В. Н. БОЛЬШАКОВ, В. С. БАЛАХОНОВ, И. Е. БЕНЕНСОН, К. И. БЕРДЮГИН, О. Ф. САДЫКОВ, Н. А. ТЮРИНА, P. M. XAHTEMUPOB

## МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ УРАЛЬСКИХ ГОР (экология млекопитающих Урала)

Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала)/Большаков В. Н., Балахонов В. С., Бененсон И. Е. и др. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Работа посвящена общим вопросам развития териологических исследований и подробной характеристике фауны, высотного и биотопического распределения мелких млекопитающих на Урале. Приведены повидовые очерки по красно-серой полевке и лесному леммингу на Южном Урале, по красной полевке на Полярном Урале.

Книга предназначена для биологов, студентов биологических и естественных факультетов вузов, медицинских и ветеринарных работников, специалистов лесного и охотничьего хозяйства.

Табл. 20. Ил. 18. Библиогр. 146 назв.

Ответственный редактор кандидат биологических наук А. Г. Васильев. Рецензенты доктор биологических наук Л. Н. Добринский,

Рецензенты доктор биологических наук Л. Н. Добринский кандидат биологических наук Л. Я. Топоркова

Монография «Мелкие млекопитающие Уральских гор», подготовленная коллективом зоологов Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР,— первая книга из планируемой серии публикаций «Экология млекопитающих Урала». Именно в горах проявляется крайне своеобразный комплекс природных факторов, когда на небольшой сравнительно территории резко меняются условия существования животных, что позволяет эффективно проводить экологические исследования. Один из главных принципов работы коллектива — популяционный подход к изучению животных, сравнение приспособительных особенностей специализированных видов и горных популяций широко распространенных видов.

Полтора десятилетия назад в Свердловске был опубликован 1-й том сводки по млекопитающим Ямала и Полярного Урала [72]. В него вошли статьи по северной пищухе, зайцу-беляку, полевке Миддендорфа и полевке-экономке. По существу, настоящая монография — продолжение ранее начатых зоологами института исследований. Материалы по нерассмотренным в первой книге серии районам Урала и видам млекопитающих будут представлены в последующих изданиях.

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ФАУНЕ ГОР УРАЛА

Уральский хребет, протянувшийся в меридиональном направлении более чем на 2 тыс. км и пересекающий целый ряд зон — от тундровой на севере до степной на юге,— представляет интересный район для изучения особенностей распространения животных по зонам и аналогичным высотным поясам. Б. А. Быков [34] отмечал, что поясность, всегда связанная с зональностью, нормально проявляется только в широтно ориентированных хребтах, каким и является Уральский хребет.

П. Л. Горчаковский [42] выделяет на Урале следующие сменяющие друг друга по высоте пояса растительности: горностепной, горно-лесостепной, горно-лесной, подгольцовый, горнотундровый (гольцовый), холодных гольцовых пустынь. При этом следует учитывать, что на Урале из-за небольших высот «резко-

го перехода между растительностью равнин и низких уровней гор обычно не наблюдается, и здесь можно проследить, как ботанико-географические зоны и подзоны, характерные для равнин, почти незаметно сливаясь на предгорьях с их горными аналогами, продолжаются в пределах собственно Урала» [42, с. 15].

На равнинах, прилегающих к Уралу, различают следующие ботанико-географические зоны, а в горных районах — аналогичные высотные пояса.

Тундровая зона. Характеризуется полным безлесьем, основу растительного покрова слагают различные типы тундр и болот. В тундровых сообществах господствуют мхи и лишайники, к которым примешиваются травы и кустарнички. Аналог зонального типа равнинных тундр в горах - горные тундры, глубоко продвинувшиеся на юг по наиболее возвышенной части Уральского хребта. На Приполярном и Полярном Урале они тянутся сплошной полосой, на Северном и Южном — связаны с наиболее крупными вершинами, а на Среднем Урале — самой пониженной части Уральского хребта — почти не выражены. В северных районах тундровому гольцовому поясу свойственны лишайниковые, мохово-кустарничковые и кустарниковые, а Южному Уралу — травяно-моховые тундры. Выше горных тундр лежит пояс холодных гумидных гольцовых пустынь, в котором широко распространены россыпи, покрытые скудной растительностью преимущественно из мхов и лишайников.

