

В. Н. БОЛЬШАКОВ, В. С. БАЛАХОНОВ,
И. Е. БЕНЕНСОН, К. И. БЕРДЮГИН,
О. Ф. САДЫКОВ, Н. А. ТЮРИНА,
Р. М. ХАНТЕМИРОВ

**МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
УРАЛЬСКИХ ГОР
(экология млекопитающих Урала)**

УДК 591.53

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**, кандидат биологических наук **Л. Я. Топоркова**

М $\frac{21006-1410-186(84)}{055(02)7}$ 32-1986

© УНЦ АН СССР, 1986

КРАСНО-СЕРАЯ ПОЛЕВКА ЮЖНОГО УРАЛА

До недавних пор считалось, что южная граница распространения красно-серой полевки на Урале проходит где-то между городами Нижний Тагил и Свердловск [128], хотя зоологам и были известны отдельные появления этого вида значительно южнее указанной границы [75]. Заслуга обнаружения первых многочисленных поселений красно-серой полевки на Южном Урале принадлежит Л. Я. Топорковой, К. А. Сюткиной [111] и В. Н. Большакову [19]. В. Н. Большаковым было показано, что на Южном Урале красно-серая полевка является стено-топным обитателем каменистых россыпей, что накладывает определенный отпечаток на биологические и экологические особенности этого вида в южных частях его уральского ареала [19—21, 25, 26].

В настоящее время установлено, что южная граница распространения красно-серой полевки на Урале проходит по северной части хребта Ирэндък в районе пос. Тубинский Баймакского района БАССР [15]. Неоднократные попытки обнаружить этот вид в каменистых россыпях южнее (хребет Ирэндък, Зилаирское плато и хребет Азян-Тюбе) не дали результатов. В центральных и северных частях Южного Урала красно-серая полевка встречается в привершинных частях всех изученных хребтов, и повсеместно вид приурочен к биотопу каменистых россыпей. Только в условиях горного массива Иремель было показано, что этот вид и на Южном Урале в определенные периоды года заселяет некаменистые или малокаменистые участки коренной темнохвойной тайги, подгольцовые луга и редколесья, кустарниковые, кустарничковые и травяно-моховые тундры.

В цикле проведенных нами исследований по экологии красно-серой полевки в горах Южного Урала, в ходе которых было добыто 2893 экз., показано, что этот вид наиболее многочислен в подпоясе верхней тайги горно-лесного пояса, в подгольцовом и горно-тундровых поясах. Красно-серая полевка встречается на вершине горы Большой Иремель (1586 м над ур. м.), где образует постоянные поселения. По этой причине нельзя говорить о верхней высотной границе распространения красно-серой полевки на Южном Урале, поскольку здесь нет гор, вершины которых были бы недоступны для этого вида.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Гетерогенность горных местообитаний мелких млекопитающих, обусловленная сложным сочетанием различных по абиотическим и растительным условиям естественных и антропогенных стадий, создает объективные предпосылки для пространст-

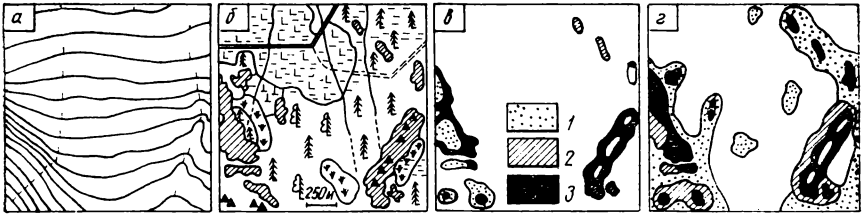


Рис. 8. Пространственная структура населения красно-серой полевки на первом узловом участке в подпоисе верхней тайги горно-лесного пояса.

а—г — схемы: а — рельефа, б — размещения основных местообитаний, в — размещения красно-серой полевки в год низкой численности, г — размещения красно-серой полевки в год высокой численности.

1—3 — градации относительной численности: 1 — менее 1%, 2 — 1—10%, 3 — более 10%. Усл. обозн. биотопов см. на рис. 3.

венной дифференциации их популяций. Поскольку красно-серая полевка проявляет в горах Южного Урала многие свойства stenotопных видов, то гетерогенность среды обитания приводит к формированию сети постоянных поселений, приуроченных к каменистым россыпям и к некоторым коренным некаменистым стациям. Исследование пространственной структуры населения красно-серой полевки в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах мы проводили с помощью картирования точек поимок животных на трансектах из ловушек-давилок. Эти трансекты длиной от 1 до 5 км и более располагали в пределах выделенных для целей изучения пространственной структуры узловых участков площадью по 4 км². В горно-лесном поясе было выделено два таких участка, в подгольцовом и горно-тундровом — по одному.

Карты-схемы рельефа и расположения основных местообитаний на первом участке в горно-лесном поясе на высоте 850—1100 м над ур. м. приведены на рис. 8, а, б. В пределах этого участка каменистые местообитания представлены скалистой грядой, двумя группами останцев, окруженных крупноблочными россыпями, а также несколькими группами «полей» и «языков» каменистых россыпей, находящихся на крутых склонах хребта Сукташ и на его пологом подножье. Некаменистые местообитания представлены вырубками, участками горной елово-пихтовой тайги, гарями, разнотравными и кислицевыми лугами.

Перечисленные типы стаций формируют экологическую мозаику, элементы которой имеют поперечник от нескольких десятков до сотен метров.

