличаться от соотношения полов при рождении в пользу самцов.

Рассмотрим наиболее простой вариант модели структурированной популяции [11]. (Ниже мы обсудим эффект выбора математической модели.) Пусть популяция состоит из демов конечной численности и динамика каждого описывается следующей моделью:

$$N(t+1)=(\alpha R+\gamma)N(t),$$

$$M(t+1)=(1-\alpha)RN(t)+\gamma M(t), \qquad (1)$$

где $M(t)$ и $N(t)$ — численность самцов и самок; R — число потомков самки в следующем поколении; γ — выживаемость; α — доля самок среди новорожденных. Предположим, что в течение T временных шагов (фаза роста) динамика численности каждого дема описывается моделью (1) с начальными условиями, определяемыми численностями самцов и самок в начале фазы роста. Предположим, что на $T+1$-м шаге все особи популяции объединяются в «пул», из которого случайным образом выбираются n основателей каждого дема.

Ясно, что если динамика каждого дема описывается моделью (1) в течение **всей** фазы роста, то динамика и любые характеристики популяции не отличаются от таковых для бесконечной популяции. В частности, соотношение полов в ней равно равновесному для (1) значению $\alpha:1-\alpha$. Выделим, однако, два фактора, которые могут привести к тому, что динамика дема не будет описываться моделью (1):

1. Эндогенная регуляция численности в каждом отдельном деме.

2. Недостаток, по крайней мере, в первых генерациях, самцов для покрытия всех самок в тех демах, начальное соотношение полов в которых значительно сдвинуто в пользу самок.

В обоих случаях с увеличением начальной численности самок вклад дема в общепопуляционный пул все больше отличается от получающегося в модели (1). В случае действия эндогенных механизмов регуляции этот факт можно формально выразить следующим образом: численность дема к концу фазы роста r, кото-

Доля самок в модельной популяции в зависимости от соотношения полов при рождении α и минимальной численности группы n

Начальная численность	α	Минимальная численность n		
		2	5	10
$a=0,5$	0,5	0,478	0,497	0,499
	0,6	0,594	0,597	0,599
	0,7	0,694	0,697	0,699
	0,8	0,795	0,798	0,799
$a=1$	0,5	0,453	0,490	0,496
	0,6	0,542	0,586	0.594
	0,7	0,630	0,683	0,692
	0,8	0,718	0,780	0,790

рая в модели (1) зависит только от начальной численности самок $k\,(r=r(k))$, уменьшается с ростом доли самок в деме, т. е. $r=r(k)\,g(k)$, где функция $g(k)$ убывает. Зависимость доли самок в начале следующего популяционного цикла от доли самок в начале предыдущего записывается в виде

$$\beta'=\sum_{k=0}^{n} C_n^k\beta^k(1-\beta)^{n-k}\,r(k)\,\varphi(k)\,g(k)/\sum_{k=0}^{n} C_n^k\beta^k(1-\beta)^{n-k}\,r(k)\,g(k), \tag{2}$$

где $\varphi(k)$ — доля самок в деме с начальной численностью самок k в конце фазы роста в модели (1).

В случае действия второго фактора положение несколько усложняется, так как наряду с уменьшением скорости роста дема с большей начальной долей самок соотношение полов в нем сходится к равновесному медленнее, чем в (1). Зависимость средней доли самок в популяции в начале следующего цикла от средней доли самок в начале предыдущего записывается как

$$\beta'=\sum_{k=0}^{n} C_n^k\beta^k(1-\beta)^{n-k}\,r(k-g(k))\,\varphi(k-g(k))/\sum_{k=0}^{n} C_n^k\beta^k(1-\beta)^{n-k}r(k-g(k)). \tag{3}$$

Аналитически можно показать, что равновесное соотношение полов в обоих случаях меньше $\alpha:1-\alpha$ (т. е. у последовательностей, задаваемых формулами (2) или (3), существует единственная предельная точка и значение этого предела меньше α). В данной работе мы ограничимся численным примером «эндогенной регуляции» при $R=3$; $\gamma=1$; $T=8$; $g(k)=(1-a\exp(1-k/n))/(1-$

$-ae^{-1}$). Как и следовало ожидать, с увеличением численности дема в минимуме (n) все эффекты сказываются в меньшей степени, и существенная разница между соотношением полов при рождении и полученным в модели наблюдается (см. таблицу) лишь при малом n и низком вкладе в общую численность демов с повышенной начальной численностью самок ($a=1$).

Обсудим вопрос о том, какими свойствами модели обусловлен полученный результат. Прежде всего, совершенно ясно, что описание динамики численности дема не играет роли до тех пор, пока в этом описании доля самок монотонно стремится к равновесному значению, не зависящему от начальных условий.

Такое условие соблюдается в большинстве рассматриваемых в настоящее время моделей динамики численности [2, 3]. Второй принцип, введенный в рассмотренный вариант модели,— мгновенное образование пула, объединение в нем всех демов и одновременный выбор основателей. Нам кажется, что и эти условия не принципиальны для выводов. Общий «пул» вводился нами для надлежащего «перемешивания» особей разных демов перед выбором основателей. Более правдоподобно предложение об обмене мигрантами между демами. Если считать, что миграции из демов с большей начальной численностью самок начинаются раньше и выживаемость мигрантов понижена относительно выживаемости резидентов, то результаты остаются справедливыми.

Выводы представляются верными и в том случае, когда основатели выбираются не из общего пула, а из объединения особей ближайших демов, хотя соответствующее аналитическое рассмотрение мы не проводили.

По нашему мнению, полученный результат определяется следующими свойствами рассмотренной модели:

1. Общая для всех демов цикличность изменения численности.

2. Сходимость соотношения полов к равновесному в каждом отдельном деме.

В этом случае соотношение полов в популяции отличается от соотношения полов при рождении в пользу самцов.

Хотя численные эксперименты показывают, что для проявления полученного результата нужны достаточно специальные условия, все же можно полагать, что описанный эффект выражается в какой-то степени в сдвиге соотношения полов в пользу самцов от 1 : 1 у сибирского лемминга и от теоретического (несколько большего 60 % самок, см. [6]) — у копытного лемминга, полученные в экспериментах на о-ве Врангеля [4]. Мы считаем, что именно в этом случае модельные предположения об общей циклике всех локальных поселений и низкой численности отдельных группировок в минимуме численности могут выполняться.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бененсон И. Е., Гашев Н. С. Анализ динамики численности островного поселения рыжей полевки по методу Джолли. 1. Выживаемость.— Ж. общ. биол., 1984 (в печати).

2. Свирежев Ю. М., Логафет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 278 с.

3. Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Швытов И. А. Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 288 с.

4. Чернявский Ф. Б. Динамика численности и популяционные показатели сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов острова Врангеля.— Зоол. ж., 1979, т. 58, вып. 4, с. 553—563.

5. Смирнов В. С., Корытин Н. С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях: [Препринт]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. 78 с.

6. Benenson I. E. On the maintenance of the unique genetic system of sex determination in lemmings.— Oikos, 1983 (in press).

7. Hamilton W. D. Extraordinary sex ratios.— Science, 1967, v. 156, p. 477—488.

8. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. press, 1930. 272 p.

9. Myers J. H., Krebs C. J. Sex ratios in open and enclosed vole populations: demographic implications.— Amer. natur., 1971, v. 105, p. 325—344.

10. Trivers R. L., Willard D. E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of off spring.— Science, 1973, v. 179, p. 90—92.

11. Wade M.J. A critical review of the models of group selection.— Quart. Rev. Biol., 1978, v. 53, N 2, p. 101—114.

12. Wilson D. S., Colwell R. K. Evolution of sex ratio in structured demes.— Evolution, 1981, v. 35, N 5, p. 882—897.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

М. И. ЧЕПРАКОВ

КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ЛЕММИНГОВ РОДА *LEMMUS* ПАЛЕАРКТИКИ

Краниометрические признаки широко используются для решения самых разнообразных вопросов при изучении изменчивости животных. Особое место при этом занимает изучение пропорций черепа, которые чаще, чем абсолютные размеры, показывают видовую специфику. У леммингов рода *Lemmus* Палеарктики до сих пор детально не изучены пропорции (индексы) черепа. В нашем распоряжении имелись серии черепов с точно датированным возрастом всех четырех видов настоящих леммингов Палеарктики (норвежского, сибирского, желтобрюхого и амурского), что позволило сравнить размеры и пропорции черепа.

Материал и методика

Животные были отловлены в природе и привезены для разведения в виварий Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Норвежский лемминг был пойман в Лапландском заповеднике (Мурманская обл., Кольский пол-в), завезен в виварий в 1977 и 1978 гг. Сибирский лемминг отловлен в устье р. Черной (Ненецкий национальный округ) и завезен в 1979 г. Желтобрюхий лемминг добыт в окрестностях г. Певек (Чукотский национальный округ) и привезен в 1978 г. Амурского лемминга поймали в окрестностях пос. Чульман (Якутская АССР) и завезли в виварий в 1978 г. Леммингов содержали в стандартных условиях [6].

Для сравнения были взяты черепа взрослых зверьков обоих полов в возрасте 10—15 месяцев. Всего промерен 101 череп: 34 — желтобрюхого (18 самок и 16 самцов), 33 — норвежского (14 и 19), 24 — сибирского (7 и 17), 10 — амурского (4 и 6). На каждом черепе сделано по десять стандартных измерений [7].

Достоверность различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента. Хотя он и дает завышенные результаты по сравнению с методом множественных сравнений Шеффе [3], но зависимость его от величины выборки меньшая.