Лесотундровая зона. Разобщенные редкостойные низкорослые лески в этой зоне чередуются с открытыми тундровыми и болотными сообществами. Такие лески встречаются не только в речных долинах, но поднимаются и на водоразделах. Ярко выражена комплексность и мозаичность растительного покрова. Лесотундре присущи особые жизненные формы — криволесье, древесный стланик и особый комплекс видов — гипоарктический. Лесотундре аналогичны некоторые растительные сообщества подгольцового пояса. Ее сближает с последним растительность лесов, низкорослость деревьев, общность некоторых характерных жизненных форм. Однако по составу растительных элементов подгольцовый пояс сильно отличается от равнинной лесотундры.

Бореально-лесная зона. Занимает наибольшую территорию на прилегающих к Уралу равнинах. По характеру растительности подразделяется на несколько подзон. Горнолесной пояс, аналогичный бореально-лесной зоне, покрывает склоны Уральского хребта почти на всем его протяжении — от 52 до 68° с.ш. Он также может быть подразделен на ряд аналогов растительных равнинных подзон.

Подзона предлесотундровых редкостойных лесов. Занимает окраину бореально-лесной зоны. Леса здесь образуют более крупные массивы, чем в лесотундре, повсюду выходят на водоразделы, но сочетаются с мерзлыми бугристыми

болотами. Преобладают береза и ель. Аналоги — горные леса, развитые в нижней части склонов Приполярного и Северного Урала (еловые на западном, лиственничные и елово-лиственничные на восточном).

Подзона северной тайги. Разреженные, сильно заболоченные низкорослые леса. Основная порода в Предуралье ель сибирская, в Зауралье преобладает сосна. В горах леса, аналогичные равнинной северной тайге, простираются далеко на юг (южнее Конжаковского Камня) и представлены еловыми, пихтовыми, кедровыми, реже сосновыми типами. Заболоченность горных лесов, по сравнению с равнинными, значительно слабее.

Подзоны средней и южной тайги. Характерны более сомкнутые древостои с разнообразным составом лесообразователей: группы ассоциаций сложных дубравно-широкотравных и разнотравных еловых, сосновых и березовых лесов, аналогичных сливающимся с ними горным соснякам и березнякам.

**Широколиственно-лесная зона.** Характеризуется преобладанием широколиственных или смешанных широколиственно-хвойных лесов европейского типа. Горные леса, аналогичные лесам этой зоны, выражены лишь на западном макросклоне Южного Урала.

Лесостепная зона. В растительном покрове лесостепи лесные растительные сообщества (березовые и осиновые колки, сосновые боры) сочетаются с элементами северной степной растительности — луговой степью и остепненными лугами. В горах аналогом равнинной лесостепи выступает горная лесостепь.

Степная зона. Собственно степная растительность на равнинах Предуралья и Зауралья в результате возделывания-земель почти полностью уничтожена. Аналогичная горная растительность на Урале представлена лишь на самой южной оконечности (хребет Ирендык).

Исследованиями были охвачены преимущественно равнинные районы или нижние пояса гор. Первые литературные данные об особенностях распространения млекопитающих на Урале приводятся в работах И. Ф. Брандта [32], Л. П. Сабанеева [91, 92], Н. П. Булычева [33] и И. Я. Словцова [99]. Все эти исследования, кроме работы И. Ф. Брандта, относятся к равнинным областям Приуралья и Среднего Урала. В книгах А. И. Аргиропуло [3] и В. И. Галькова [37], в работе М. К. Серебренникова [97] сведения о мелких млекопитающих Уральских гор носят фрагментарный характер. Абсолютное большинство исследований более позднего времени также посвящено изучению мелких млекопитающих в условиях равнинных ландшафтов. Среди этих работ можно назвать труды В. П. Теплова и Е. Н. Тепловой [107], С. С. Шварца, В. Н. Павлинина и Н. Н. Данилова [126], В. Н. Павлинина и С. С. Шварца [79], М. Я. Марвина [64, 65,] Л. Я. Топорковой [108], В. Н. Павлинина и

С. С. Шварца [80] и др. Сведения о мелких млекопитающих горных районов Урала более отрывочны. К. К. Флеров [116] приводит материалы о млекопитающих Полярного Урала, Л. Я. Топоркова [109, 110] — Приполярного. Некоторые сведения о грызунах и насекомоядных горной территории бывшего заповедника «Денежкин Камень» содержит обзор С. И. Чернявской [121]. Особенности распространения грызунов в различных районах, в том числе и в горах Урала, обсуждаются в работе С. С. Шварца и В. Н. Павлинина [128]. Общий обзор фауны гор приводят Л. А. Портенко [85] и Е. М. Воронцов [36]. В результате исследований С. В. Кирикова [52—54], Н. М. Дукельской [45], Е. М. Снигиревской [102, 103] получены интересные материалы об особенностях распространения и биологии мелких млекопитающих в хребтовой части Южного Урала.