На рис. 8, в, г показана пространственная локализация элементарных поселений красно-серой полевки в годы низкой и высокой численности вида. Обращает на себя внимание строгая приуроченность постоянных поселений к каменистым россыпям. Но не все россыпи одинаково пригодны для этого вида. Красно-серая полевка предпочитает россыпи со злаковым разнотравьем

на ближайшей периферии и с развитой дерновинно-злаковой растительностью в самих россыпях. Имеет значение и наличие кустарниковой растительности и древесного подроста. В год низкой численности, вызванной неблагоприятными условиями зимовки и возвратами холодов весной, в течение всего лета сохранялось зимнее распределение красно-серой полевки по территории узлового участка. Эти поселения были приурочены в основном к россыпям на крутых склонах хребта Сукташ и к периферии россыпей, окружающих скалистую гряду. Все заселенные участки отличались высокой дренированностью, исключавшей возможность их затопления талыми или ливневыми водами. Другие участки, напротив, подвергались периодическому затоплению. Если среднелелетняя относительная численность красно-серой полевки в годы с неблагоприятными погодными условиями (1978, 1981) не превышала 1 %, то непосредственно в пределах постоянных поселений она держалась на уровне 15—20 %. При отсутствии возможностей для расселения молодняка размножение в постоянных поселениях прекращалось уже в августе, а сравнительно немногочисленные сеголетки практически не размножались в год своего рождения.

Таким образом, строго мозаичная пространственная структура населения в неблагоприятные годы вызывает своеобразную цепную реакцию популяции, опосредуя влияние экогенных факторов среды на пусковые механизмы эндогенной популяционной регуляции. Характер размещения постоянных поселений красно-серой полевки в годы с избыточным увлажнением или затоплением всех аккумулятивных или трансэлювиальных элементов мезорельефа горных склонов позволяет наглядно проиллюстрировать исключительную роль каменистых россыпей, имеющих хороший дренаж и элювиальный режим увлажнения. Видимо, далеко не случайно специализированные виды высокогорий, особи из северных популяций неспециализированных видов и представители широко распространенных видов в горах селятся именно в россыпях [12, 25, 48, 104, 133].

Судя по всему, мелкие млекопитающие в условиях экологической или географической периферии ареала выбирают из большого числа элементов экологической мозаики наиболее стабильные для образования постоянных поселений, что предопределяет стенотопность таких популяций или видов. К. И. Бердюгиным [16] было установлено, что в каменистых россыпях колебания температуры и влажности вдвое меньше, чем в соседствующем с россыпями лесу. Наши исследования в зимнее время и в межсезонье показали, что на периферии россыпей регулярно образуются наледи, притертые ледяные корки, зоны затопления или подтопления, зоны глубокого промерзания подстилки при морозах в периоды малоснежья. При всех этих губительных для мелких млекопитающих ситуациях россыпи оказываются практически единственным пригодным для жизни красно-серых

полевков местообитанием. Регулярная повторяемость такого рода элиминирующих воздействий исключает возможность формирования постоянных поселений вне россыпей и в конечном счете приводит к доказанной многими авторами стенотопности красно-серой полевки на Южном Урале.

При достаточной длительности благоприятных по погодным условиям периодов на периферии каменистых россыпей, заселенных красно-серыми полевками, складываются благоприятные условия для возникновения дополнительных поселений. На рис. 8, г показано изменение пространственной структуры населения красно-серой полевки в горно-лесном поясе в год высокой численности (4—6 %).

Фазе резкого подъема популяционной численности предшествовало расселение половозрелых сеголеток как на ранее не занятых участках россыпей, так и в некоторых некаменистых стациях. Временные поселения вида с полноценной демографической структурой оказались и в условиях благоприятного по погодным условиям лета 1979 г. приуроченными к россыпям, а общее значительное расширение заселенной видом территории на первом узловом участке произошло в основном за счет неполовозрелых сеголеток из позднелетних пометов.

В годы наших наблюдений численность вида в пределах постоянных поселений претерпевала лишь сезонные колебания. Колебания значений средней численности вида были обусловлены резкими колебаниями плотности населения во временных поселениях. В целом, даже в благоприятные годы пространственная структура поселения красно-серой полевки в горно-лесном поясе остается мозаичной.

Мы предполагаем, что диффузный тип поселения может возникнуть у этого вида в условиях гор Южного Урала только в гипотетическом случае сохранения благоприятных для вида погодных условий на протяжении трех-пяти лет: это необходимо для сохранения животных во временных поселениях в течение зимнего периода и для их успешного размножения не только в россыпях, но и в некаменистых местообитаниях. Но в современных условиях начинающаяся в благоприятные годы экспансия вида, как правило, прерывается по внешним причинам еще на стадии, когда красно-серая полевка успевает заселить не более четверти доступных для вида участков склонов.

Поскольку в пределах первого узлового участка отсутствовали такие интересные элементы экологической мозаики горно-лесного пояса, как сфагновые болота и зоны многолетней мерзлоты, то нами были проведены учеты красно-серой полевки и на втором узловом участке, располагавшемся в межгорной котловине на высоте 1000 м над ур. м. В этой котловине широко распространены участки неглубокого залегания многолетней мерзлоты, озера и болота, а также каменистые россыпи, представленные обширными каменными морями. Всю котловину пересе-

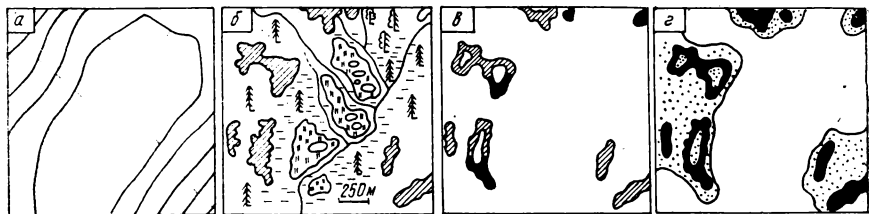


Рис. 9. Пространственная структура населения красно-серой полевки на втором узловом участке на высоте 1000 м над ур. м. Межгорная котловина с многолетней мерзлотой в горно-лесном поясе.

Усл. обозн. см. на рис. 6.

кает пойма р. Тыгын (рис. 9, а, б). С весны до осени большая часть котловины заболочена, исключение составляют только расположенные на ее периферии возвышенные участки каменистых россыпей. В 1978 г. наблюдался самый высокий уровень воды в котловине и, соответственно, максимальной была площадь сплошного затопления. Поселения красно-серой полевки были приурочены исключительно к локальным возвышениям на периферии каменных морей и на большей части котловины полностью отсутствовали в течение всего лета (рис. 9, в).