Результаты и их обсуждение

Сравнение значений кондилобазальной длины черепа отдельно для самцов и самок всех рассматриваемых видов по t-критерию (табл. 1) показало, что только у желтобрюхого лемминга самцы и самки различаются по этому показателю ($t=2{,}35$). Самый крупный череп у самцов желтобрюхого лемминга, у самок размеры черепа сходные с таковыми у сибирского лемминга. Для норвежского лемминга характерны меньшие размеры черепа по сравнению с сибирским ($t=5{,}04$). Амурский лемминг имеет самый мелкий череп. Пределы изменчивости кондилобазальной длины черепа сильно перекрываются у желтобрюхого, сибирского и норвежского леммингов, частично у норвежского и амурского, и только любой череп амурского лемминга всегда мельче любого из черепов сибирского и желтобрюхого.

Первоначально были изучены отличия индексов черепа у разных полов (табл. 2). Достоверные различия между самцами и самками наблюдаются по индексам скуловой и затылочной ширины для желтобрюхого ($t=2{,}19$ и $2{,}20$), по индексу нижнего зубного ряда — для сибирского ($t=2{,}92$), а верхнего зубного ряда — для норвежского ($t=2{,}40$) леммингов. Это позволило для большинства из рассматриваемых индексов объединить однополые выборки в одну, в тех же случаях, когда различия между полами были достоверны, самцов и самок брали отдельно. В табл. 3 показана достоверность различий отдельных индексов у разных видов с учетом отличий между самцами и самками.

Из табл. 2 и 3 можно сделать следующие выводы:

1. Индекс диастемы наименьший у амурского лемминга, другие виды по нему не отличаются.

2. Желтобрюхий и норвежский лемминги имеют меньшие индексы затылочной ширины, чем два других вида.

3. У сибирского лемминга индекс скуловой ширины наибольший, у норвежского и амурского — средний, самый низкий — у самок желтобрюхого, в то время как у самцов этого вида он неотличим от такового у трех других видов.

Таблица 1

Кондилобазальная длина черепа самцов и самок четырех видов леммингов, мм

Пол	Желтобрюхий	Сибирский	Норвежский	Амурский
Самки	32,18±0,19 (30,4—33,4)	32,03±0,41 (30,9—34,0)	30,88±0,33 (28,4—33,0)	28,37±0,21 (28,1—29,0)
Самцы	32,99±0,28 (30,5—34,5)	32,09±0,22 (30,5—33,2)	30,49±0,36 (28,2—33,2)	27,52±0,39 (26,0—28,7)

Таблица 2

Индексы черепа четырех видов леммингов Палеарктики, %

Индекс	Желтобрюхий	Сибирский	Норвежский	Амурский
Диастемы	33,53±0,18	33,39±0,20	33,28±0,15	31,74±0,29
Затылочной ширины	48,74±0,38* / 49,97±0,41	51,25±0,28	49,59±0,22	51,05±0,30
Скуловой ширины	62,76±0,45 / 64,49±0,65	65,38±0,30	64,15±0,28	64,14±0,33
Межглазничной ширины	11,73±0,13	12,37±0,09	13,08±0,11	13,02±0,21
Высоты в области барабанных камер	32,35±0,18	32,07±0,17	31,59±0,21	36,67±0,31
Высоты в области небных костей	27,91±0,23	27,90±0,12	27,77±0,13	28,14±0,28
Высоты мозговой части черепа	25,88±0,15	27,31±0,18	26,43±0,18	29,12±0,32
Длины верхнего зубного ряда	26,49±0,20	26,01±0,19	27,18±0,22 / 26,46±0,21	26,23±0,26
Длины нижнего зубного ряда	24,68±0,21	25,29±0,28 / 24,18±0,22	25,54±0,17	24,95±0,19

* В числителе — для самок, в знаменателе — для самцов.

Таблица 3

Достоверность различий индексов черепа четырех видов леммингов (в числителе — самки, в знаменателе — самцы)

Индекс	Желтобрюхий — сибирский	Желтобрюхий — норвежский	Желтобрюхий — амурский	Сибирский — норвежский	Сибирский — амурский	Норвежский — амурский
Диастемы	0,52	1,09	5,26**	0,44	4,71**	4,67**
Затылочной ширины	5,34** / 2,56*	1,93 / 0,83	4,81** / 2,12*	4,61**	0,49	3,95**
Скуловой ширины	4,85** / 1,24	2,62* / 0,48	2,46* / 0,48	3,00**	2,76**	0,02
Межглазничной ширины	4,00**	7,94**	5,16**	5,07**	2,83**	0,25
Высоты в области барабанных камер	1,12	2,71**	12,00**	1,78	13,14**	13,73**
Высоты в области небных костей	0,04	0,53	0,64	0,72	0,80	1,19
Высоты мозговой части черепа	6,22**	2,39*	9,26**	3,52**	4,89**	7,27**
Длины верхнего зубного ряда	1,71	2,30* / 0,10	0,79	4,03** / 1,61	0,73	2,79** / 0,70
Длины нижнего зубного ряда	1,74 / 1,66	3,18**	0,96	0,76 / 4,86**	1,00 / 2,66*	2,36*

* $P < 0,05$.
** $P < 0,01$.

Таблица 4

Изменчивость индексов черепа четырех видов леммингов Палеарктики, %

Индекс	Желтобрюхий		Сибирский		Норвежский		Амурский	
	lim	C_v	lim	C_v	lim	C_v	lim	C_v
Диастемы	31,9—36,0	3,1	31,6—34,9	3,0	31,2—34,8	2,6	30,0—33,3	2,9
Затылочной ширины	46,1—52,3* / 46,9—52,3	3,3 / 3,3	48,2—53,2	2,6	46,6—53,6	2,6	49,3—52,7	1,8
Скуловой ширины	58,6—66,8 / 58,6—68,4	3,1 / 4,0	62,3—67,9	2,3	60,2—66,9	2,5	62,4—65,6	1,6
Межглазничной ширины	9,5—13,2	6,6	11,6—13,1	3,6	11,8—14,1	5,0	11,7—13,6	5,1
Высоты в области барабанных камер	29,9—34,7	3,2	30,9—34,9	2,6	29,1—33,7	3,8	35,5—37,9	2,6
Высоты в области небных костей	25,1—31,6	4,8	26,6—29,2	2,2	26,6—30,0	2,8	26,8—30,0	3,1
Высоты мозговой части черепа	24,5—27,4	3,3	24,6—28,5	3,3	24,7—28,3	3,9	27,2—30,4	3,4
Длины верхнего зубного ряда	24,2—29,0	4,5	24,3—27,6	3,5	25,9—28,2 / 25,1—28,7	3,0 / 3,5	25,2—27,6	3,1
Длины нижнего зубного ряда	22,0—27,3	5,0	24,4—26,4 / 22,6—26,0	2,9 / 3,8	23,7—27,8	3,8	23,9—26,1	2,4

* В числителе — для самок, в знаменателе — для самцов.

4. Самый низкий индекс межглазничной ширины — у желтобрюхого лемминга, у сибирского — средний, у норвежского и амурского — наибольший.

5. Амурский лемминг отличается от других видов большим индексом высоты в области барабанных камер.

6. Индекс высоты в области небных костей одинаков у всех видов.

7. Индекс высоты мозговой части черепа различен у всех видов: у желтобрюхого — наименьший, больший — у норвежского, еще больший — у сибирского, самый большой — у амурского.

8. Самки норвежского лемминга имеют самый большой индекс длины верхнего зубного ряда, у всех остальных он не отличается.

9. Самый крупный индекс длины нижнего зубного ряда у норвежского лемминга, самый мелкий — у самцов сибирского.

Из табл. 4 видно, что пределы изменчивости индексов всех признаков, за исключением высоты мозговой части черепа и высоты в области барабанных камер, перекрываются широко у всех четырех видов, слабо — для индекса высоты мозговой части черепа у желтобрюхого и амурского леммингов и совсем не перекрываются — для индекса высоты в области барабанных камер у амурского и всех других видов. Последнее обстоятельство может быть использовано при диагностике черепов амурского лемминга. Из этой же таблицы видно, что желтобрюхому леммингу по сравнению с другими видами свойственна большая изменчивость индексов черепа.

Заключение

В настоящей работе использованы черепа леммингов самой старшей возрастной группы (10—15 месяцев), так как известно, что к 10—11 месяцам у грызунов, как правило, рост прекращается или очень сильно замедляется и именно у старых животных следует ожидать максимальное проявление видовых особенностей в строении черепа [1]. При исследовании межвидовых различий именно анализ на конечных этапах онтогенеза наиболее необходим для установления реальности этих различий.

Ряд различий, описанных нами для настоящих леммингов Палеарктики на виварных животных, был уже установлен ранее на животных из природных популяций. Например, сибирский лемминг по сравнению с норвежским имеет бóльшие размеры черепа и бóльшую скуловую ширину [2, 5], а амурский отличается от норвежского и сибирского меньшими размерами черепа, относительно более крупной мозговой коробкой, более крупными и вздутыми слуховыми барабанами (у нас это индексы высоты мозговой части черепа и высоты в области барабанных камер) [2, 5, 7]. Остальные различия между исследованными

видами, особенно краниометрические отличия желтобрюхого лемминга, описаны впервые и, на наш взгляд, также могут быть обнаружены на выборках из природных популяций. Это касается различий между самцами и самками, которые наблюдаются сравнительно редко (в пяти случаях из 40) и не у всех видов.

Отметим, что авторы работ по изменчивости черепа настоящих леммингов либо крайне ограниченно использовали относительные размеры — индексы [4, 7], либо не использовали их вообще [9]. В результате, например, Сидорович [9], сравнивая норвежского и сибирского леммингов по абсолютным размерам черепа, не нашел статистически значимых различий между ними, в то время как по индексам черепа вычисленным на основе его данных, виды хорошо различаются. Даже на одном этом примере видна бóльшая информативность индексов по сравнению с абсолютными размерами.