Перечисленными работами, по существу, и ограничивались до середины 60-х годов все исследования в собственно горных районах Урала. О слабой изученности фауны мелких млекопитающих горного Урала в тот период свидетельствует, например, следующий факт. С. И. Огнев [75] указал единственное на Южном Урале местонахождение красно-серой полевки в Белорецком р-не Башкирской АССР. Он справедливо назвал это нахождение «очень интересным», так как южнее Северного Урала этот вид известен не был. Однако первая же наша экспедиция (1960 г.), обследовавшая верхние пояса хребтов Южного Урала (Зигальга, Сулея и др.), установила, что красно-серая полевка является не только обычным, но и доминирующим видом мелких млекопитающих каменистых россыпей горных склонов.

Интенсивное изучение мелких млекопитающих горных районов Урала проводят в последние два десятилетия зоологи Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Были организованы специальные экспедиции и стационары, расположенные по всей протяженности Уральских гор: Южный Урал — пос. Кувандык (Оренбургская обл.), г. Иремель (Башкирская АССР), Ильменский заповедник им. В. И. Ленина (Челябинская обл.); Средний и Северный Урал — Висимский заповедник и пос. Кытлым (горы Косьвинский и Конжаковский Камень, Свердловская обл.); Приполярный и Полярный Урал — гора Красный Камень (Тюменская обл.). Эти исследования позволили уточнить особенности высотного распространения животных, их экологию, адаптации к специфическим условиям среды и т. д.

Из публикаций этого периода можно отметить работы Л. П. Шаровой [124, 125] по землеройкам, А. А. Цветковой [118, 119] по степной и лесной мышовкам, Е. С. Некрасова [72, 73, 74] по большому суслику, серию исследований В. С. Балахонова [6—9] по грызунам Полярного Урала, К. И. Бердюгина [15—17] — Приполярного и Среднего Урала, О. Ф. Садыкова [93—95] — Южного Урала.

Впервые зоогеографическая характеристика Урала и приле-

гающих территорий достаточно подробно дана М. Я. Марвиным [66, 67, 68]. Автор выделил девять фаунистических участков, среди которых наибольший интерес представляет лесной горноуральский, тянущийся узкой полосой от 51° с. ш. до Полярного круга.

Со времени выхода указанной работы появились новые данные, требующие уточнения зоогеографического районирования горной части Уральского региона. Правильнее было бы этот участок называть просто горным, а не лесным, поскольку он включает довольно значительные территории, занятые безлесными местообитаниями (курумы, горные тундры, горные степи). Часть горного Полярного Урала, лежащую за Полярным кругом, которую М. Я. Марвин объединяет вместе с заполярным Предуральем и заполярным Зауральем в один зоогеографический участок — «Полярный Урал», следует, скорее всего, объединить со всем горноуральским участком, включив в него также и боковые хребты, так как характер расселения грызунов на них сходен с тем, который наблюдается в центральной части хребта. Отличительной чертой горноуральского района по сравнению с прилегающими равнинными районами является взаимопроникновение элементов фаунистических групп из разных ландшафтных зон и вследствие этого более богатый видовой состав грызунов. Так, всего в Уральском регионе обнаружено 38 видов, из них в горноуральском участке — 31 вид. Ниже мы приводим список видов грызунов, обитающих в Уральском регионе.

