АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

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)

СВЕРДЛОВСК 1986

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

© УНЦ АН СССР, 1986

Сложность и неоднозначность реакций печени на изменения условий существования [130] позволяют только предположительно объяснить факт повышения индекса печени у красно-серых 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 Иремель 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 Кондо-Сосьвинского 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-

Таблица 8

Морфологические и морфофизиологические показатели перезимовавших лесных леммингов на Южном Урале

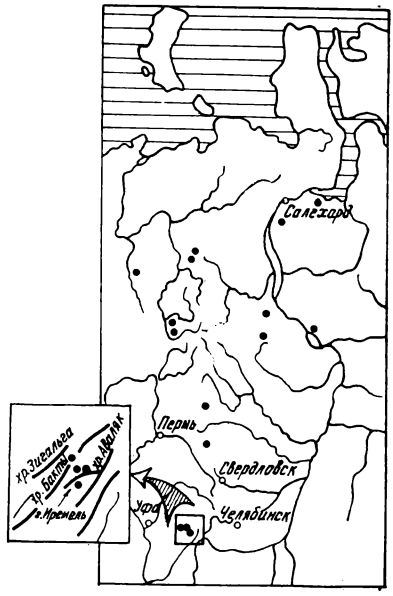
Показатель	Самцы (n=12)		Самки (n=23)	
	M	σ	M	σ
Длина, мм				
тела	109,3	4,05	105,7	6,23
хвоста	14,9	3,55	14,0	2,12
ступни	16,7	0,98	16,0	0,92
Высота уха, мм	12,9	1,45	12,3	1,67
Кондилобазальная длина черепа, мм	25,9	0,49	25,9	1,67
Скуловая ширина, мм	16,4	0,16	16,8	0,15
Высота черепа, мм	9,7	0,11	10,0	0,07
Длина лицевой части черепа, мм	16,7	0,38	16,8	0,55
Длина зубного ряда, мм	7,14	0,04	7,28	0,06
Ширина межглазничного промежутка, мм	3,44	0,07	3,37	0,04
Вес тела, г	31,03	5,02	—	—
Индекс, $^0/_{00}$				
сердца	6,91	0,39	—	—
почки	6,46	0,29	—	—
печени	75,9	9,33	—	—

ностях г. Североуральска. Единичные экземпляры были добыты в горах Среднего Урала, в Исовском и Карпинском районах Свердловской области [22]. В 1976—1978 гг. К. И. Бердюгиным было отловлено 12 лесных леммингов в районе горы Косьвинский Камень. В 1981 г. нами совместно с И. Л. Куликовой там же было добыто еще 16 леммингов. В. В. Турьевой лемминги были добыты в горах Приполярного Урала [114]. Обзор данных по находкам вида на Урале в период до 1978 г. приведен в работе В. Н. Большакова с соавторами [28].

В 1978 г. популяция лесного лемминга была обнаружена О. Ф. Садыковым на Южном Урале, на границе Челябинской области и Башкирской АССР. В дальнейшем было установлено, что эта популяция занимает площадь около 60 км^2 в интервале высот от 800 до 1580 м над ур. м. и расположена в пятистах километрах от ранее известной границы распространения этого вида на Урале. Известные в настоящее время места находок лесного лемминга на Урале отмечены на карте-схеме, приведенной на рис. 15.

По данным В. В. Турьевой [114], на Приполярном Урале лесной лемминг заселяет горные леса до границы с горной тундрой, что соответствует интервалу высот от 400 до 600 м над ур. м. На Северном Урале К. И. Бердюгиным [28] данный вид обна-

Рис. 15. Места находок лесного лемминга на Урале.