Таким образом, если оценивать различия между видами в целом, то норвежский, желтобрюхий и сибирский лемминги по краниометрическим показателям различаются между собой примерно в равной мере, в свою очередь, амурский лемминг примерно одинаково отличается от этих трех видов, но в большей мере, чем последние отличаются друг от друга.

ЛИТЕРАТУРА

1. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

2. Виноградов Б. С. Материалы по систематике и морфологии грызунов. 1. Заметки о палеарктических леммингах (род. *Lemmus*).— Ежегодник Зоол. муз. АН СССР, 1925, т. 24, вып. 1—2, с. 53—73.

3. Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 465 с.

4. Кривошеев В. Г., Россолимо О. Л. Внутривидовая изменчивость и систематика сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792) Палеарктики — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, № 1, с. 5—17.

5. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т. 6. 559 с.

6. Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 147 с.

7. Чернявский Ф. Б. Новые данные о географической изменчивости сибирского лемминга (*Lemmus sibirica* Kerr) в пределах Палеарктики.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 12, с. 1865—1867.

8. Чернявский Ф. Б., Кривошеев В. Г., Ревин Ю. В. и др. О распространении, систематике и биологии амурского лемминга (*Lemmus amurensis*).— Зоол. ж., 1980, т. 59, вып. 7, с. 1077—1084.

9. Sidorowicz J. Problem of the morphology and zoogeography of representatives of the genus *Lemmus* Link, 1795 from Pallearctic.— Acta theriolog., 1960, v. 4, N 5, p. 55—80.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ · 1984

Н. Ф. ЧЕРНОУСОВА

АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ОСОБЕННОСТЕЙ РОСТА ТРЕХ ФОРМ ПОЛЕВОК ГРУППЫ *MICROTUS JULDASCHI-CARRUTHERSI*

Развитие учения о микроэволюции показало, что по характеру внутривидовой изменчивости можно судить об определенных этапах эволюционной дивергенции форм. Концепция политипического вида предполагает, что среди множества внутривидовых форм те или иные из них могут находиться на разных этапах внутривидовой дивергенции. Изучение этой дивергенции возможно на конкретных группах организмов с охватом как можно большего числа различных признаков.

Группа памирских и арчевых полевок для подобных исследований очень удобна, так как эти полевки занимают обширный ареал и имеют, по-видимому, сильную изменчивость (доказательство — большие разногласия относительно видовой принадлежности той или иной формы [4, 13, 22]. Поэтому мы использовали ее в качестве модельной для изучения взаимоотношений различных форм внутри- и межвидовой изменчивости.

В настоящей работе представлены результаты исследования морфологической изменчивости и особенностей роста полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* из трех географически удаленных районов.

Материал и методика

Работу проводили на полевках виварных колоний, основатели для которых были завезены из трех географически удаленных районов: памирские полевки (*Microtus juldaschi Severtzov*, 1879) — из окрестностей оз. Каракуль (Восточный Памир), арчевые полевки *M. carruthersi* Thomas, 1909) — с Туркестанского хребта (Шахристанского перевала) и с гор Таласского Алатау из заповедника Аксу-Джабаглы (перевал Кши-Каинды). Так как систематическое положение этой группы полевок недостаточно ясно, для удобства обозначения животных каждого места обитания в дальнейшем будем называть «формой» с добавлением названия района отлова, а именно: каракульские, туркестанские и таласские полевки.

Каракульских полевок отлавливали на высоте 3914 м над ур. м. в горной пустыне с сильно засоленными почвами (рыхлые солончаки). За год там выпадает менее 100 мм осадков. Очень продолжителен период отрицательных температур, достигающих зимой — 50 °С. Растительность бедна: несколько видов злаков, астрагал, подушечники. Полевки с Шахристанского перевала были пойманы на высоте 3350 м над ур. м. Период отрицательных температур в этом районе значительно короче, а зимой температура не опускается ниже минус 35—40 °С.

Место отлова полевок с Таласского Алатау (заповедник Аксу-Джабаглы) находилось на высоте около 3000 м над ур. м. Период положительных температур здесь значительно продолжительнее, чем в двух предыдущих точках, хотя зимой температура и опускается иногда до — 35 °С. Благодаря достаточно хорошему увлажнению и высоким температурам развилась зона альпийских лугов, где и обитают полевки (данные по климату взяты из [16, 23]).

Изучение возрастной изменчивости длины тела, черепа и его частей проведено на 953 животных. Для анализа материал был разбит на 13 возрастных групп: с первого месяца до года с интервалом в один месяц, а все животные старше одного года объединены в одну возрастную группу — 13.

Череп измеряли по общепринятой методике [1]. Брали следующие девять промеров: кондилобазальная длина, ширина черепа, скуловая ширина, высота черепа, длина лицевой части, длина мозговой части, длина диастемы, длина верхнего ряда коренных зубов и ширина межглазничного промежутка. Кроме того, у всех полевок измеряли длину тела. По ряду признаков были взяты относительные размеры — индексы размеров черепа относительно длины тела. Поскольку длина тела и кондилобазальная длина хорошо скоррелированы (коэффициент корреляции между изменением кондилобазальной длины и длины тела по возрастам у каракульских полевок равняется 0,96, у туркестанских — 0,86, а у таласских — 0,93), мы решили не проводить дополнительный пересчет всех показателей черепа относительно кондилобазальной длины, а воспользоваться индексами относительно длины тела.

Для аппроксимации роста использовано уравнение Берталанфи, примененное И. Е. Бененсоном к данному случаю без известных размеров в момент рождения. Как известно [19], кривая, описываемая уравнением Берталанфи, спрямляется в системе координат (l_{t+1}, l_t). Константа роста, входящая в это уравнение, легко вычисляется через параметры прямой, а именно: если в координатах (l_{t+1}, l_t) уравнение Берталанфи записать в виде

$$l_{t+1}=\alpha+\beta l_t, \qquad (1)$$

то

$$K=\ln(\beta),$$

$$L_\infty=\alpha/(1-\beta), \qquad (2)$$

где l_t — значение признака в момент времени t; K — константа роста; L_∞ — максимальное значение признака; α, β — параметры прямой.

Таким образом, задача построения кривых роста в координатах (l_t, t) сводится к задаче оценки параметров (1). При оценивании параметров α и β необходимо учесть, что в системе координат (l_{t+1}, l_t) обе переменные — случайные величины, значение которых известно нам с ошибками (дисперсия ошибок равна m_{t+1} и m_t). Следовательно, уравнение (1) является функциональным соотношением между двумя случайными величинами [15]. Обычно используемые для построения линейных соотношений, уравнения регрессии не годятся для оценки α и β. Мы воспользовались методом оценки параметров функциональной зависимости [15]. При этом предположили, что дисперсии ощибок переменных l_{t+1} и l_t равны, а сами ошибки независимы[1]. Оценки α и β получаются по формулам

$$\bar{\beta}=\frac{(s_1^2-s_2^2)+\sqrt{(s_1^2-s_2^2)^2+4s_{12}^2}}{2s_{12}}, \qquad (3)$$

$$\bar{\alpha}=m_1-\bar{\beta}m_2,$$

где m_i, s_i ($i=1$, 2) — оценки среднего значения и дисперсии для переменных l_t и l_{t+1} соответственно; s_{12} — ковариация l_t и l_{t+1}. Затем по $\bar{\alpha}$ и $\bar{\beta}$ оцениваются константы роста и L_∞ по формулам (2).

Оценка достоверности различий, полученных K и L_∞ для трех форм, была проведена И. Е. Бененсоном с помощью построения по методу Монте-Карло выборочных распределений следующих статистик:

$$\varkappa=\frac{\max(|K_1-K_2|,\ |K_2-K_3|,\ |K_1-K_3|}{K_1+K_2+K_3}, \qquad (4)$$

$$\lambda=\max(|L_\infty^1-L_\infty^2|,\ |L_\infty^2-L_\infty^3|,\ |L_\infty^1-L_\infty^3|), \qquad (5)$$

где K_1, K_2, K_3 и L_∞^1, L_∞^2, L_∞^3 — параметры трех уравнений Берталанфи, построенных по одной теоретической кривой с диспер-

[1] Такие предположения выполняются, конечно, в частном случае, при близких дисперсиях σ_t и числах наблюдений n_t при разных t. Однако ситуации, встречающиеся на практике, часто достаточно близки к этим предположениям. Кроме того, можно показать, что замена истинных m_t на среднее по всем возрастным группам приводит к незначительному смещению в оценках α и β, которыми можно пренебречь.

сиями ошибок, зависящими от возраста и равными известным m_t.

Скорость роста оценивали по аппроксимированным кривым роста. Абсолютную скорость роста определяли как изменение признака за один месяц, а для нахождения удельной скорости роста эту разницу относили к предыдущему месяцу в процентах:

$$C = L_t - L_{t-1};\ C_{уд} = (L_t - L_{t-1})/L_{t-1} \cdot 100\ \%,$$

где C и $C_{уд}$ — соответственно абсолютная и относительная скорости роста; L — величина признака, мм; t — возраст, мес.

Для характеристики величины черепа в одномесячном возрасте относительно достигаемых им максимальных размеров вычисляли отношения

$$L_1/L_\infty \cdot 100\ \%.$$

Кроме того, вычисляли индекс степени цефализации как отношение кондилобазальной длины (КД) и объему мозговой капсулы (ОК): КД мм/ОК см^3·100 %. Объем мозговой капсулы измеряли следующим образом. Сначала хорошо промытый песок насыпали в череп, а затем его переносили в мерный цилиндр (запаянную с одного конца пипетку) с ценой деления 0,1 см^3.

Значимость различий для $L_1/L_\infty \cdot 100\ \%$ и индексов цефализации вычисляли методом однофакторного дисперсионного анализа [21].