## Населяющие горноуральский участок:

Белка-летяга Белка обыкновенная Бурундук Бобр Соня садовая Мышовка степная Мышовка лесная Крыса серая Мышь домовая Мышь полевая Мышь лесная Мышь желтогорлая Мышь-малютка Хомяк обыкновенный Лемминг лесной Лемминг обский

Лемминг копытный Рыжая полевка Красная полевка Красно-серая полевка Водяная полевка Водяная полевка Полевка Миддендорфа Пашенная полевка Полевка-экономка Узкочерепная полевка Ондатра Слепушонка Сурок-байбак Большой суслик Соня лесная

## Населяющие остальные территории региона:

Серый сурок Малый суслик Серая крыса Хомячок Серый хомячок Степная пеструшка Большой тушканчик Из приведенного списка видно, что в горноуральском участке отсутствуют виды южных степных и полупустынных ландшафтов. Несомненно, причина этого — проникновение далеко на юг по Уральскому хребту северных типов местообитаний, а не сам по себе горный характер местности, так как те же самые виды встречаются в Мугоджарах, расположенных южнее. Иначе говоря, определяющим фактором расселения грызунов на Урале являются ландшафтно-биотопические характеристики среды, а не поясно-климатические, которыми обычно объясняют расселение животных в горных районах. К этому вопросу мы еще вернемся позднее.

Для более полного выявления особенностей населения грызунов горноуральского участка целесообразно сравнить фауну района в целом с населением грызунов в верхних поясах, а также в горных местообитаниях — каменистых россыпях (курумах). Ниже приведены данные по встречаемости видов грызунов в горноуральском районе, в основном по материалам М. Я. Марвина [66], с изменениями по последним сведениям В. С. Балахонова [6], О. Ф. Садыкова [93—95], А. А. Цветковой [118, 119] и в верхних поясах гор Урала (гольцовый, подгольцовый и верхняя часть горно-лесного), основанные на наших наблюдениях [15, 16, 21, 23—25].

Вид	Горно- уральский район	Верхние пояса гор	Вид	Горно- уральский район	Верхние пояса гор
Мышовка степная	я 3	0	Обыкновенная по		
Мышовка лесная	. 3	2	_ левка	. 3	3
Серая крыса	. 4	0	Полевка Мидден		_
Домовая мышь.	. 4	0	дорфа	. 3	3
Полевая мышь .	. 4	0	Пашенная полевка	ı 4	3
Лесная мышь .	. 4	2	Полевка-экономка	. 4	3
Желтогорлая мыш	ь 3	0	Узкочерепная по	•	
Мышь-малютка.	. 3	1	левка	. 3	0
Хомяк обыкновен	! <b>-</b>		Ондатра	. 3	0
ный	. 4	2	Слепушонка	. 3	0
Лесной лемминг	. 3	2	Белка-летяга .	. 3	0
Лемминг обский		1	Белка обыкновен	•	
Лемминг копытны		1	ная	. 4	1
Рыжая полевка	. 4	4	Бурундук	. 4	1
Красная полевка	. 4	4	Бобр	. 3	0
Красно-серая по			Соня лесная	. 1	0
левка	4	4	Соня садовая .	. 1	0
Водяная полевка	. <u>3</u>	ī	Большой суслик	. 3	Ö

В список включены только наземные мелкие грызуны. Баллы, характеризующие обилие каждого из видов, соответствуют следующим градациям [66]: обычный вид 4 балла, редкий—3, очень редкий—2, единичный случай—1, отсутствует—0. Баллы обилия проставлены в соответствии со средними значениями относительной численности каждого вида по данным из всех районов, где собран материал.

На основании приведенных в списке оценок все рассматриваемые виды по их отношению к биотопам верхних поясов (сравнению встречаемости на всем участке и в верхних поясах) можно разделить на следующие группы.

Первую группу составляют виды, принадлежащие к экологическим формам, которым в верхних поясах гор нет пригодных условий. Сюда входят синантропные виды (серая крыса, домовая мышь), луго-полевые равнинные виды лесостепной зоны (полевая мышь, мышовка степная, номинальный подвид узкочерепной полевки), обитатель широколиственных лесов желтогорлая мышь, строго привязанная к спокойным водоемам ондатра, специализированный землерой слепушонка.

Вторую группу образуют виды, разные по своим экологическим требованиям. Они очень редки или единичны в биотопах верхних поясов и встречаются гораздо чаще в нижних поясах горного Урала или на отдельных его участках (разница в обилии составляет 2 балла). Это водяная полевка, хомяк обыкновенный, мышь-малютка и лесная мышь, а также обитатели зональных тундр — копытный и обский лемминги [9]. К этой же группе можно отнести лесного лемминга, который достаточно редок на Урале, довольно строго придерживается заболоченных моховых местообитаний и поэтому почти не встречается высоко в горах (за исключением локальной популяции, обнаруженной О. Ф. Садыковым [94] на горе Иремель).