В 1979 г. лето было сухим, уровень воды в котловине после схода талых вод понизился на 1 м по сравнению с уровнем предыдущего года. Это оказалось достаточным для того, чтобы в течение лета красно-серые полевки заселили всю периферию каменных морей и значительную часть еловой зеленомошной тайги (рис. 9, з). Полностью отсутствовали красно-серые полевки в местах с неглубоким залеганием многолетней мерзлоты, на болотах и в прибрежных частях болот. Но уже в сентябре после продолжительных дождей все некаменистые участки котловины оказались вновь затопленными, и установилась строго мозаичная пространственная структура населения вида, аналогичная таковой в 1978 г.

Данные по пространственной структуре населения красно-серой полевки в межгорной котловине подтверждают вывод о разной пригодности каменистых россыпей для мелких млекопитающих и на конкретном примере центральных частей каменных морей котловины показывают, какие именно россыпи непригодны для образования постоянных поселений видами, которые рассматриваются нами как стенотопные обитатели россыпей. Из отличительных черт каменистых россыпей, не используемых красно-серыми полевками для постоянного заселения, следует прежде всего назвать аккумулятивный режим их увлажнения. Вода в таких россыпях или медленно струится на глубине 0,5—1,0 м между камнями, или просто застаивается, что резко ограничивает возможности полевков для устройства здесь гнезд. Но наличие скоплений воды в таких россыпях приводит к тому, что

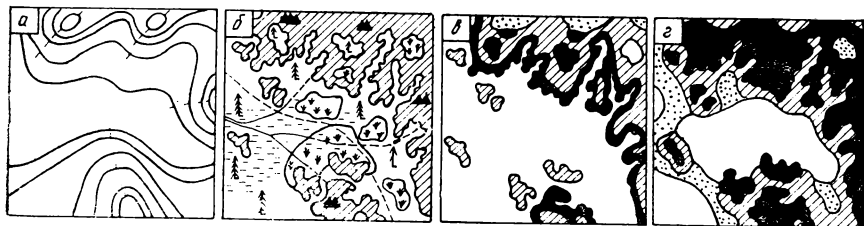


Рис. 10. Пространственная структура населения красно-серой полевки в подгольцовом поясе на высотах 1100—1300 м над ур. м.
Усл. обозн. см. на рис. 6.

При замерзании и соответствующем расширении вода постоянно перемещает поверхностные глыбы относительно друг друга и тем самым препятствует образованию растительного покрова, приостанавливая сукцессию растительности на стадии первичных сообществ из накипных лишайников.

Таким образом, во многих случаях каменистые россыпи оказываются непригодными ни для укрытия, ни для питания и не заселяются полевками независимо от уровня численности постоянных поселений и погодных условий конкретного года.

В подгольцовом поясе пространственная структура населения красно-серой полевки не претерпевает принципиальных изменений (рис. 10, а, б). Как и в горно-лесном поясе, красно-серая полевка концентрируется по краям каменистых россыпей, что особенно заметно проявляется в год низкой численности (см. рис. 10, в). В благоприятные годы (см. рис. 10, г) красно-серая полевка равномерно и с высокой плотностью заселяет все каменистые местообитания, которые широко представлены в подгольцовом поясе, а молодняк встречается в прилегающих к россыпям участках подгольцовых лугов и редколесий. Все постоянные поселения красно-серой полевки приурочены к россыпям на крутых склонах, тогда как россыпи на пологих склонах и на плоских врешинах используются только для временного заселения.

В горно-лесном поясе даже в самые благоприятные годы красно-серыми полевками заселено не более 16 % всей территории склонов, а в подгольцовом — 72 % от всех площадей этих поясов Иремеля. В периоды минимальной численности вида в горно-лесном поясе красно-серые полевки встречаются лишь на 1 % всей площади этого пояса, а в подгольцовом доля заселенной видом площади не бывает ниже 27 %. Таким образом, именно в подгольцовом поясе существуют наиболее благоприятные условия для образования постоянных поселений красно-серой полевки.

Наиболее суровые условия для мелких млекопитающих, в том числе и для красно-серой полевки, существуют в горно-тундровом поясе. В годы с неблагоприятными погодными усло-



Рис. 11. Пространственная структура населения красно-серой полевки в горно-тундровом поясе на высотах 1300—1580 м над ур. м.

Усл. обозн. см. на рис. 6.

виями поселения красно-серой полевки в горно-тундровом поясе встречаются крайне редко. В этом отношении выделенный нами для исследования узловый участок (рис. 11, а, б) не совсем типичен: в его пределах таких поселений было обнаружено больше, чем на любых других обследованных участках горных тундр аналогичной площади.

Как видно из рис. 11, в, в год низкой численности в горных тундрах вблизи двух групп скалистых останцев были обнаружены два поселения, в одном из которых среднелетний уровень численности превышал 10 %, а в другом был несколько ниже. Кроме того, было обнаружено еще три малочисленных поселения: в пятнистой тундре на вершине горы Большой Иремель и вблизи останцев в травяно-моховой тундре в россыпях на границе с подгольцовым еловым редколесьем.

В 1979 г. локализация зон высокой численности в горно-тундровом поясе практически не изменилась (см. рис. 11, г), но дополнительно возникли поселения в россыпях вокруг прежних скоплений, и образовалось два значительных по совокупной площади поселения в кустарниковой тундре. В дальнейшем наши отловы свидетельствовали о стабильности зон образования как постоянных, так и временных поселений красно-серых полевок во всех высотных поясах. Но наблюдения 1980 г. показали, что размножение красно-серых полевок в горных тундрах может протекать не только в каменистых местообитаниях, но и во временных поселениях в травяно-моховой тундре в нескольких сотнях метров от ближайших россыпей.