ружен в подгольцовом редколесье на высоте 1000 м. На Среднем Урале М. Я. Марвиным [68] лемминг отмечен на горе Качканар на высоте 800 м. По нашим данным, на Южном Урале лесной лемминг в основном заселяет нагорную темнохвойную тайгу на высотах 900—1100 м. Несколько его поселений обнаружено в подгольцовом поясе на высотах 1200—1300 м и на границе подгольцового и горно-тундрового поясов на высоте 1350 м. В летнее время отмечено появление неполовозрелого молодняка в горно-тундровом поясе на высотах 1400—1580 м над ур. м. Таким образом, только на Южном Урале лесной лемминг осваивает территории горных склонов на высотах свыше 1000 м.

Из заселенных леммингом биотопов в горах Северного Урала больше всего животных (18 экз.) добыто в пихтово-еловом лесу с примесью кедра в местах с развитой сетью ручьевых пойм. На каменистых склонах в смешанном лесу нами и К. И. Бердюгиным добыто три лемминга, в подгольцовом редколесье — два, в мелкотравном березняке — три. Следует отметить, что разные биотопы на Северном Урале облавливались с разной интенсивностью: большая часть леммингов была добыта четырьмя ловчими канавками с конусами, вырытыми в пихтово-еловом лесу. В других биотопах ловчих канав на Северном Урале не было, для вылова мелких млекопитающих там использовались давилки, и отловы леммингов носили случайный характер. Специфика леммингов в отношении вероятности поимок в ловушки разных типов была учтена нами при организации исследований по этому виду на Южном Урале, где для отловов леммингов во всех поясах и биотопах использовались канавки с конусами.

Населенный леммингами район Южного Урала представляет собой сложную мозаику различных биотопов: каменистых россыпей, горной тайги, болот и вырубок (рис. 16). Он включает три смежных высотных пояса: горно-лесной, представленный подпоясом верхней тайги, подгольцовый и горно-тундровый. На стационаре «Иремель» большая часть леммингов добыта в заболоченной пихтово-еловой тайге (188 экз.), в подгольцо-

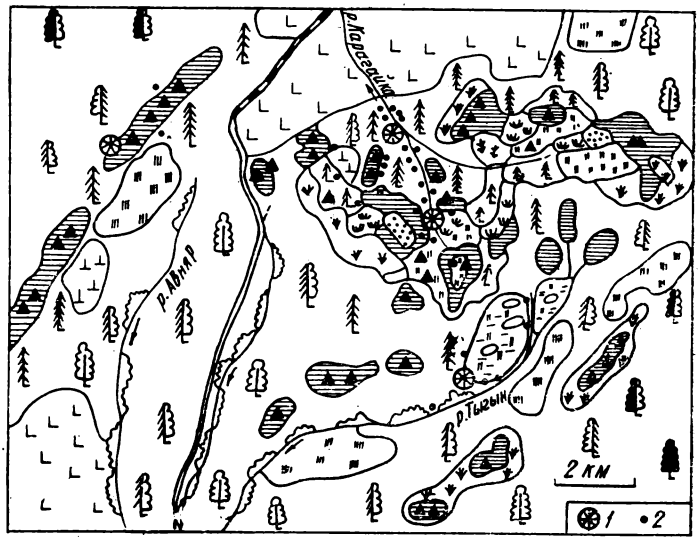


Рис. 16. Карта-схема стационара «Иремель» на Южном Урале. Отмечены поселения (*1*) и места наиболее частых встреч лесного лемминга (*2*).
Усл. обозн. см. на рис. 6.

вых редколесьях добыто 26 экз., в горных тундрах — 25, в каменистых россыпях всех поясов — 13, на окраинах сфагновых болот в еловых и березовых криволесьях — девять, на вырубках — только два. Наши данные по биотопическому распределению лесных леммингов на Урале в целом согласуется с литературными данными по другим частям ареала вида [34, 35, 62, 143].

Решающее значение для существования вида имеет наличие развитого покрова мхов групп Hylocomium, Ptilium, Pleurozium и Dicranum, что хорошо согласуется с данными по вольерному содержанию лесных леммингов [142].