К третьей группе относятся виды, редкие как для горноуральского участка, так и верхних поясов гор, хотя в некоторых местах они могут быть достаточно многочисленны. Это встречающаяся только в тундрах гольцового пояса полевка Миддендорфа и виды без определенной биотопической приуроченности — лесная мышовка и обыкновенная полевка.

Четвертую группу составляют пашенная полевка и полевкаэкономка, обычные для горного Урала, но сравнительно менее плотно населяющие верхние пояса. На первый взгляд кажется, что это связано с зеленоядностью представителей рода Microtus и недостаточным количеством пригодных для них кормов в высокогорье, что, например, подтверждается следующим: пашенная полевка на Приполярном Урале обнаружена в довольно большом количестве на высокотравно-разнотравных лугах подгольцового пояса. Но многие факты указывают и на то, что вывод этот — далеко не единственное объяснение наблюдаемого явления.

Наконец, последняя, пятая группа — это лесные полевки. Они одинаково обычны как в горноуральском районе, так и в верхних поясах гор.

Таким образом, формирование населения мышевидных грызунов в верхних поясах гор Урала происходит в основном за счет лесных полевок (род *Clethrionomys*) и некоторых представителей серых полевок (род *Microtus*) — видов широко распро-

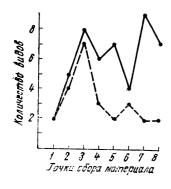


Рис. 1. Изменение количества видов грызунов в каменистых россыпях (*штриховая линия*) и верхних поясах гор (*сплошная линия*) в различных районах Урала и Мугоджарах.

Точки сбора материала: 1 — Мугоджары 2 — хр. Ирендык, 3 — гора Кукшик, 4 — Висимский заповедник, 5 — окрестности пос. Кытлым, 6 — гора Чистоп, 7 — Приполярный Урал, 8 — Полярный Урал,

страненных, обычных для лесной зоны в целом (т. е. от лесостепи на юге до лесотундры на севере).

В местообитаниях, связанных с россыпями, обнаружено девять видов

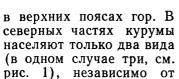
(отсутствуют типично тундровые виды — копытный и полевка Миддендорфа, а также водяная полевка и лесная мышовка), а в самих курумах семь видов (отсутствуют полевка-экономка и лесной лемминг). Распространение по обилию (частоте встречаемости) форм, найденных в литоморфных биотопах, то же, что и в верхних поясах гор в целом, но здесь еще более усиливается роль лесных полевок и уменьшается доля всех остальных видов. Отсутствие на Урале специализированных горных видов грызунов (и в том числе петрофилов) в каменистых россыпях (аналогичных, например, роду Alticola в горах Сибири) свидетельствует о недостаточной вертикальной стратификации для эффективного в эволюционном плане действия изолирующих факторов, тогда как различия в экологических условиях, проявляющиеся в вертикальной поясности растительности [41, 42], не менее существенны по сравнению с горными районами, где такие специализированные виды есть. Другой причиной отсутствия чисто горных форм грызунов может быть сравнительно недавнее формирование современных биогеоценозов в горах Урала (не ранее начала голоцена) из-за позднего освобождения их от ледников. К сожалению, для обоснованного обсуждения этой проблемы данные палеогеографии и палеонтологии слишком скудны.

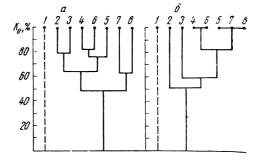
Поскольку Уральские горы имеют большую протяженность и пересекают ряд ландшафтно-географических зон, то естественно, что фауна грызунов даже в таких специфических местообитаниях, как каменистые россыпи, несмотря на лесной в целом характер, не может быть однородной на всем протяжении хребта. На рис. 1 приведен график изменения числа видов в различных районах Урала в верхних поясах и на россыпях. Для большей контрастности сравнения взяты также данные по Мугоджарам, лежащим южнее и изолированным от горного Урала широкой долиной р. Урал.

Как видно из рис. 1, в южных частях Уральского хребта число видов, населяющих россыпи, близко к общему их числу

Рис. 2. Дендрограмма мер сходства видовых списков грызунов в верхних поясах (а) и в каменистых горсыпах (б) Уральских гор.

1—8— то же, что на рис. 1.