Результаты и их обсуждение

Как показали предыдущие исследования [11, 24], для полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* характерна высокая степень межпопуляционной хромосомной дифференциации, которой в некоторых случаях сопутствует репродуктивная изоляция. Независимо от того, относят ли их традиционно к арчевым или памирским, все формы (три наши и две изученные ранее [11]) по грубой морфологии хромосом отличаются примерно в равной степени, различаясь тремя — четырьмя перицентрическими ниверсиями. По характеру С-окрашивания хромосом картина иная: каракульские и туркестанские полевки имеют почти одинаковое количество и распределение структурного гетерохроматина, а таласские существенно от них отличаются. Причем степень репродуктивной изоляции между отдельными формами *Microtus juldaschi-carruthersi* коррелирует с различиями в характере С-окрашивания, но не с дифференциацией грубой морфологии.

«Рост представляет собой одно из проявлений развития, на протяжении которого организм, как сложнейшая система взаимодействующих между собой и внешней средой элементов разного уровня организации, претерпевает существенные изменения, согласно программе, закодированной в генотипе» [8, с. 7].

Сравнение морфологических признаков и особенностей роста трех изученных форм полевок позволило узнать, как формы с известной степенью хромосомных различий соотносятся между собой по росту и развитию. Особенности роста животного складываются под действием двух факторов: с одной стороны — влияние внешней среды, а с другой — наследственные особенности организма. В наших исследованиях первый фактор был исключен, так как животные на протяжении ряда поколений содержались в стандартных условиях вивария. Поэтому появление существенных различий в характере роста, очевидно, будет связано с наследственными особенностями полевок.

Изучение роста черепа и изменения отдельных его пропорций с возрастом представляет особый интерес в связи с тем, что «череп — это та часть скелета, в которой, как в зеркале, отражены черты эволюции, биологии и экологии зверя» [7, с. 588], к тому же череп наименее подвержен влиянию внешних условий и лучше отражает наследственные особенности роста.

Исследования проводили на виварных животных с точно датированным возрастом. Материал по группам распределился следующим образом:

Форма	Возрастные группы												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Каракульская . . .	28	31	87	58	30	39	21	13	13	19	13	11	25
Туркестанская . . .	13	24	77	63	27	23	16	9	13	8	8	7	21
Таласская	6	9	54	38	23	18	12	14	11		8	13	50

В связи с небольшим количеством таласских полевок в возрасте 9 и 10 месяцев они были объединены в одну группу (на рисунках точка, соответствующая этим возрастам, стоит между месяцами). Такое объединение было вполне допустимо, потому что череп таласских полевок в возрасте 9 —10 мес. практически уже не изменяется.

М. Н. Мейер [18] на трех видах серых полевок с Дальнего Востока показала, что в условиях вивария размеры черепа у животных не меняются от поколения к поколению и по сравнению с размерами черепов зверьков природных популяций.

Предварительный анализ нашего материала также показал отсутствие существенных различий в размерах черепа в ряде поколений. Ранее И. А. Васильева [6] установила отсутствие половых различий в размерах черепа у памирских и арчевых полевок в трехмесячном возрасте, а А. В. Покровский и И. А. Макаранец [20] — отсутствие сезонной изменчивости в развитии и росте (по изменению веса тела) молодняка. Опираясь на эти наблюдения, мы объединили материал за разные

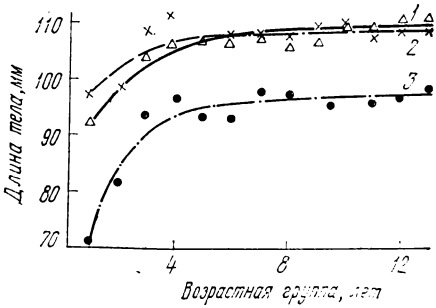


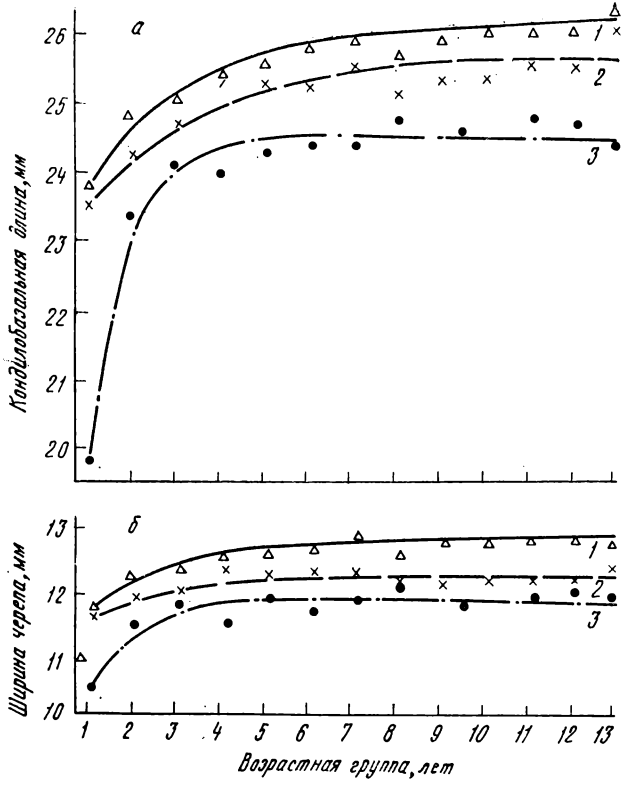
Рис. 1. Изменение длины тела с возрастом.

Здесь и на рис. 2—6: *1* — каракульская, *2* — туркестанская, *3* — таласская формы.

сезоны из разных поколений и обоих полов.

Как показали результаты анализа, рассматриваемые формы полевок по характеру и скорости роста тела и черепа, как и по морфологии хромосом (С-окрашенных), разделяются на две группы: каракульскую и туркестанскую, у которых эти показатели практически не различаются или различия очень незначительны, и таласскую, которая имеет существенные отличия от них в скорости роста и размерах. Из сравнения констант роста уравнений Берталанфи, а также относительных и абсолютных скоростей роста (табл. 1, рис. 1—6) видно, что животные таласской формы в первые месяцы жизни (отсчитывая с первого) растут значительно быстрее, чем полевки каракульской и туркестанской форм. По скорости роста длины тела, кондилобазальной длины, ширины черепа, скуловой ширины, длины лицевой части, длины диастемы и длины верхнего ряда коренных зубов туркестанские и каракульские полевки совершенно не различаются, а скорость роста этих признаков у таласской полевки значительно ($P<0{,}01$) выше (табл. 2). Лишь по росту длины мозговой части все три формы значимо отличаются между собой. Но и в этом случае таласская форма отличается от туркестанской и каракульской больше, чем они между собой. Межглазничная ширина у всех форм с возрастом практически не изменяется (см. рис. 5).

Размеры тела и черепа в первый месяц (как абсолютные, так и относительно максимальных размеров) почти по всем показателям существенно меньше у таласских полевок: значения F критерия, характеризующие отличия таласских полевок от двух других форм, достигают нескольких десятков. Исключение представлят только относительная ширина черепа: по этому признаку таласские полевки отличаются только от туркестанских (см. табл. 2, 3), причем на низком уровне значимости ($0{,}01<P<0{,}05$), в то время как по абсолютному значению ширины черепа в первый месяц они существенно меньше одинаковых между собой туркестанских и каракульских. Это свидетельствует о том, что у таласской и каракульской форм рост черепа в ширину происходит пропорционально, т. е. череп увеличивается в ширину в одинаковое число раз, существенно различаясь при этом между формами размерами ширины в первый месяц и максимальными размерами.



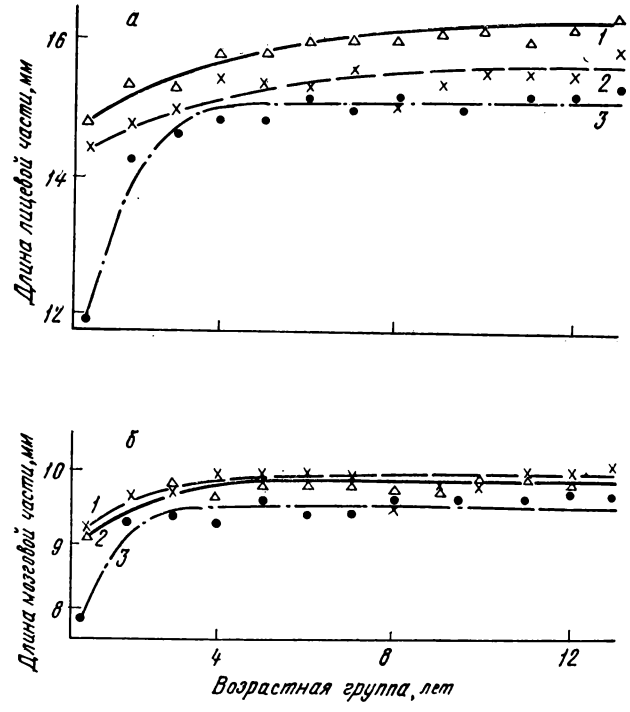
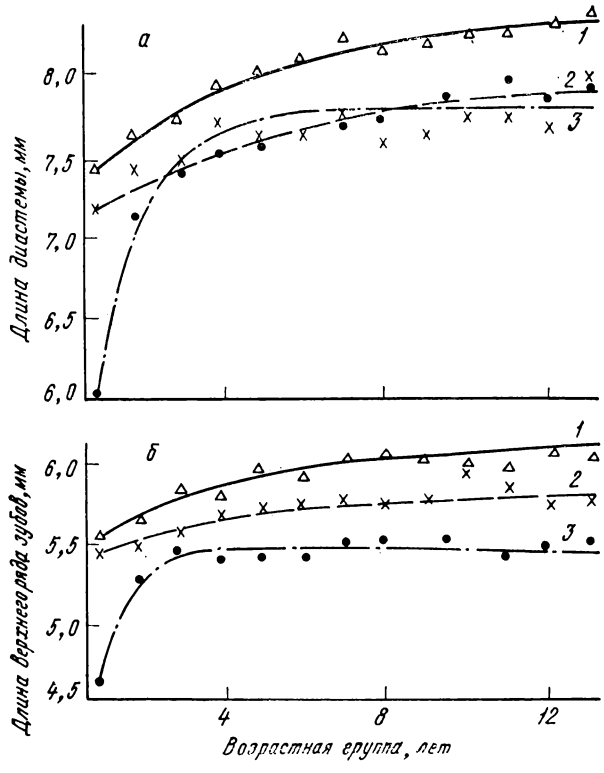


Рис. 2. Изменение кондилобазальной длины (*а*) и ширины черепа (*б*) с возрастом.