Опыт работ на Северном Урале показал, что наиболее подходящие орудия отлова *M. schisticolor* — ловчие канавки. Поэтому на стационаре «Иремель» для отлова леммингов было отрыто 30 канавок длиной по 50 м с пятью конусами каждая. В каменистых россыпях и на болотах использовали ловчие конуса без канав. Всего отработано более 30 тыс. конусо-суток и отловлено 238 лесных леммингов (на этой же территории давилками было отработано свыше 80 тыс. ловушко-суток, но отловлено всего восемь леммингов). Еще 17 экз. было добыто живоловками, установленными непосредственно в ходах леммингов. Доля лесного лемминга в отловах мелких млекопитающих составляет 1—2 %. Относительная численность вида в среднем за лето варьировала в годы наших наблюдений от 0,75 до 1,17 %.

Таблица 9

Половозрастная структура Иремельской популяции лесного лемминга, колич. экз.

Группа	Годы						
	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
Перезимовавшие самцы	2	2	3	0	1	5	0
Перезимовавшие самки	1	0	8	2	3	12	1
Прибылые самцы . . .	4	9	20	2	7	34	0
Прибылые самки . . .	7	27	54	3	14	40	2
Общая доля самок, %	57	71	73	71	68	57	—

Учитывая малую изученность экологии лесного лемминга во всем его ареале, мы использовали благоприятные для работы условия стационара «Иремель» для более детального и всестороннего исследования особенностей популяционной динамики этого вида.

ДИНАМИКА ЮЖНОУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА

Данные по относительной численности лесных леммингов на Южном Урале, полученные по отловам канавками с конусами в годы наших наблюдений, приведены на рис. 17. Они, с одной стороны, свидетельствуют о сравнительно низком уровне численности этого вида, а с другой — отражают факт отсутствия существенных колебаний среднелетней численности вида в горах Южного Урала на протяжении всего периода наблюдений на стационаре «Иремель» ($X_5^2=2{,}46$; $p>0{,}70$). Одновременно было установлено, что численность других видов мелких млекопитающих варьировала в тот же период в широких пределах. Так, численность фонового вида — красной полевки — в тех же биотопах варьировала от 7,9 до 64,9 % в среднем за

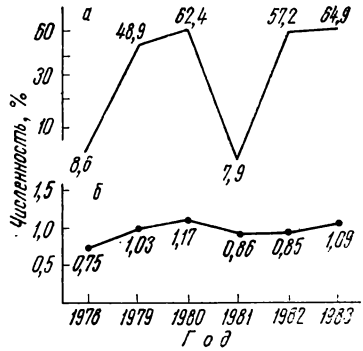


Рис. 17. Динамика среднелетней относительной численности лесного лемминга (*а*) и красной полевки (*б*) в 1978—1983 гг. на Южном Урале.

лето; глубокие депрессии численности наблюдались у этого и других видов трижды за периоды наблюдений — в 1978, 1981 и 1984 гг. По значению относительной численности годы депрессии отличаются от остальных годов при $p<0{,}0001$ ($X_1^2 = 858$). Таким образом, колебания относительных показателей численности красной полевки не могут рассматриваться как ошибки эксперимента. Далее мы подробнее остановимся на обсуждении причин стабильности популяции лесного лемминга.

Морфологическая характеристика животных приведена в таблице 9.

ПОЛОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

По данным наших отловов, за годы наблюдений доля самок лесного лемминга в отловах колебалась от 53 до 73 % (табл. 9). Среди половозрелых животных их доля составила 76 %, а среди половозрелых сеголетков 85 %, что, вероятно, связано с более медленным половым созреванием самцов. Среди неполовозрелых животных доля самок — 54 %. Генетические причины устойчивого сдвига соотношения полов у лесного лемминга в пользу самок подробно рассмотрены В. Н. Большаковым и Б. С. Кубанцевым [31]. Существование необычной системы определения пола (mf-системы [139, 140]) в Иремельской популяции доказано кариологическим анализом [40]. Далее мы рассмотрим некоторые экологические следствия сдвига в соотношении полов, связанные с тем, что повышенный за счет избытка самок репродуктивный потенциал вида в условиях гор реализуется лишь в той мере, которая обеспечивает воспроизводство популяции со стабильной низкой средней плотностью населения.