Образ жизни красно-серых полевок в типичных тундровых местообитаниях существенно отличается от такового в каменистых россыпях. По поверхности открытых тундровых участков красно-серые полевки практически не передвигаются. Для своих перемещений они используют многочисленные проходы, которые проложены ими или кротами в тонком слое мелкозема, мхов, лишайников и остатков травянистых растений. В конце лета с началом ночных заморозков и снегопадов (до образования обычных здесь сплошных наледей и ледяных пробок в ходах) полевки переселяются в россыпи.

Приуроченность постоянных поселений красно-серой полевки к каменистым россыпям не означает, что россыпи обеспечивают все потребности этого вида. Они представляют собой удобные укрытия для отдыха, устройства гнезда, вынашивания и выкармливания потомства. Но кормовые ресурсы россыпей ограничены. Нашими исследованиями установлено, что обитающие в россыпях красно-серые полевки, как и другие виды лесных полевок, населяющих россыпи, широко используют пищевые ресурсы окружающих россыпи некаменистых местообитаний — лугов, лесов, гарей, горных тундр, подгольцовых криволесий. Так, применение прижизненных красителей и радиоактивных меток показало [195], что большая часть полевок регулярно выходит за пределы россыпей и удаляется от них на 100—200 м, реже на 300—500 м, а иногда на 1500 м. Большая часть таких перемещений совершается по постоянным маршрутам вдоль проложенных в подстилке ходов. Важно отметить, что молодняк расселяется по этим же ходам, а само расселение заключается в том, что после очередного выхода то или иное животное не возвращается на участок прежнего обитания, а устраивает новое гнездо вблизи мест, куда ранее выходило на кормежку.

В зимнее время перемещения живущих в россыпях красно-серых полевок ограничены системой подснежных тоннелей. С первыми проталинами полевки выходят по ним на кормежку. Питающиеся свежей зеленью зверьки каждый раз возвращаются в свои зимние гнезда. Молодняк первой генерации появляется в горах Южного Урала еще под снегом, но при наличии свежей зелени на проталинах.

Постоянные поселения красно-серых полевок формируют сеть временных поселений. При этом экспериментально установлено, что одна резервация в течение лета образует население на площади в 100—150 раз большей, чем она занимает. При этом резервации подгольцового пояса формируют временные поселения в горно-тундровом и горно-лесном поясах. Следовательно, при всех различиях основных популяционных процессов, которые наблюдаются в разных высотных поясах, население вида одного и того же горного массива представляет собой генетическое единство. Обмену особями между группировками на соседних хребтах в настоящее время мешают сплошные вырубki, которых красно-серые полевки, как правило, избегают. Таким образом, в настоящее время на Южном Урале видовой континуум красно-серой полевки распадается на сеть относительно изолированных популяций, приуроченных к отдельным хребтам или массивам.

РАЗМНОЖЕНИЕ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Многочисленные данные по размножению лесных полевок свидетельствуют о значительной изменчивости основных пока-

зателей размножения под влиянием меняющихся сочетаний биотических и абиотических факторов. Высокая лабильность показателей размножения лесных полевок в меняющейся среде обитания имеет важное значение для поддержания оптимальной плотности населения в том или ином конкретном элементе пространственной и временной экологической мозаики.

Одним из наиболее изменчивых показателей размножения можно считать сроки начала и окончания репродуктивного процесса. Как указывали В. Н. Павлинин и С. С. Шварц [79], огромное значение для начала и окончания репродуктивного процесса имеет ход весны: время схода снега и начала вегетации, продолжительность и уровень паводков. Самое раннее размножение красно-серой полевки отмечено на Сихотэ-Алине, где уже в марте под снегом происходит рождение молодняка первого помета [101]. На Сахалине начало размножения этого вида отмечено в апреле [106]. Наши наблюдения на Южном Урале показали, что в верхних высотных поясах размножение красно-серой полевки может начинаться очень рано, практически зимой. Так, в конце благоприятной многоснежной зимы в 1979 г. красно-серые полевки уже в марте размножились (вплоть до перехода молодняка первой генерации к самостоятельному питанию) под снегом, таяние которого произошло только в мае, а в начале мая уже встречались половозрелые прибылые самки. Регулярно нами отмечались задержки или остановки размножения при возвратах холодов в конце мая или в начале июня. Обычные сроки начала размножения в горах Южного Урала приходятся на конец апреля — начало мая, но в разных поясах сроки начала размножения не совпадают.

Раньше всего размножение начинается в подгольцовом поясе; через одну-две недели оно начинается в горно-лесном поясе, а в горно-тундровом может задержаться еще на две недели. Неблагоприятные погодные условия сдвигают начало размножения во всех высотных поясах. Так, в 1978 г. первые признаки начала размножения красно-серых полевок были отмечены в последней декаде мая. Таким образом, в горах Южного Урала в разные годы и в разных высотных поясах сроки начала размножения весьма изменчивы, но в целом вписываются во временной диапазон, установленный для этого вида во всем его ареале.

Не менее изменчивы и сроки окончания размножения. В годы сильных засух размножение может остановиться уже в конце июня, но чаще прекращается в августе, иногда часть популяции размножается вплоть до октября. Таким образом, минимальная продолжительность репродуктивного периода составляет 2,5—3 месяца, а максимальная превышает 6 месяцев. В среднем размножение красно-серой полевки на Южном Урале продолжается 3—4 месяца.

К началу репродуктивного периода красно-серые полевки

Т а б л и ц а 4

Вес и размеры генеративных органов самцов красно-серых полевок в репродуктивный период 1979 г.

Период	n	Семенники		Семенные пузырьки	
		вес, г	длина, мм	вес, г	длина, мм
Июнь	10	0,018—0,082	6—7	0,003—0,015	2—5
	23	0,102—0,334	8—12	0,060—0,334	7—16
Июль	69	0,006—0,086	3—7	0,003—0,010	2—5
	61	0,107—0,334	8—12	0,050—0,370	6—13
Август	7	0,005—0,013	3—6	0,005—0,008	2—4
	17	0,058—0,330	8—14	0,060—0,240	9—13

П р и м е ч а н и е. В числителе — половозрелые самцы, в знаменателе — половозрелые и размножающиеся.