Рис. 3. Изменение длины лицевой (*а*) и мозговой (*б*) частей черепа с возрастом.



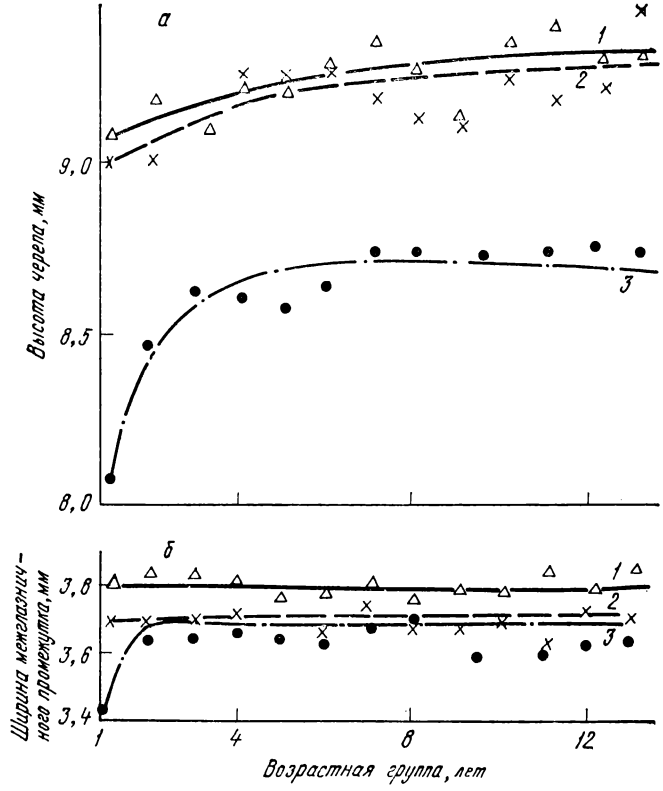


Рис. 4. Изменение длины диастемы (*а*) и верхнего ряда коренных зубов (*б*) с возрастом.

Рис. 5. Изменение высоты черепа (*а*) и ширины межглазничного промежутка (*б*) с возрастом.

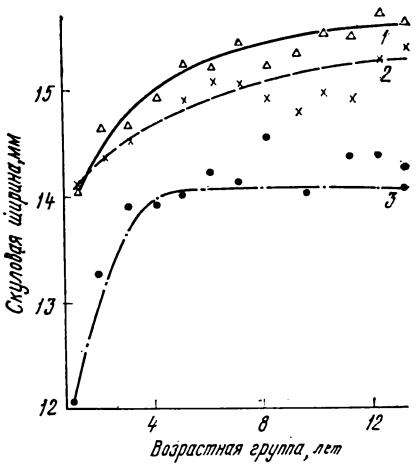
Таблица 1

Показатели, характеризующие рост тела, черепа и его частей

Показатели	Форма	K	Абс. скорость роста $L_2 - L_1$	Уд. скорость роста $\frac{L_2 - L_1}{L_1} \cdot 100\ \%$	Абс. скорость $L_3 - L_2$	Удельная скорость роста $\frac{L_3 - L_2}{L_2} \cdot 100\ \%$	$\frac{L_4 - L_3}{L_3} \cdot 100\ \%$	$\frac{L_5 - L_4}{L_4} \cdot 100\ \%$	$\frac{L_6 - L_5}{L_5} \cdot 100\ \%$
Длина тела	1	0,43	6,34	6,88	4,13	4,19	2,62	1,67	1,06
	2	0,48	4,60	4,71	2,86	2,80	1,69	1,04	0,63
	3	0,67	12,47	17,46	6,36	7,58	3,62	1,78	0,90
Кондилобазальная длина	1	0,41	0,80	3,56	0,53	2,15	1,39	0,90	0,58
	2	0,37	0,69	2,93	0,48	1,98	1,34	0,88	—
	3	1,29	3,45	17,44	0,94	4,05	1,08	0,33	—
Ширина черепа	1	0,56	0,43	3,56	0,25	2,05	1,12	0,63	—
	2	0,46	0,24	2,06	0,16	1,34	0,83	0,49	—
	3	1,06	0,81	7,58	0,28	2,41	0,76	0,34	—
Длина лицевой части	1	0,30	0,41	2,77	0,30	1,97	1,48	1,02	0,82
	2	0,21	0,26	1,80	0,22	1,49	1,20	0,99	0,72
	3	1,08	2,12	17,78	0,72	5,13	1,63	0,53	—
Длина мозговой части	1	0,80	0,46	5,03	0,21	2,21	0,93	0,41	—
	2	0,54	0,37	4,06	0,22	2,32	1,23	0,81	—
	3	1,53	1,30	16,54	0,28	3,06	0,64	0,21	—
Длина диастемы	1	0,22	0,20	2,70	0,16	2,10	1,54	1,29	1,00
	2	0,17	0,12	1,67	0,11	1,56	1,21	1,06	0,79
	3	0,88	1,05	17,56	0,44	6,26	2,41	1,04	0,39
Длина верхнего ряда коренных зубов	1	0,26	0,14	2,54	0,12	2,12	1,38	1,19	0,84
	2	0,23	0,08	1,44	0,07	1,27	0,89	0,74	—
	3	1,38	6,35	13,74	1,59	3,02	0,74	0,18	—
Скуловая ширина	1	0,33	0,44	3,13	0,31	2,21	1,55	1,06	0,79
	2	0,20	0,24	1,70	0,20	1,39	1,10	0,88	0,74
	3	0,80	1,26	10,47	0,56	4,22	1,81	0,78	0,35

Примечание: L_n — значение признака в месяц n; здесь и в других таблицах; 1 — каракульская, 2 — туркестанская и 3 — таласская формы.

Рис. 6. Изменение скуловой ширины с возрастом.



Из всех рассмотренных признаков особенно сильно различаются таласские полевки с туркестанскими и каракульскими по абсолютным и относительным размерам длины диастемы, кондилобазальной длины и длины лицевой части. Туркестанские и каракульские полевки между собой различаются только по относительной длине тела и верхнего ряда коренных зубов на низком уровне значимости ($0{,}01 < P < 0{,}05$). По всем остальным признакам как абсолютные значения в первый месяц, так и относительные (значения первого месяца к максимальным размерам) размеры черепа каракульских и туркестанских полевок значимо не различаются (см. табл. 2).

Более крупные относительные и абсолютные размеры, до которых вырастают к первому месяцу каракульские и туркестанские полевки, возможно, явились приспособлением к более суровым условиям их существования (низкой температуре), когда животным выгоднее достичь больших размеров за более короткий период, так как при низких температурах крупные размеры способствуют уменьшению теплоотдачи.

Основной рост черепа и тела у таласских полевок приходится на период с первого по третий месяцы (см. рис. 1—6, табл. 1). В это время удельная скорость роста у них велика и значительно превосходит скорость роста каракульской и туркестанской форм, но рост быстро замедляется и затем прекращается. Череп у них практически перестает расти к пяти месяцам, а некоторые его части — к четырем. Хотя относительные размеры черепа и длины тела в первый месяц по сравнению с максимальными у туркестанских полевок несколько больше, чем у каракульских (см. табл. 2, 3), но, так как животные туркестанской формы прекращают расти раньше (их череп практически перестает расти к 4—5 мес., а у каракульских — к 5—6 мес.), то максимальные размеры, которых достигает большинство частей черепа у каракульской формы, несколько больше (см. табл. 1, 3).

Максимальные размеры таласских полевок значительно меньше каракульских и туркестанских почти по всем признакам (см. табл. 2, 3). Все промеры каракульских полевок имеют са-

Таблица 2

Различия между показателями длины тела и частей черепа и уровень значимости этих различий

Сравниваемые формы	Показатели	Длина тела	Кондилобазальная длина черепа	Ширина черепа	Длина лицевой части	Длина мозговой части	Длина диастемы	Длина верхнего ряда коренных зубов	Скуловая ширина
1—2	K	0,05	0,04	0,10	0,09	0,26***	0,05	0,03	0,13
	L_1	5,40	0,31	0,12	0,32	0,07	0,23	0,08	0,05
	L_{max}	0,70	0,42*	0,46***	0,54*	0,12	0,41**	0,31	0,20
	L_1/L_{max}	0,054*	0,003	0,025	0,007	0,004	0,017	0,033*	0,016
1—3	K	0,24***	0,88**	0,50***	0,78***	0,73***	0,66***	1,12***	0,57***
	L_1	20,78***	4,05***	1,10***	2,86***	1,17***	1,43***	0,90***	2,03***
	L_{max}	13,44***	1,65***	0,87***	1,20***	0,25***	0,55***	0,68***	1,34***
	L_1/L_{max}	0,099***	0,104***	0,025	0,115***	0,100***	0,120***	0,051**	0,057***
2—3	K	0,19*	0,92***	0,60***	0,87***	0,99***	0,61***	1,15***	0,60***
	L_1	26,18***	3,74***	0,98***	2,54***	1,24***	1,20***	0,82**	2,08***
	L_{max}	12,74***	1,24***	0,41***	0,76***	0,37***	0,14	0,365***	1,14***
	L_1/L_{max}	0,153***	0,107***	0,050*	0,122***	0,096***	0,137***	0,084***	0,073***

* $P \leqslant 0,05$.
** $P \leqslant 0,025$.
*** $P \leqslant 0,01$.