Размножение лесного лемминга на Южном Урале характеризуется следующими основными параметрами. Средняя величина пометов у перезимовавших самок составляет 6,0±0,9 детенышей на самку ($n=24$), что существенно выше, чем по литературным данным [62, 88, 143]. У прибылых самок первой генерации, которые, как правило, все принимают участие в размножении, бывает 3,8±0,8 детеныша на самку ($n=20$), что согласуется с цитируемыми выше литературными данными. Перезимовавшие особи приступают к размножению в конце апреля, за две — три недели до схода снегового покрова, второй помет появляется у них в начале третьей декады июня. Прибылые самки второй помет приносят в первой декаде июля. Бо́льшая часть леммингов прекращает размножение к началу августа, т. е. в то время, когда другие мышевидные грызуны продолжают интенсивно размножаться. Наши данные по продолжительности размножения самок разного возраста также согласуются с литературными [63, 88]. Повышенная плодови-

тость перезимовавших особей в горах может быть обусловлена общей для мелких млекопитающих тенденций некоторого увеличения размеров выводков у неспециализированных видов в горах при одновременном сокращении числа пометов [25]. В целом лесных леммингов отличает значительно более низкая интенсивность размножения, чем у обитающих совместно с ними лесных полевок. На наш взгляд, в данном случае мы имеем дело с действием эффективного механизма эндогенной регуляции численности. Вероятнее всего, его действие основано на более раннем, чем у видов с нормальным соотношением полов, достижении критического уровня экологической плотности населения (размножение у лесного лемминга прекращается на месяц раньше, чем у полевок). Низкий критический уровень экологической плотности у лесного лемминга может быть объяснен подрывом кормовой базы данного вида, которая, по литературным данным [142] и нашим собственным наблюдениям, представлена мхами групп Hylocomium, Ptilium, Pleurozium, Dicranum и характеризуется низкой скоростью восстановления. Поэтому представляет интерес более подробное рассмотрение особенностей использования лесными леммингами кормовых и пространственных ресурсов среды. Попытаемся объяснить на этой основе стабильность популяции *M. schisticolor* на горе Иремель.

Выше отмечалось, что у близкой по размерам и сходству в биотопическом распределении красной полевки были хорошо выражены характерные для мышевидных грызунов колебания численности по годам. Поэтому дальнейшее рассмотрение мы проведем в сравнительном аспекте для этих двух видов.

Для анализа использования кормовых и пространственных ресурсов в пределах характерных местообитаний лесного лемминга и красной полевки Р. Ш. Кашаповым были проведены качественные и количественные описания наземной растительности с учетом проективного покрытия каждого вида в балльной шкале [71]. Видовой состав мхов, используемых леммингами в пищу, был определен З. М. Назировой. Степень потравы леммингами мохового покрова мы учитывали по доле поврежденных участков от общего проективного покрытия мхов.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПИЩЕВЫХ И ПРОСТРАНСТВЕННЫХ РЕСУРСОВ

С осени до начала следующего лета, т. е. с сентября до июня, животные обоих видов концентрируются на сухих участках каменистых россыпей, естественные условия которых обеспечивают защиту от уничтожающего действия наледей, морозов и весенних паводков. Эти факторы весной и осенью приводят к гибели животных, занимающих остальные части склонов. Общая площадь благоприятных участков составляет 5 % от

площади горно-таежного и 10% от площади подгольцового поясов и используется грызунами в течение 7—8 месяцев в году.