сосредоточены в немногочисленных резервациях, где большая часть перезимовавших особей приступает к размножению. Среди отлавливаемых в начале лета перезимовавших особей мы не встречали таких, которые не участвовали бы в размножении, но имевшие место поимки перезимовавших самок с первой беременностью в августе не позволяют нам говорить об участии всех их в размножении с самого начала лета.

В июне, реже в мае, в размножение вступают и прибылые особи из первой генерации. Среди самцов размножающиеся сеголетки составляют в июне 62 %, вес их семенников колеблется от 102 до 334 мг (табл. 4).

Из-за быстрого полового созревания прибылых особей к концу июня 75 % всего населения красно-серых полевок представлено половозрелыми животными (рис. 12). В июле и в последующие месяцы доля половозрелых особей в отловах убывает.

Среди всех отловленных в июле самцов размножившиеся составляли 37 %, тогда как в июне их доля была 63 %. В августе размножилось 55 % всех отловленных самцов, а в сентябре — только 15 %. Прибылые самцы, отлавливаемые в конце лета и осенью, по размерам и весу тела не отличались от животных, размножившихся в год своего рождения. Но при этом вес их семенников не превышал 15 мг.

В годы с благоприятными погодными условиями большая часть перезимовавших самок принимает участие в размножении уже в мае (рис. 13). Но отдельные перезимовавшие особи с первой беременностью встречаются в июльских и августовских отловах. Большинство перезимовавших самок красно-серой полевки приносят в условиях гор Южного Урала по два помета за сезон размножения, остальная часть — по одному — трем. В кон-

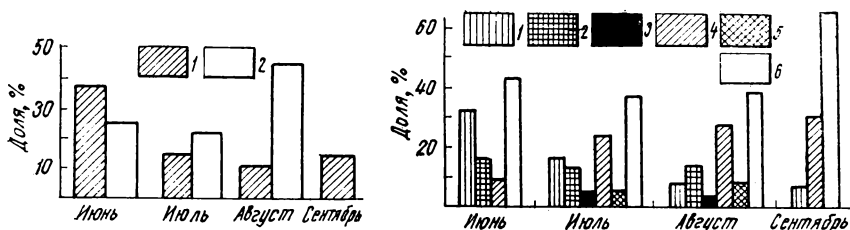


Рис. 12. Доля размножающихся самцов разного возраста от общего числа отловленных самцов красно-серой полевки в репродуктивный период 1979 г.
1 — перезимовавшие самцы, 2 — размножающиеся прибылые.

Рис. 13. Доля самок с разным характером участия в размножении от общего числа отловленных самок красно-серой полевки в репродуктивный период 1979 г.

1 — перезимовавшие с первой беременностью или одним пометом, 2 — перезимовавшие с повторной беременностью или двумя пометами, 3 — перезимовавшие с третьей беременностью или тремя пометами, 4 — прибылые с первой беременностью или одним пометом, 5 — прибылые с повторной беременностью или двумя пометами, 6 — неполовозрелые и холостые самки.

це мая самки с повторной беременностью составляют среди всех размножающихся 15 %. Кормящие прибылые самки встречаются в отловах с середины июня, но их доля в отловах составляет всего 5 %. Повторная беременность у таких самок отмечается в конце июня или начале июля. Но большинство отлавливаемых в июле половозрелых самок-сеголеток либо впервые беременны, либо имеют один ряд плацентарных пятен, составляя в июльских отловах 25 % всех добытых самок. В июле 5 % перезимовавших самок имеют третью беременность.

Литературные данные о плодовитости лесных полевок на Урале [72] свидетельствуют об увеличении размеров выводков при одновременном снижении их количества в направлении с юга на север. В то же время нет однозначных данных о тенденциях изменения этих показателей по мере продвижения в горы. Наши данные о размерах выводков у красно-серой полевки в горно-лесном и подгольцовом поясах Ирмельского массива приведены в табл. 5.

Средняя величина выводков у красно-серой полевки мало варьирует в смежных высотных поясах и в среднем соответствует плодовитости красно-серых полевок на Полярном Урале [27]. Максимальная средняя плодовитость отмечена в 1979 г. у самок из подгольцового пояса (шесть — семь эмбрионов на самку). Максимальное же число эмбрионов (по 12) отмечено у двух самок из горно-тундрового пояса. Из перезимовавших самок 90 % приносят только по два выводка. Столько же выводков бывает и у большей части прибылых самок из числа размножающихся в год своего рождения. В годы с неблагоприятными погодными условиями прибылые самки приносят не более одного выводка.

Т а б л и ц а 5

Средняя величина выводков у красно-серых полевков

Пояс	Перезимовавшие		Сеголетки	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Горно-лесной	$6,0 \pm 0,3$	18	$5,0 \pm 0,3$	10
	$6,2 \pm 0,5$	6	$6,0 \pm 0,4$	5
Подгольцовый	$6,5 \pm 0,3$	16	$6,7 \pm 0,9$	3
	$6,7 \pm 0,6$	29	$5,0 \pm 0,3$	24

П р и м е ч а н и е. В числителе — данные 1978 г., в знаменателе — 1979 г.

Малое число выводков на одну самку за сезон размножения — важная особенность репродуктивного процесса у красно-серых полевков в горах Южного Урала. Основная причина сокращения числа пометов — регулярно регистрируемое прерывание нормального хода беременности у большинства самок в периоды резких похолоданий, сопровождающихся обильными осадками в виде дождя или снега. Размножение полевков контролируется в основном экзогенными факторами, что характерно для всех популяций, занимающих периферию (географическую или экологическую) ареала вида. Красно-серая полевка на Южном Урале оказывается на южной границе распространения вида и одновременно в условиях суровых в погодно-климатическом отношении высотных поясов.