Таблица 3

Значения признаков (длины тела и размеров черепа)

Показатели	L_1, мм			LJ, мм			$\frac{L_1}{LJ} \cdot 100\ \%$		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Длина тела	92,18	97,58	71,4	110,4	109,7	96,96	83,53	88,92	73,64
Кондилобазальная длина	23,83	23,52	19,78	26,18	25,76	24,53	91,00	91,30	81,23
Ширина черепа	11,78	11,66	10,68	12,79	12,33	11,92	92,10	94,57	89,60
Длина лицевой части	14,78	14,46	11,92	16,33	15,89	15,13	90,34	91,00	78,78
Длина мозговой части	9,03	9,10	7,86	9,87	9,99	9,62	91,49	91,09	81,70
Длина диастемы	7,41	7,18	5,98	8,41	8,00	7,86	88,11	89,75	76,08
Длина верхнего ряда коренных зубов	5,52	5,44	4,62	6,16	5,85	5,48	89,61	92,99	84,23
Скуловая ширина	14,06	14,11	12,03	15,64	15,44	14,30	89,90	91,39	84,12
Межглазничная ширина	3,90	3,79	3,52	3,91	3,80	3,74	100	100	94,12
Высота черепа	9,08	8,99	8,08	9,33	9,26	9,75	97,32	97,08	92,34

Примечание: L_1 — величина признака в первый месяц, LJ — максимальное значение признака.

мые большие максимальные величины, туркестанская форма по большинству промеров занимает промежуточное положение (с уклоном в сторону каракульской) по длине тела, высоте черепа, длине лицевой части, длине мозговой части, длине верхнего ряда коренных зубов, скуловой ширине, достоверно не отличаясь от каракульской, а по длине диастемы — от таласской формы.

Различия в максимальных значениях кондилобазальной длины между формами обусловлены главным образом различиями в размерах лицевых частей, мозговые части отличаются в меньшей степени. Ранее [9] было установлено, что размеры черепа, связанные с ростом мозга, мало изменяются в течение онтогенеза (имеется в виду постнатальное развитие), размеры, связанные с ростом висцерального черепа, более изменчивы. И в нашем случае вполне естественно, что различия в длине черепа между исследуемыми формами возникли именно за счет этой наименее консервативной части черепа.

Известно, что длина лицевой части черепа тесно связана с особенностями питания [7, 10, 14]. Можно, таким образом, предположить, что различия в длине лицевой части между формами, обитающими, как было сказано ранее, в разных условиях,

Таблица 4

Изменение с возрастом отношений черепа к длине тела

Показатели	Форма	Возрастные группы						
		1	2	3	4	5	6	7
Кондилобазальная длина	1	0,260	0,252	0,242	0,240	0,231	0,244	0,239
	2	0,242	0,246	0,228	0,228	0,235	0,236	0,236
	3	0,278	0,288	0,257	0,249	0,259	0,262	0,251
Ширина черепа	1	0,128	0,125	0,119	0,119	0,118	0,120	0,119
	2	0,122	0,121	0,111	0,109	0,114	0,115	0,114
	3	0,150	0,141	0,126	0,119	0,127	0,127	0,122
Длина лицевой части	1	0,161	0,156	0,147	0,149	0,149	0,151	0,149
	2	0,147	0,150	0,138	0,138	0,143	0,143	0,144
	3	0,167	0,174	0,157	0,154	0,158	0,162	0,154
Длина мозговой части ($\times 10^{+1}$)	1	0,98	0,96	0,94	0,91	0,91	0,93	0,91
	2	0,98	0,97	0,90	0,90	0,92	0,93	0,92
	3	1,10	1,12	1,00	0,96	1,01	1,01	0,97
Скуловая ширина	1	0,153	0,149	0,141	0,142	0,143	0,144	0,143
	2	0,145	0,146	0,134	0,135	0,139	0,141	0,139
	3	0,169	0,164	0,148	0,144	0,150	0,153	0,145
Высота черепа ($\times 10^{+1}$)	1	0,991	0,931	0,876	0,872	0,844	0,876	0,866
	2	0,923	0,920	0,838	0,833	0,863	0,865	0,849
	3	1,134	1,044	0,922	0,895	0,914	0,928	0,900

Показатели	Форма	Возрастные группы					
		8	9	10	11	12	13
Кондилобазальная длина	1	0,245	0,244	0,238	0,238	0,234	0,237
	2	0,237	0,231	0,230	0,238	0,234	0,239
	3	0,256	0,261		0,262	0,259	0,250
Ширина черепа	1	0,120	0,120	0,117	0,118	0,115	0,110
	2	0,115	0,110	0,111	0,114	0,112	0,114
	3	0,125	0,126		0,127	0,125	0,123
Длина лицевой части	1	0,153	0,152	0,148	0,147	0,146	0,147
	2	0,140	0,141	0,141	0,144	0,142	0,146
	3	0,158	0,160		0,160	0,159	0,154
Длина мозговой части ($\times 10^{+1}$)	1	0,53	0,92	0,90	0,90	0,88	0,90
	2	0,90	0,90	0,89	0,94	0,91	0,93
	3	0,99	1,01		1,02	1,01	0,98
Скуловая ширина	1	0,145	0,145	0,142	0,142	0,141	0,140
	2	0,142	0,136	0,136	0,138	0,140	0,141
	3	0,150	0,151		0,150	0,150	0,148
Высота черепа ($\times 10^{+1}$)	1	0,880	0,860	0,855	0,859	0,831	0,742
	2	0,843	0,837	0,841	0,858	0,844	0,865
	3	0,902	0,925		0,926	0,915	0,893

Таблица 5

Индексы черепа, вычисленные по максимальным значениям размеров черепа

Форма	Степень цефализации по *LJ* значениям	$\frac{LJСШ}{LJКД}$	$\frac{LJДЛЧ}{LJКД}$	$\frac{LJДМЧ}{LJКД}$	$\frac{LJДКЗ}{LJКД}$	$\frac{LJСШ}{LJШЧ}$	Объем мозговой камеры, см
1	48,62	59,74	62,38	37,70	25,53	122,28	1,178
2	53,32	59,94	61,68	38,78	22,71	125,22	1,141
3	55,16	58,30	61,68	38,77	22,30	119,97	1,005

Примечание: СШ — скуловая ширина, КД — кондилобазальная длина, ДЛЧ — длина лицевой части, ДЛМ — длина мозговой части, ШЧ — ширина черепа, ДКЗ — длина верхнего ряда коренных зубов, *LJ* — максимальное значение признака. Все значения относительных индексов умножены на 100 %.

определяются специфическим характером питания каждой из них. Межглазничная ширина у каракульской и туркестанской форм достигает максимальной величины к первому месяцу и с этого возраста практически не меняется, а у таласской формы она растет до второго месяца. По данному признаку все три формы почти не различаются, что еще раз свидетельствует о незначительном различии консервативных признаков между формами.

Различия в размерах черепа и его частей между таласской формой, с одной стороны, и туркестанской и каракульской, с другой, вполне соизмеримы с различиями, установленными [18] для трех близких видов серых полевок с Дальнего Востока, и даже превосходят различия у двух видов лесных полевок: красной и рыжей из различных частей ареала [23]. При выделении копытного лемминга с о-ва Врангеля в отдельный вид Ф. Б. Чернявский с соавт. [25] отмечал у него отличия в размерах черепа, также не превышающие полученных нами. Два вида *Lemniscomys* кариологически различались между собой [28] значительно больше (2 $n=44$, $NF=72$ и 2 $n=54$, $NF=78$), чем изученные нами три формы полевок, а различия в длине тела и размерах черепа были у них практически такими же, как у наших, разделенных на две группы. То же можно сказать о сравнении морфологических различий наших трех форм полевок с морфологическими различиями между видами *Perognathus fasciatus* и *P. flavescens* [29].

Различия в краниологических признаках между каракульскими и туркестанскими полевками вполне укладываются в подвидовые определения для подвидов *M. fortis* [18].

Хотя все абсолютные значения размеров черепа у таласской формы полевок существенно меньше, чем у двух других, индексы основных промеров (длина, ширина, высота) черепа к длине тела у полевок из Аксу-Джабаглы самые большие, т. е. они имеют относительно размеров тела самый крупный череп. Осо-

бенно сильно отличается таласская форма от двух других по индексу кондилобазальной длины (относительно длины тела), который у нее значительно выше. У туркестанской и каракульской форм относительная длина черепа практически одинакова (табл. 4, 5).

Н. Н. Воронцов [10] отмечал, что с усилением перетирательных движений челюстей увеличивается жевательная мускулатура, что ведет к росту ширины скуловых дуг (скуловой ширины). У полевок из окрестностей оз. Каракуль и с Шахристанского перевала скуловая ширина существенно больше, чем у полевок из заповедника Аксу-Джабаглы. Индексы скуловой ширины, кондилобазальной длины и ширины черепа у двух первых форм также выше. Таким образом, можно предположить, что питание грубой пищей у животных этих двух форм потребовало развития жевательной мускулатуры, а как следствие — увеличения ширины скуловых дуг. Кроме того, у каракульской формы произошло относительное увеличение длины лицевой части и длины верхнего ряда коренных зубов (см. табл. 5), а соответственно и площади перетирающей поверхности коренных зубов, так как она пропорциональна длине. Это согласуется с анализом складчатости зубной поверхности у данных форм [5, 6]. Для арчевых полевок из Аксу-Джабаглы характерно преобладание числа морфотипов зубов с менее сложной складчатостью (с меньшим числом петель).