Летом и полевки, и лемминги используют до 80% поверхности горных склонов, но характер использования отличается от зимнего. Данные радионуклидного мечения показывают, что красная полевка формирует сеть временных поселений на расстоянии дневного пробега от зимних поселений (1000—1500 м). Летние поселения используются для кормления, а в зимних полевки устраивают гнезда и приносят потомство. Отловы внутри и вне поселений лесного лемминга показывают, что этот вид менее подвижен, чем красная полевка. Летом лесные лемминги формируют небольшие группировки, каждая из которых использует не более 1 га одновременно. Приведенные ниже расчеты показывают, что такой участок может прокормить группировку в течение всего лета. Это соответствует полевым наблюдениям, согласно которым группировки леммингов меняют участок обитания два-три раза в течение лета, двигаясь как одно целое (лишь неполовозрелый молодняк имеет тенденцию к расселению вокруг занимаемого участка). Компактность поселений лесного лемминга обусловлена, по нашему мнению, тем, что в течение периода размножения половозрелые самки концентрируются вокруг самцов, численность которых примерно в три раза ниже.

В течение периода размножения лемминги двигаются вдоль долин горных рек, в основном вниз по склону. Это проявляется в том, что на высотах 1300—1400 м над ур. м. группировки леммингов появляются во второй половине мая, на высотах 1000—1100 м — в середине июля, а на высоте 800 м — в середине августа. Пути миграции повторяются из года в год, но, как отмечено выше, места поселений меняются. Размножающиеся группы полевок селились каждый год в одних и тех же местах и не меняли своего положения в течение лета.

Лемминги в отличие от полевок заселенные в данном году участки, как правило, в течение следующих лет не используют. Это может быть связано с возможным подрывом при ежегодном использовании ресурсов доступных кормов, т. е. снижением за год использования запасов доступных зеленых частей мхов ниже порогового уровня. Для проверки данного предположения мы оценили биомассу мхов на используемых и оставленных леммингами участках, г/м^2:

Участок	Зеленая масса мхов в воздушно-сухом состоянии
Заболоченный ельник . .	167,0±20,0
Тайга	
с леммингом	142,6±25,0
через год после лемминга	76,4±28,2
через два года	107,2±20,8
без лемминга	92,2±16,6

Биомассы мхов на участках, использовавшихся леммингами в год исследования, в предыдущие годы, а также на участках без признаков повреждения мохового покрова этим видом различаются на уровне достоверности $p \cong 0{,}06$ ($F_{4,20}=2{,}73$). С целью окончательного решения вопроса о влиянии леммингов на моховую растительность планируются дополнительные эксперименты.

Можно предположить, что на размещение поселений леммингов влияют характеристики не только мохового покрова, но и зеленого напочвенного покрова в целом. Для выяснения этого факта сравнивали геоботанические описания, полученные на трех параллельных трансектах из примыкающих друг к другу площадок до 1 м². Одна из трансект пересекала заселенный леммингами участок, а две других проходили по сторонам от него. Формула древостоя на участке «с леммингом» была 8Е1Б1П, на соседних 8Е1Л1П+Б и 4Е3П2Б1Л, сомкнутость крон во всех случаях составляла 0,5—0,6. Всюду отмечалось энергичное возобновление пихты и ели, количество подроста составляло 600—700 экз./га.

В составе яруса травянистых растений было зарегистрировано 37 видов. Расчет их сравнительной встречаемости на участках «с леммингом» и «без лемминга» не выявил какой-либо специфики. Сравниваемые участки не различались достоверно и по таким интегральным показателям, как число видов в травяном и моховом покровах на 1 м², проективное покрытие яруса травянистых растений, проективное покрытие мохового покрова, хотя на участке «с леммингом» значения всех этих показателей были несколько выше, чем на участках «без лемминга»:

Участок	Число видов травяного и мохового покрова на 1 м²	Проективное покрытие яруса травянистых растений, %	Проективное покрытие мохового покрова, %
«С леммингом»	8,96±1,95	45,8±44,3	77,8±15,1
«Без лемминга» . . .	7,41±1,84	38,4±27,8	76,4±17,6

Эти данные свидетельствуют о том, что использование показателей общего разнообразия и биомассы кормовых объектов для сравнения качества кормовой базы на участках, по разному используемых леммингами, малоинформативно. В дальнейшем прямые оценки использования леммингами мохового покрова, проведенные в двух зимних поселениях и на трех летних участках обитания, показали, что максимальная доля доступной и используемой животными поросшей мхами поверхности не превышает 14 % и в среднем равна 10 % от общего проективного покрытия мхов.