Наибольшей спецификой отличается размножение красно-серых полевков в горных тундрах на высотах свыше 1400 м над ур. м. В годы с неблагоприятными погодными условиями полевки здесь вообще не размножаются, а в благоприятные — размножаются исключительно в каменистых местообитаниях перезимовавшие особи и только незначительная часть прибылых.

За семь лет наблюдений только однажды было отмечено размножение красно-серых полевков в некаменистых местообитаниях горно-тундрового пояса, при этом прибылые самки принесли в течение лета по два выводка.

Установленные особенности размножения красно-серой полевки в горах Южного Урала обуславливают существенные годовые и сезонные различия динамики численности населения вида в верхних высотных поясах.

ЧИСЛЕННОСТЬ И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ

Адекватная оценка численности и тенденций ее изменения — насущная проблема популяционной экологии животных. Численностные оценки для населения красно-серой полевки на до-

статочно больших площадях, репрезентативных для региона в целом, могут быть получены только при отловах давилками, которые в условиях мозаичных местообитаний должны выставляться вдоль длинных трансект. В качестве показателя численности выступает число добытых животных, рассчитанное на 100 ловушко-суток (л.с.). Данные по отловам используются и при анализе демографической структуры. Но исследования на многих видах грызунов показали, что между плотностью реальных внутриволюционных группировок и относительными показателями их обилия не существует прямой зависимости. Вероятность неверной экстраполяции получаемых результатов увеличивается с ростом реальной плотности популяции [55, 100]. Адекватное отражение демографической структуры популяции усложняется избирательностью вылова различных половозрастных групп. Возникающие при учетах многочисленные методические трудности и способы их преодоления рассмотрены О. А. Лукьяновым и О. Ф. Садыковым [59—61].

Остановимся лишь на некоторых узловых проблемах изучения динамики численности и демографической структуры красно-серой полевки на Южном Урале. Благодаря установленным закономерностям убывания величины отловов лесных полевок с течением времени экспозиции ловушко-линий показано, что за четверо суток каждая линия отлавливает до 80 % всех животных, обитающих в зоне действия данной линии. Теоретически ожидаемые и эмпирически установленные значения количества отлавливаемых нашими линиями полевок не отличаются, что позволяет рассчитывать истинные значения численности и устанавливать реальные соотношения разных демографических групп в популяции (по регрессиям их отловов). Сложнее решить проблему адекватной протяженности учетных трансект при оптимальном количестве ловчих усилий.

Нередко при учетах полевок используют линии из 25—50 ловушек, выставляемых с интервалом 5—10 м. Общая длина учетных трансект обычно не превышает 250 м, а на практике приходится использовать трансекты длиной 125 м. Недостатки коротких трансект можно компенсировать, если одновременно использовать их несколько в каждом анализируемом биотопе, но при этом увеличиваются время на поиски начала каждой трансекты и риск получения искаженных результатов из-за произвольно избирательной установки ловушек. Поскольку размещение красно-серой полевки в горах Южного Урала крайне неравномерно, то при случайной постановке коротких трансект можно вообще не обнаружить этот вид, а при избирательной установке — показать сверхвысокую плотность населения данного вида. О вероятности искаженных оценок позволяют судить результаты работы нескольких трансект длиной по 250 м, одновременно выставлявшихся в однородных (на наш взгляд) биотопах.

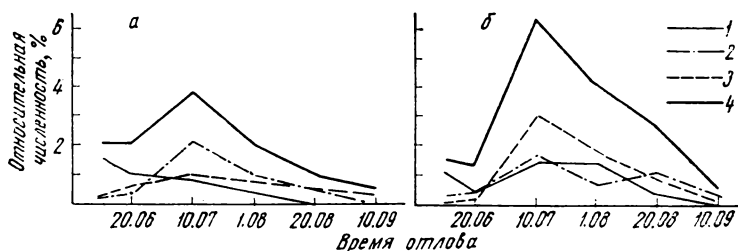


Рис. 14. Динамика относительной численности красно-серой полевки в горно-лесном (а) и подгольцовом (б) поясах в 1979 г. на Южном Урале
 1 — перезимовавшие, 2 — половозрелые сеголетки, 3 — неполовозрелые сеголетки, 4 — вид в целом.

В год высокой численности (1979) в горно-лесном поясе на 54 из 76 учетных линий длиной по 250 м красно-серая полевка отсутствовала, на шести отмечена численность 1 %, на шести — 2 %, на четырех — 3 %. Значения относительной численности от 4 до 14 % были зафиксированы на шести линиях. Численность выше 10 % отмечена на трех линиях.

В подгольцовом поясе ситуация была несколько иной. Из 84 выставленных там линий красно-серые полевки отсутствовали только на 15, 22 линии показали численность 1—2 %, 10 — 3 %, восемь — 4 %, пять — 5 %. Относительная численность в пределах от 6 до 22 % зафиксирована на 14 линиях. Только на семи линиях значения относительной численности вида были выше 10 %.

При избирательной установке ловушек максимальная относительная численность вида в горно-лесном поясе составляет 20—25 %, а в подгольцовом поясе 27—30 %.

Неравномерность пространственного распределения ограничивает возможности использования традиционных методов для учетов численности красно-серой полевки в горах. Достаточно адекватная информация может быть получена при больших ловчих усилиях, либо при дифференцированных по элементам пространственной структуры отловах, осуществление которых возможно только после предварительного детального картирования постоянных и временных поселений вида на исследуемой территории.

Наиболее общие закономерности сезонной динамики численности красно-серой полевки показаны на рис. 14. Данные по горно-лесному и подгольцовому поясам мы приводим отдельно, в связи с тем, что в них наблюдается определенное своеобразие динамики численности. Динамика относительной численности зверьков свидетельствует о том, что условия подгольцового пояса наиболее благоприятны для этого вида, что проявляется в меньшей смертности перезимовавших особей в этом поясе в летний период по сравнению с горно-лесным поясом.