У каракульской формы как абсолютное значение длины верхнего ряда коренных зубов (длину нижнего ряда не измеряли, но можно предположить, что изменение длины верхнего и нижнего ряда скоррелировано), так и ее индекс относительно кондилобазальной длины — наибольшие среди сравниваемых форм (см. табл. 5). У таласских полевок эти показатели наименьшие, а у туркестанских они имеют промежуточное значение. Увеличение перетирающей поверхности зубов у полевок с Туркестанского хребта, а особенно из окрестностей оз. Каракуль, еще раз свидетельствует о том, что у данной формы произошло развитие адаптивных особенностей в строении черепа, которые позволили им более эффективно использовать грубую пищу (а следовательно, и лучше приспособиться к условиям существования).

Экологическая пластичность животных, как считает Кратохвил [27], связана со степенью цефализации. Величина ее у взрослых таласских полевок (старше 6 мес.) равнялась 55, 19, у туркестанских 53, 34, у каракульских 48, 64. Таким образом, из трех изученных форм наибольшая степень цефализации у каракульских полевок. Она существенно ($P<0{,}001$) больше, чем у туркестанской и таласской. Наименьшая степень цефализации отмечена у таласской формы, хотя она и отличается от туркестанской только на 5 %-ном уровне значимости. Сравнение значений степени цефализации полевок группы *Microtus*

juldaschi-carruthersi с известными для других видов (по [4]: 36,80 — *Lemmus lemmus*, 28,02 — *Arvicola terrestris*, 50,18 — *Microtus oeconomus*, 52,50 — *Clethrionomys glareolus*, 56,92 — *Microtus agrestis*) показало, что хотя уровень цефализации у изученных нами форм и меньше, чем у норвежского лемминга и водяной полевки, но он все-таки достаточно высок. Высокий уровень цефализации свидетельствует о высоком уровне этологическо-экологических проявлений, которые позволяют виду выжить в экстремальных условиях [27].

Заключение

Неоднократно отмечался и, по-видимому, бесспорен тот факт, что ведущим фактором в формировании подвидов и видов является изменение условий существования [25]. Обобщая сказанное, можно предположить, что полевки с Таласского Алатау сохранили предковые ювенильные черты (например, наиболее крупный относительно длины тела череп). Более жесткие условия существования каракульской и туркестанской форм привели к значительным изменениям по сравнению с предковой формой.

Отмеченные нами различия наследственно закреплены, так как выявлены на животных, разводившихся в стандартных условиях вивария в течение нескольких поколений. Как уже упоминалось, межвидовые различия краниометрических признаков близких видов грызунов могут быть относительно невелики [2, 3, 17, 18, 25, 29, 30]. Наши данные свидетельствуют о том, что различия этих признаков между таласской, с одной стороны, и каракульской и туркестанской полевками, с другой, вполне с ними сопоставимы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бобринский Н. А., Кузнецов В. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 440 с.

2. Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomis*).— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск: фил. Урал. АН СССР, 1962а, с. 29—44.

3. Большаков В. Н., Шварц С. С. К таксономической характеристике *Clethrionomis rutilus* из субарктических районов Северной Америки.— Там же, 1962б, с. 53—56.

4. Большаков В. Н., Россолимо О. Л., Покровский А. В. Систематический статус памиро-алайских горных полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* (Mammalia, Crecetidae).— Зоол. ж., 1969, т. 48, № 7, с. 1079—1089.

5. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 139 с.

6. Васильева И. А. Сравнительное изучение краниологических признаков полевок (Microtidae) при гибридизации форм разной степени дивер-

генции: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. 24 с.

7. Верещагин Н. К. Сравнительная краниологическая характеристика диких кошек СССР.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 4, с. 587—599.

8. Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.— В кн.: Количественные аспекты роста. М.: Наука, 1975, с. 7—24.

9. Виноградов Б. С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae.— Изв. Петроградской обл. станции защиты растений от вредителей. Петербург, 1922, т. 3, с. 73—81.

10. Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. (Мышеобразные.) Новосибирск: Наука, 1967. 226 с.

11. Гилева Э. А., Быкова Г. В., Леонова Т. П. Применение кариологического метода для изучения межпопуляционной дифференциации горных грызунов.— В кн.: Экология, методы изучения и организация охраны горных областей. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 12—13.

12. Гилева Э. А., Большаков В. Н., Черноусова Н. Ф., Машина В. П. О взаимоотношениях форм в группе памирской (*Microtus juldaschi* Severtzov, 1879) и арчевой (*Microtus carruthersi* Thomas 1909) полевок (Mammalia, Microtinae). I. Цитогенетическая дифференциация и данные о репродуктивной изоляции.— Зоол. ж., 1982, вып. 11, с. 1726—1734.

13. Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие, полевки (Microtinae). Т. 3, вып. 8. Л.: Наука, 1977. 504 с.

14. Иорданский Н. Н. Особенности черепа крокодилов, связанные с функцией питания, и проблема происхождения Gavialidae.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 4, с. 567—575.

15. Кендалл М. Дж., Стюар А. Статистические выводы и связи. М.: Наука, 1973. 899 с.

16. Климатический атлас СССР. Т. 1. М., 1960. 6 с., 181 л. карт.

17. Мейер М. Н. Комплексное применение морфометрического, кариологического и гибридологического метода в систематике на примере изучения рода (*Microtus* Schrank).— В кн.: Первый Международный конгресс по млекопитающим. М.: Наука, 1974, т. 2, с. 26—27.

18. Мейер М. Н. Систематика и внутривидовая изменчивость серых полевок Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae).— В кн.: Систематика и морфология млекопитающих. Л., 1978, с. 32—62. (Труды ЗИН АН СССР, т. 75).

19. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

20. Покровский А. В., Макаранец И. А. Экспериментальные данные по памирской полевке.— Экология, 1981, № 1, с. 101—104.

21. Рокитский П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа, 1973. 320 с.

22. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих (Отряды зайцеобразных грызунов).— М.: Высшая школа, 1977. 494 с.

23. Таджикская ССР. М.: Мысль, 1968. 240 с.

24. Черноусова Н. Ф. Изменчивость С-гетерохроматина у полевок группы *Microtus (Phaiomys) juldaschi-carruthersi*.— В кн.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 110—112.

25. Чернявский Ф. Б., Козловский А. И. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля.— Зоол. ж., 1980, т. 59, вып. 2, с. 266—273.

26. Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1959. 130 с.

27. Kratochvil J., Baruš V., Fenora F., Wiger R. Thegrowth of the skull during postnidal development of *Lemmus lemmus* (Mammalia, Rodentia).— Acta Sc. Nat., 1977, v. 11, n 1, p. 1—13.

28. Van Der Straeten E., Verheyev W. N. Kariological and morfological comparisons of *Lemniscomys striatus* (Linnaeus, 1758) and *Lemnisco-*

mys bellieri Van Der Straeten, 1975, from Ivory Coast (Mammalia: Muridae).— Bull. Carnegie Mus. Natur. History, 1978, v. 6, p. 41— 47.

29. Williams S. L., Genoways H. H. Review of the desert pocket gopher, *Geomys arenarius* (Mammalia: Rodentia).— Ann. Carnegie Mus. Hist., 1978, v. 47, p. 541—570.

30. Williams D. F., Genoways H. H. A systematic review of the olivebacked pocket mouse, *Perognathus fasciatus* (Rodentia, Heteromyidae).— Ann. Carnegie Mus. Hist., 1979, v. 48, p. 73—102.

СОДЕРЖАНИЕ

А. Г. Васильев. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*) 3
О. Ф. Садыков. Пространственная структура горных популяций полевок рода *Clethrionomys* 20
Н. М. Прушинская, В. Н. Большаков, Э. А. Гилева. Изменчивость корреляционной структуры черепа копытного лемминга 37
И. А. Васильева, А. Г. Васильев. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) . . . 53
А. В. Баженов, О. Ф. Садыков, И. Л. Куликова, О. А. Лукьянов, С. Г. Никифоров. Динамика пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в горах по данным радионуклидного мечения 71
К. И. Бердюгин. Некоторые аспекты экологии красносерой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала 87
Н. Г. Евдокимов, В. П. Позмогова. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Сев. Казахстан) . 103
И. Е. Бененсон. О соотношении полов в структурированной популяции 113
М. И. Чепраков. Краниометрические различия леммингов рода *Lemmus* Палеарктики 118
Н. Ф. Черноусова. Анализ морфологических признаков и особенностей роста трех форм полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* 124

УДК 575.17 : 599.323.4

Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*). Васильев А. Г. В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Теоретически обоснован и описан метод определения фенетических дистанций по комплексу неметрических признаков (как одного из фенетических подходов) применительно к рыжей и красной полевкам рода *Clethrionomys*. Подробно описаны 23 неметрических пороговых признака рыжей и 21 красной полевок. Это в основном мелкие качественные вариации в строении черепа (наличие или отсутствие отверстий для кровеносных сосудов и нервов, дополнительные костные элементы, выпадение фрагментов костей и т. д.). В качестве примера показаны результаты использования метода и их интерпретация при оценке степени дифференциации полностью или частично изолированных популяций рыжей полевки в Оренбургской области. Дана сводная таблица оценок фенетических дистанций при сравнении внутривидовых группировок разного ранга: от соседних внутрипопуляционных поселений до заведомо разных подвидов.

Табл. 3. Илл. 2. Библиогр. 43 назв.