того, сколько всего видов обнаружено в верхних поясах. Средний Урал — переходная зона: из шести видов, встреченных в верхних поясах, три обитают в россыпях.

Более подробные результаты при изучении сходства и различия верхних поясов и каменистых россыпей в разных районах Урала удалось получить, когда при анализе использовали меру сходства фаун. В литературе описано много различных мер сходства [1]. В нашем случае наиболее пригодной оказалась мера, предложенная Охиаи [144]:

$$K = C/\sqrt{a \cdot b} \cdot 100 \%$$

где a, b — количество видов в двух сравниваемых фаунах; С — количество общих для обеих фаун видов.

Эта оценка сходства в меньшей степени зависит от различий в количестве видов в каждой из фаун, чем более распространенные меры, основанные на суммировании числа элементов в сравниваемых списках (например, меры Кульчинского, Жаккара, Сёренсена [81]), и в то же время обладает большей разрешающей способностью, чем меры, оперирующие минимальными и максимальными величинами списков (например, мера сходства фаун Симпсона [81]), или меры сходства-включения, разработанные группой дальневосточных авторов [2, 98].

В табл. 1 приведена матрица количества видов, общих для каждой пары сравниваемых районов. По данным табл. 1 рассчитана матрица мер сходства  $(K_{ij})$ , представленная в табл. 2. Здесь  $K_{ij}$  обозначает меру сходства i-го и j-го районов (i, j=1, 2...8). Как видно из табл. 2, фауна грызунов Мугоджар (район 1) наименее сходна со всеми остальными районами. В верхних поясах гор в большинстве случаев наиболее сходен видовой состав смежных районов. По мере удаления сравниваемых точек друг от друга сходство постепенно уменьшается. В россыпях фауны всех районов, лежащих к северу от Среднего Урала (за исключением массива Чистоп), идентичны.

Более тонкие детали сходства и различия фаун разных районов можно проследить на дендрограммах (рис. 2), построенных на основании матриц мер сходства по схеме, предложенной

Таблица 1 Матрица сравнения количества общих видов мышевидных грызунов верхних поясов (над диагональю) и каменистых россыпей (под диагональю) в разных районах Урала (матрица пересечений)

<del></del>						<del></del>		
№ п. п.	№ п. п.							
	1 (2)	2 (5)	3 (8)	4 (6)	5 (7)	6 (4)	7 (9)	8 (7)
1 (2)		2	2	1	0	0	0	0
2 (4)	1		5	4	3	3	3	2
3 (7)	2	4		5	5	4	5	3
4 (3)	0	2	3		5	4	4	3
5(2)	0	1	2	2		4	6	3
6 (3)	0	2	3	3	2		4	3
7 (2)	0	1	2	2	2	2		5
8 (2)	0	1	2	2	2	2	2	

Примечание. Здесь и в табл. 2 1-8- номера районов работы (см. рис. 1). В скобках — количество видов в каждом районе.

Таблица 2 Матрица мер сходства фаун мышевидных грызунов верхних поясов и каменистых россыпей Урала, %

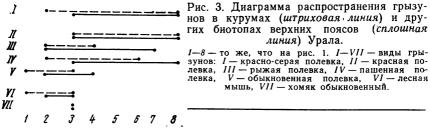
.№ п. н.		№ п. п.							
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1		63,2	50,0	28,9	0	0	0	0	
2	35,4		79,0	73,0	50,7	67,1	44,7	33,8	
3	53,4	75,6		<b>72</b> ,6	66,8	70,7	58,9	40,1	
4	0	57,7	65,5		77,2	81,6	54,4	46,3	
5	0	35,4	53,4	81,6		75,6	75,6	42,8	
6	0	57,7	65,5	100,0	81,6		66,7	42,8	
7	0	35,4	53,4	81,6	100,0	81,6		63,0	
8	0	35,4	53,4	81,6	100,0	81,6	100,0		

В. Л. Андреевым [1] с некоторыми модификациями. При редукции матрицы в качестве показателя меры сходства новых строк и столбцов использовалось среднее геометрическое из двух объединяемых:  $K_{i'j'} = V \overline{K_i \cdot K_j}$ , где i',  $j' = 1, 2. \ldots (n-1)$ ;  $i, j = 1, 2 \ldots n$   $(n \leq 8)$ .