В обоих поясах пик численности красно-серой полевки приходится на июль, тогда как у красной и рыжей полевок он достигается здесь только в августе. Снижение численности животных уже во второй половине лета свидетельствует о низком значении реализации репродуктивного потенциала вида в верхних поясах гор.

Эти данные полностью согласуются с выводами В. Н. Большакова [25] относительно стратегии поддержания численности красно-серой полевки на Южном Урале. Основная причина незначительного ежегодного прироста численности — ограниченность пригодных для постоянного заселения местообитаний, концентрация животных на участках ограниченной площади при одновременном формировании в них населения с высокой экологической плотностью, в десятки раз превышающей среднюю для гор Южного Урала. Поскольку в разные годы доля заселенной красно-серой полевкой территории склонов гор существенно меняется (от 1—2 до 30—50 %), соответственно колеблются и среднелетние значения относительной численности данного вида (от 0,1 до 3—6 %), но при этом экологическая плотность в резервациях постоянно поддерживается на высоком уровне и претерпевает лишь сезонные колебания от 10—15 % весной до 30—40 % в середине лета.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Наши данные по изменчивости морфологических показателей перезимовавших красно-серых полевок приведены в табл. 6. Хотя известно, что сезонная и годовая изменчивость у перезимовавших полевок выражена слабо [12, 86], мы приводим данные за годы высокой и низкой численности отдельно. Согласно табл. 6, в год высокой численности (1979) произошло существенное увеличение размеров тела перезимовавших особей. Это может быть объяснено ранее установленной закономерностью увеличения размеров животных на фазе подъема их численности [136]. Хотя возможны и другие объяснения. Данные по самцам и самкам нами также приведены отдельно, поскольку животные в условиях Южного Урала отличаются по большинству признаков экстерьера [93].

Независимо от фазы динамики численности размерные показатели самцов и самок достоверно различаются (см. табл. 6), что делает их отдельное рассмотрение вполне оправданным. В 1979 г., по сравнению с 1978 г., произошло увеличение длины тела, особенно заметно выросли самки, одновременно уменьшились абсолютные и относительные размеры хвоста. Размеры красно-серых полевок на Южном Урале в год высокой числен-

Т а б л и ц а 6

**Морфологические показатели перезимовавших красно-серых полевков
Иремельского горного массива**

Показатель	Самцы				Самки			
	1978 г. (n=31)		1979 г. (n=47)		1978 г. (n=29)		1979 г. (n=72)	
	М	σ	М	σ	М	σ	М	σ
Вес тела, г	43,0	5,0	47,8	4,3	43,6	11	49,7	10,2
Длина тела, мм	125,6	5,6	128,5	5,1	121,1	4,8	127,0	6,5
хвоста	39,0	3,3	35,5	4,4	42,3	3,8	39,3	4,2
ступни	19,5	0,6	19,1	0,9	19,1	0,5	19,0	0,8
Высота уха	17,0	1,1	16,5	1,5	16,7	1,0	16,4	1,3
Кондилобазальная длина черепа, мм .	28,0	0,5	28,4	0,9	27,6	0,5	28,0	0,8
Скуловая ширина, мм	15,8	0,4	16,0	0,5	15,4	0,3	15,5	0,5
Высота черепа, мм .	9,9	0,3	9,9	0,3	9,4	0,5	9,5	0,6
Длина, мм								
лицевой части черепа	16,2	0,5	16,8	0,6	16,0	0,4	16,5	0,6
зубного ряда . .	6,51	0,21	6,66	0,3	6,50	0,26	6,61	0,26
межглазничного промежутка . .	3,84	0,17	4,0	0,15	3,7	0,13	4,02	0,15
Индекс, %								
хвоста	31,4	2,7	27,6	4,4	35,1	3,0	32,7	2,8
ступни	15,2	0,9	14,9	1,0	15,9	0,8	18,6	0,9
уха	13,6	1,0	12,8	1,0	13,4	1,1	14,7	0,8
черепа	22,3	0,9	22,1	0,9	22,8	0,8	22,0	1,8

ности крупнее, чем где-либо на Урале. По показателям абсолютной и относительной длины хвоста, по длине ступни и черепа красно-серые полевки в верхних высотных поясах представляют уникальную внутривидовую группировку. Они разительно отличаются от себе подобных с высот 600—800 м над ур. м., обитающих также в каменистых россыпях и имеющих значительно меньшие размеры. Можно заключить, что у красно-серой полевки на Южном Урале наблюдается вызванная высотной поясностью специфическая дифференциация по морфологическим показателям, отражающим специфику их адаптаций к условиям верхних высотных поясов. Преадаптированные к длительному пребыванию при низких температурах полевки из северных и высокогорных районов проходят ранние этапы постнатального развития при относительно высоких температурах середины лета. По этой причине увеличение относительной длины хвоста у них вполне закономерно [130], и можно утверждать, что получены новые доказательства прямого влияния погодных условий конкретного года на морфологию зимующих генераций.

Интересное толкование наши данные по морфологической изменчивости красно-серых полевок на Южном Урале могут получить в свете относительно недавно полученных доказательств существенного влияния на морфотип фактора «сезонности» или временной нестабильности среды [135]. Эти данные однозначно свидетельствуют о том, что именно сезонность — важнейший фактор естественного отбора особей с более крупными размерами тела. При коротком периоде обилия доступных кормов отбор всегда «работает» в пользу особей с высокой скоростью роста. Одновременно отмечено, что температурно-влажностные градиенты оказывают большее влияние на увеличение размеров тела, нежели стабильные низкие температуры. Вполне вероятно, что именно поэтому в верхних высотных поясах гор, где сезонные и суточные градиенты климатических и погодных параметров весьма значительны, а безморозный и бесснежный период короток, наблюдается значительное увеличение размеров у красно-серой полевки, как и у других обитающих здесь видов лесных полевок.