УДК 599.323.4

Пространственная структура горных популяций полевок рода *Clethrionomys*. Садыков О. Ф.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

В 1978—1981 гг. приведены учеты лесных полевок в горно-лесном подгольцовом и горно-тундровом высотных поясах Иремельского горного массива (1586 м над ур. м., Южный Урал). Отработано 80 тыс. ловушко-суток и отловлено 5,2 тыс. красных, красно-серых и рыжих полевок. Места зимних скоплений в точки всех поимок закартированы. Показано, что большую часть года (10—11 мес.) пространственная структура популяций изученных видов бывает строго мозаичного типа. В благоприятные годы в августе — сентябре наблюдается ее трансформация в диффузный тип в горно-лесном и подгольцовом поясах. В горных тундрах круглогодично сохраняется мозаичная пространственная структура.

Показаны видовые особенности пространственной структуры популяций изученных видов и подтверждена ведущая роль каменистых россыпей как естественных резерваций. Перестройке пространственной структуры предшествуют изменения большинства других популяционных параметров, что свидетельствует о ведущей роли пространственной структуры в реализации связей в системе популяция — среда.

Илл. 7. Библиогр. 19 назв.

УДК 591.471+576.316

Изменчивость корреляционной структуры черепа копытного лемминга. Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Гилева Э. А.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Описаны результаты изучения корреляционной структуры черепа по девяти традиционным мерным признакам у двух подвидов копытного лемминга: *Dicrostonyx torquatus torquatus*

Pall., 1779 (972 экз.) и *D. t. chionopaes* All., 1914 (833 экз.), родившихся в виварии. У трехмесячных животных коррелятивные связи у самцов, самок ХО и ХХ разных сезонов рождения рассматривались отдельно. Анализ изменения корреляционной структуры черепа в 13 возрастных группах (с интервалом в один месяц) у обоих подвидов проводился без учета пола, конституции половых хромосом и сезона рождения животных.

Выявлено, что корреляционная структура черепа у копытного лемминга в основном сходная у самцов, самок ХО и ХХ у обоих подвидов и сохраняется неизменной по мере роста, меняется лишь сила, а часто и направление некоторых связей. В ходе онтогенеза наблюдаются две корреляционные плеяды — основная, в которую входят все изученные признаки, кроме межглазничной ширины, а иногда и длины верхнего ряда зубов, и вторая — малая, в которую входят лишь два последних признака или только межглазничная ширина.

Табл. 4. Илл. 3. Библиогр. 16 назв.

УДК 575.21 : 599.323.4

Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861). Васильева И. А., Васильев А. Г. — В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Сопоставлены результаты фенетического анализа по комплексу неметрических признаков черепа с традиционно используемыми в систематике размерами и пропорциями черепа и морфотипической изменчивостью коренных зубов на примере сравнения виварных колоний забайкальской (*Alticola macrotis macrotis*) и алтайской (*A. m. vinogradovi*) форм большеухой полевки и гибридов между ними.

Установлены существенные различия между обеими формами. Гибриды по большинству показателей занимают промежуточное положение между родительскими формами, несколько приближаясь к забайкальским полевкам. Уровень дивергенции в этом случае соответствует рангу сильно дифференцированных подвидов. Показано, что фенетические подходы в комплексе с традиционными морфологическими приемами сравнения не только вполне пригодны для решения вопросов внутривидовой систематики, но и во многом усиливают возможности этих исследований.

Фенетический анализ гибридного потомства указывает на существенные генетические различия между исходными формами.

Табл. 8. Илл. 2. Библиогр. 26 назв.

УДК 599.323.4

Динамика пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в горах по данным радионуклидного мечения. Баженов А. В., Садыков О. Ф., Куликова И. Л., Лукьянов О. А., Никифоров С. Г. — В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Методами массового радионуклидного мечения изучали использование пространства фоновыми видами мелких млекопитающих в естественных и техногенных биотопах гор Урала.

Радионуклиды ^{22}Na, ^{32}P, ^{35}S, ^{45}Ca, ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{65}Zn, ^{89}Sr, ^{90}Sr, ^{131}J использовали по отдельности и комбинированно по два-три в одном опыте. Оценивали влияние естественной и техногенной мозаичности среды на подвижность животных в горно-лесном, подгольцовом, горно-тундровом высотных поясах, на дражных отвалах и вырубках.

Показана ведущая роль конкретной экологической мозаики среды в формировании особенностей динамики численности и структуры локальных внутрипопуляционных группировок. Установлено, что при определенных условиях направления перемещения резидентных полевок и бурозубок могут достигать 1000—1500 м в сутки. Экстенсивный характер использования пространства оседлыми зверьками обусловливает появление на произвольном участке 1 га в течение четырех суток 14 % животных, обитающих на площади более 100 га. На участке в 1 га в пойме в течение четырех суток побывало около 30 % зверьков, обитающих на площади 200 га.

Илл. 5. Библиогр. 7 назв.

УДК 591.1+599

Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотипическим распределением в пределах ареала. Бердюгин К. И.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

На основании литературных данных и собственных материалов дается обзор биотопического распределения красно-серой полевки в различных частях ареала. Особо разбирается биотопическое распределение вида на Урале, где он в значительной степени стенотопен, с указанием биотопов, заселяемых временно. Проводится анализ биотопического распределения, из которого делается попытка установить общие экологические требования вида к условиям местообитания, а также причины отсутствия его в некоторых регионах и петрофильность в горах Урала.

Библиогр. 7 назв.

УДК 599.323.4 : 591.4 : 591.16

Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Сев. Казахстан). Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Материал собран в Сев. Казахстане (Наурзумский р-н Кустанайской обл.), в Башкирской АССР (Баймакский р-н) и Челябинской области (Кунашакский р-н) в 1980 г. (из каждой точки взято по три выборки: в мае, июле и сентябре). Проведен сравнительный популяционный анализ обыкновенной слепушонки (333 экз.). Выявлены морфологические различия по окраске шкурки (с продвижением на север окраска изменяется от рыжевато-бурой до абсолютно черной), по длине, ширине и высоте черепа (в северных популяциях эти показатели выше). Самки более северных популяций (баймакской и кунашакской) отличаются большей плодовитостью (средняя величина помета 3,80 и 3,82) по сравнению с самками из наурзумской популяции (3,40), а самцы — большим средним весом семенников. По развитию корней M_1 добытые слепушонки были разбиты на три воз-

растные группы (взрослые, сеголетки-1 и сеголетки-2). На основании выделения таких групп приводится сезонная динамика возрастной структуры и соотношения полов в исследованных популяциях. Дается сравнительный анализ скорости роста молодняка (сеголетки-1 и сеголетки-2) в весенне-осенний период.

Табл. 5. Библиогр. 8 назв.

УДК 515.9+591.5

О соотношении полов в структурированной популяции. Бененсон И. Е.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Рассматривается модель популяции, состоящей из групп конечной численности, динамика численности которой описывается чередующимися фазами подъема и спада. Предполагается, что: 1) фаза спада длится существенно меньше фазы подъема, 2) в течение фазы спада размножения не происходит, 3) в периоды низкой общей численности популяции группы развиваются независимо, а в периоды высокой численности между ними происходит интенсивный обмен мигрантами.

Результаты численных экспериментов показывают, что при малой численности каждой группы в начале фазы подъема (до 5—10 особей) возможны существенные различия между соотношениями полов среди всех животных популяций и соотношением полов при рождении. При большей численности группы в начале фазы роста проявление рассматриваемого эффекта незначительно.

Табл. 1. Библиогр. 12 назв.

УДК 599.323.4 : 591.471.4

Краниометрические различия леммингов рода *Lemmus* Палеарктики. Чепраков М. И.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Исследовали черепа четырех видов леммингов: сибирского, норвежского, желтобрюхого и амурского, выращенных в условиях вивария и имеющих возраст 10—15 месяцев. Виды сравнивали по кондилобазальной длине и по девяти индексам черепа. Оценивали также различия по этим показателям между самцами и самками. Установлен ряд особенностей в размерах и пропорциях черепа у отдельных видов. Часть особенностей была уже описана в литературе, но для животных из природных популяций. Остальные описаны впервые и, по мнению автора, могут быть также обнаружены на выборках из природы. Это относится и к различиям между самцами и самками, которые наблюдаются в пяти случаях из сорока.

Утверждается большая информативность индексов по сравнению с абсолютными размерами черепа. Отмечается, что норвежский, желтобрюхий и сибирский лемминги по краниологическим показателям различаются между собой примерно в равной степени и что амурский примерно одинаково отличается от этих видов, но в большей мере, чем эти виды отличаются друг от друга.

Табл. 4. Библиогр. 9 назв.

УДК 599.323.4 : 591.152

Анализ морфологических признаков и особенностей роста трех форм полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi.* Черноусова Н. Ф.— В сб.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Изучены морфологические признаки и особенности роста длины тела, черепа и его частей у памирских и арчевых полевок из трех географически изолированных районов. Показано, что характер дивергенции рассматриваемых форм совпадает с характером различий, установленных ранее при изучении морфологии С-окрашенных хромосом, а не с традиционной видовой принадлежностью форм. По характеру и скорости роста, размерам в месячном возрасте и максимальным размерам, до которых вырастают животные, туркестанские и каракульские полевки не различаются или почти не различаются, а таласская форма по всем этим показателям существенно от них отличается.

Табл. 5. Илл. 6. Библиогр. 30 назв.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО Уральского научного центра АН СССР

Редакторы **К. И. Ушакова, И. Ф. Сахновский**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры **Г. Н. Старкова, Е. М. Бородулина**

Сдано в набор 27.06.83. Подписано в печать 23.02.84. НС 12066. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 9,5. Уч.-изд. л. 10. Тираж 800. Заказ 428. Цена 1 р. 50 к.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.