Видовой состав верхних поясов Уральских гор (исключая Мугоджары — точка 1) позволяет выделить три фаунистических участка (внутри которых меры сходства превышают 70%), что значительно дополняет схему зоогеографического районирования Урала, предложенную М. Я. Марвиным [66]. Это южноуральский участок — хребет Ирендык, гора Кукшик (точки 2 и 3); средне-североуральский участок — Висимский заповедник, пос. Кытлым, гора Чистоп (точки 4—6) и приполярно-полярно-уральский участок — гора Неройка, верховья р. Маньи, верховья р. Кожим (точка 7) и гора Красный Камень (точка 8). Вместе с тем южноуральский и средне-североуральский участки более сходны между собой, чем последний с приполярно-полярноуральским. Поэтому объединение Приполярного Урала с более южными районами в один лесной горноуральский участок, по нашему мнению, не совсем точно.

Сравнение двух дендрограмм показывает, что фауны грызунов в россыпях и верхних поясах в целом в различных районах Урала имеют разную структуру. Каменистые россыпи являются в большей степени интерзональным (азональным) местообитанием, чем верхние пояса гор в целом. Так, разделение горной части Урала на Полярный Урал и лесной горноуральский участок отражает широтно-зональный аспект географического распространения видов млекопитающих. Объединение фаун верхних поясов гор Приполярного и Полярного Урала объясняется проникновением более северных зональных биотопов на Приполярный Урал по возвышенным участкам горной системы (что связано с более холодным климатом по мере роста высоты). Из дендрограмм видно, что россыпи в отличие от прочих высокогорных местообитаний обеспечивают не просто среду, свойственную местообитаниям более северных широт зон, а стабильные условия на протяжении по крайней мере нескольких подзон (в нашем случае от лесотундры до средней тайги). На это указывают почти полная идентичность фаун каменистых россыпей от Северного до Полярного Урала и большее сходство видового состава грызунов в курумниках Среднего Урала и северных районах  $(K_{ij} > 80 \%)$ , чем в южных, тогда как фауны верхних поясов в горах Среднего и Северного Урала более сходны с таковыми Южного, чем Приполярного и Полярного. Фауны южных районов (точки 2 и 3) не образуют, в отличие от предыдущего случая, отдельной группы, происходит только снижение уровня сходства каждой точки с основной группой по мере удаления на юг.

Таким образом, анализ фаун показывает, что каменистые



россыпи являются действительно интерзональными местообитаниями, обеспечивающими стабильность экологических условий, не зависящих от зонально-климатических факторов в большей степени, чем другие биотопы верхних поясов гор. Этот вывод подтверждается сравнением распространения тех или иных конкретных видов мышевидных грызунов в курумах Урала.

В россыпях Урала, как мы уже говорили, обнаружено семь видов мышевидных грызунов из 15 видов, описанных для верхних поясов в целом. Это красно-серая, красная, рыжая, пашенная, обыкновенная полевки, лесная мышь, хомяк обыкновенный. Их распространение в каменистых местообитаниях Урала и в других биотопах верхних поясов приведено на (рис. 3), согласно которой все мышевидные, встречающиеся в курумах, относятся к экологической группе лесных широко распространенных эвритопных форм. Исключение составляет хомяк обыкновенный, обнаруженный только на горе Кукшик в очень незначительном количестве в 1975 г., характеризовавшемся крайне засушливым летом. Поэтому данный вид нельзя считать постоянным обитателем не только россыпей, но и верхних поясов ни в одном районе Урала. В курумах не обнаружены представители таких экологических группп (из встречающихся в верхних поясах), как типично тундровые копытный и сибирский лемминги, полевка Миддендорфа и лесные виды, специализированные к специфическим условиям (стенотопный обитатель моховых таежных местообитаний лесной лемминг, предпочитающие увлажненные биотопы полевка-экономка и водяная полевка, а также насекомоядная лесная мышовка).

Виды, встречающиеся в россыпях, распространены вдоль Уральского хребта крайне неодинаково. Лесная мышь и обыкновенная полевка обнаружены в курумах в Мугоджарах и на Южном Урале. При этом обыкновенная полевка, вероятно, постоянный обитатель россыпей только в Мугоджарах (все другие виды, встречающиеся в курумах на Урале, кроме двух названных, в этом районе не были обнаружены), так как здесь они населяли россыпи весной до рождения молодых особей при низкой численности, тогда как на Южном Урале появились единственный раз в курумах в конце лета 1975 г. Лесная мышь постоянно обитает в россыпях в Мугоджарах и, возможно, на хребте Ирендык, хотя в 1976 г. она в отловах отсутствовала.