Отдавая предпочтение данному объяснению, мы считаем, что может оказаться справедливым и несколько иное объяснение установленного феномена. Как известно, в природных и экспериментальных условиях наблюдаются существенные различия по скорости роста у молодых полевок из разных сезонных генераций [50, 82], и при этом наибольшая скорость роста отмечается у животных из весенних и раннелетних пометов. Следует отметить, что эти особи рождаются от перезимовавших животных, тогда как медленно растущий молодняк поздних пометов состоит из животных, рождающихся от прибылых самок. Это наблюдается на равнинах и в низкогорье, где в течение лета бывает много пометов и активно размножаются сеголетки. В верхних высотных поясах гор часто зимуют полевки из первых и вторых пометов перезимовавших самок. Данное явление наблюдалось в 1978 г., а в 1979 г. эти животные сформировали выборку, отличающуюся очень крупными размерами тела.

Таким образом, в верхних высотных поясах медленно растущий молодняк просто не успевает появиться, что не противоречит первому объяснению, но несколько конкретизирует механизм преобразования морфотипа популяций на периферии ареала вида. Возможно и третье объяснение. В годы высокой численности репрезентативные выборки из популяций могут быть получены за короткое время, но при этом, в силу избирательности, в отловах оказывается повышенная доля самых крупных, доминантных особей, а доля более мелких бывает занижена. Средние размеры особей в таких выборках оказываются крупнее, чем в выборках, формировавшихся в ходе отловов при низкой популяционной плотности, когда они идут более продолжительное время и вылавливаются не только крупные, но и мелкие особи. Строго мозаичная пространственная структура населения красно-серой

Т а б л и ц а 7

Морфофизиологические показатели перезимовавших самцов красно-серой полевки Ирмельского горного массива, ‰

Индекс	1978 г. (n=31)		1979 г. (n=47)	
	М	σ	М	σ
Сердце	4,56	0,62	4,97	0,92
Почка	7,32	0,78	6,91	0,96
Печень	60,4	9,9	66,7	13,5

полевки в горах Южного Урала и скопления животных на небольших площадках еще более усугубляют влияние указанной избирательности, поскольку фактически отловы всегда идут в условиях высокой локальной плотности, что неизбежно увеличивает долю более крупных животных в отловах по сравнению с отловами в популяциях с диффузной пространственной структурой.

Полученные нами данные по индексам сердца, почки и печени перезимовавших самцов красно-серой полевки в верхних поясах гор приведены в табл. 7. Сравнение полученных данных с литературными [25, 96] позволяет заключить, что интерьерные показатели красно-серых полевков на высотах более 900 м над ур. м. на Южном Урале во многом сходны с показателями красно-серых полевков других районов Урала, что вполне объяснимо известной стенотопностью этого вида. Отметим, что в неблагоприятных условиях 1978 г. индекс сердца оказался минимальным по сравнению с литературными данными для любых других точек Урала. В 1979 г. значение индекса сердца у полевков с Южного Урала оказалось таким же, как на Полярном Урале [95]. Индекс почки хоть и менялся с годами, но был в пределах ранее установленной для Южного Урала нормы. В 1978 г. этот показатель на Южном Урале был таким же, как и на Полярном (7,3 %).

Таким образом, на Ирмеле в разные годы у красно-серых полевков проявляются признаки, присущие как южным, так и крайне северным популяциям вида.

Изменчивость данных показателей отражает нестабильность среды верхних поясов гор и связанные с этой нестабильностью изменения двигательной активности животных и уровня их обмена. Поскольку в 1978 г. красно-серые полевки были практически круглогодично заперты в пределах локальных поселений, а в 1979 г., напротив, активно расселялись и много перемещались за пределами россыпей, то повышение индекса сердца вполне закономерно. Более высокое значение индекса почки в 1978 г. могло быть связано с длительным влиянием низких температур и повышенной влажности.

Сложность и неоднозначность реакций печени на изменения условий существования [130] позволяют только предположительно объяснить факт повышения индекса печени у красносерых полевок в 1979 г. Наиболее вероятно, что в данном случае сказались более благоприятные погодные условия зимы, весны и начала лета, когда связанные с ненастьем периоды вынужденного голодания полевок были редки, и интенсивные траты депонированных в печени запасных веществ наблюдались реже, чем в экстремальных погодных условиях 1978 г.

ЛЕСНОЙ ЛЕММИНГ ЮЖНОГО УРАЛА

Лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lill.) относится к числу наименее изученных видов фауны СССР. Этот вид в зоологические коллекции на Урале попадал редко. Несмотря на достигнутый в последнее десятилетие прогресс, экология лесных леммингов изучена на Урале далеко не полно. В первой части настоящего раздела рассмотрены литературные и оригинальные данные по географическому, биотопическому, высотно-поясному распространению этого вида в горах Урала. Во второй части представлены результаты анализа динамики относительной численности, пространственной и демографической структуры горной популяции лесного лемминга, изученной нами в ходе стационарных работ на горе Ирмель в 1978—1984 гг.

Полученные нами данные по морфологическим и морфофизиологическим показателям (табл. 8) свидетельствуют о том, что лемминги южно-уральской популяции не отличаются от приводимого в определителях морфотипа вида.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ, ВЫСОТНОЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА

В настоящее время установлено, что лесной лемминг распространен от центральной части Южного Урала до южных частей Полярного. На прилегающих к Уральским горам равнинах вид обнаружен в тундровой зоне [28]. В Коми АССР лесной лемминг был отмечен В. В. Турьевой [113] близ г. Сыктывкара и пос. Ухта, В. П. Тепловым и Е. Н. Тепловой [107] в Печеро-Илычском заповеднике (коллекция Зоологического музея МГУ). В таежном Зауралье этот вид отмечен на территории Кондососьвинского заповедника, в долинах нижнего и среднего течения Оби. Большое количество черепов лесного лемминга обнаружено В. Л. Залекером и Н. Б. Полузадовым в желудках соболей в Ивдельском районе Свердловской области [56]. До последнего времени находки вида в горных частях Уральского региона были очень редки. В. Н. Большаковым кости лесного лемминга были найдены в Петропавловской пещере в окрест-