Во всяком случае, в сходных условиях на Тянь-Шане лесные мыши постоянно населяют (наряду с другими местообитаниями) краевые части россыпей лесо-луго-степного пояса [48]. На Кавказе этот вид также обычен в целом ряде каменистых местообитаний [133]. В других биотопах верхних поясов лесная мышь встречается только на Южном Урале (точки 2, 3), а обыкновенная полевка— на Южном и Среднем Урале (точки 2—4). Пашенная полевка встречается в отдельные периоды в россыпях только на Южном Урале. В верхних же поясах этот вид распространен от Южного до Полярного Урала [7, 30].

Рыжая полевка — постоянный обитатель курумов на Южном Урале, а в других высокогорных местообитаниях распространена от хр. Ирендык до Приполярного Урала. Красная полевка встречается в каменистых и других биотопах от горы Кукшик до Полярного Урала, но на Южном Урале (а в определенные периоды и на Среднем) постоянного населения этого вида в курумах нет. Повсеместно от Южного до Полярного Урала россыпи населяет красно-серая полевка [16, 22, 26, 96]. До последнего времени южная граница распространения этого вида на Урале проводилась через Белорецкий район Башкирской АССР [19. 26], т. е. в пределах лесной зоны. Как установлено [15], красносерая полевка проникает на 120 км к югу и населяет россыпи хр. Ирендык, заходя в лесостепную зону. В этом районе красносерая полевка в иных биотопах не обнаружена. В районах Урала, расположенных севернее, красно-серая полевка встречается и в других биотопах верхних поясов, но только в отдельные более или менее продолжительные периоды, это еще раз подтверждает установленное ранее В. Н. Большаковым [21, 23, 25, 26, 29)] и другими авторами [7, 96] положение о том, что на Урале красносерая полевка является петрофилом и занимает экологическую нишу, которая в других горных странах заселена специализированными горными видами.

На основании диаграммы характера распространения мышевидных грызунов (см. рис. 3) все виды, встречающиеся в россыпях (кроме хомяка обыкновенного, о случайности появления которого говорилось выше), можно разбить на четыре группы.

В первую группу входят лесная мышь и обыкновенная полевка. Для этих видов возможности заселения привершинных биотопов определяются, по-видимому, общим характером условий существования, поэтому они избегают аналогичных местообитаний в северных районах.

Ко второй группе относятся рыжая и пашенная полевки. Пригодность того или иного биотопа для них определяется, на наш взгляд, набором микроусловий. Поэтому каменистые россыпи эти виды заселяют только в южных районах, где условия курумов для них благоприятны, а во всех других частях Урала занимают иные биотопы верхних поясов, находя локальные участки, обеспечивающие нормальное существование.

Третью группу образует красная полевка, заселяющая самые различные биотопы верхних поясов, в том числе и каменистые.

Четвертую группу составляет красно-серая полевка. Шире других этот вид распространен в россыпях вдоль хребта Уральских гор. Как мы уже отмечали ранее, ведущим экологическим фактором для него в этом районе служит наличие обломочного каменистого материала в субстрате [17, 25].

Таким образом, фауна каменистых россыпей на Урале складывается из широко распространенных эвритопных видов рода Clethrionomys (один из которых — красно-серая полевка — экологический викариат специализированных видов — петрофилов, свойственных многим горным системам) и немногочисленных представителей некоторых других видов, распространенных на Урале и способных поселяться в верхних поясах гор.

Равнинные тундровые виды, проникающие в горный Урал по горным тундрам, по-видимому, не способны существовать в типично горных каменистых местообитаниях. В Мугоджарах, расположенных в зоне полупустынь и изолированных широкой долиной р. Урал, россыпи заселены более южными формами — обыкновенной полевкой и лесной мышью. Более северный характер каменистых местообитаний (как и других биотопов верхних поясов гор) наряду с довольно высокой стабильностью условий позволяет северным видам грызунов проникать вдоль Уральского хребта далеко к югу в несвойственные им широтно-климатические зоны в соответствии с принципом смены стаций Бей-Биенко [14]. Степень проникновения северных форм на юг в значительной степени зависит от экологических особенностей того или иного вида (замещение красной полевки рыжей в курумах на Южном Урале).