Таким образом, даже при полном изъятии леммингами ресурсов доступных кормов общие изменения биомассы мхов по сравнению с неиспользуемыми участками будут незначи-

тельными. Небольшая доля доступных кормов по сравнению с общей биомассой и проективным покрытием мхов в заселенной леммингами каменистой тайге связана с тем, что лемминги кормятся избирательно, используя в основном мох на межглыбовых разломах, тогда как мох, растущий на поверхности каменных глыб, ими почти не используется.

Для определения среднего значения общего запаса мхов в горной тайге мы усреднили все указанные выше значения и получили, что в среднем запас зеленых частей мхов равен в сухом весе 117 г/м^2, что согласуется с литературными данными [87]. Поскольку используемая часть составляет около 10 % этого запаса, то в качестве ресурса мы приняли 11,7 г/м^2. Полученные средние значения запаса зеленых частей травянистых растений в горной тайге равно в сухом весе 308 г/м^2, что при предельном для полевок 30 %-ном потреблении [44] соответствует 103 г/м^2 доступных запасов.

Суточное потребление мхов леммингами оценивали в клеточных экспериментах. Для этого отловленным животным ($n=32$) в избытке давали корм в виде покрытых мхом пластин дерна размером до 0,25 м^2. Такие же пластины выкладывали рядом с клетками для оценки естественного усыхания. Спустя сутки сохранившиеся остатки растений из клеток и контрольные образцы высушивали и взвешивали. Разница в весе между зелеными частями мхов на контрольных и опытных образцах рассматривалась как потребленная биомасса, а разница в весе между контрольными и неповрежденными в опыте растениями — как отторгнутая биомасса. Ежесуточное потребление мхов леммингами составляет 5—6 г в сухом весе, а отторжение — 20—35 г. Сходные показатели и у красных полевок, имеющих одинаковый с леммингами вес и размер тела (взрослые лесные лемминги летом весят в среднем 34,9; $n=23$, а красные полевки — 35,2; $n=85$). При таких значениях отторгаемой биомассы необходимая для прокормления одного лемминга площадь зеленомошного покрова в каменистой тайге составляет примерно 3 м^2 в сутки (30 г/сут: 11,7 г/м^2). Для красной полевки в таком случае оказывается достаточной площадь размером 0,3 м^2 в сутки (30 г/сут : 103 г/м^2).

В результате один гектар горной тайги может обеспечить существование в течение года девяти взрослых лесных леммингов (10000 м^2/365 сут$\times$3 м^2/сут/животное), или 90 красных полевок (10000 м^2/365 сут$\times$0,3 м^2/сут/животное).

Однако после годичного использования территории лемминг не может существовать на ней в течение, как минимум, двух-трех последующих лет из-за низкой скорости восстановления мхов, используемых им в пищу [87]. Это согласуется как с результатами визуальных наблюдений по смене участков обитания у лесного лемминга, так и с вышеприведенными данными по общим запасам мхов на используемых и оставленных участ-

ках. По этой причине фактическая емкость угодий лесного лемминга оказывается еще в два-три раза ниже оценки, полученной для одного года. Таким образом, среднегодовая емкость горной тайги для лемминга составляет три — пять особей на 1 га, что в 20—30 раз меньше аналогичного показателя для красной полевки, чьи пищевые объекты восстанавливаются ежегодно.

Адекватность полученных оценок емкости среды для лесного лемминга по пищевым ресурсам мы оценили по данным учетов в пойме р. Карагайка, проведенных в 1979, 1980—1982, 1983 гг. Канавки с ловчими конусами были отрыты вдоль заселенной леммингами поймы. Длина заселенного леммингами участка поймы была 2,5 км при средней ширине 30 м. Таким образом, площадь используемых леммингами угодий составила 7,5 га. Число канав по годам наблюдений было соответственно 11, 11, 11 и 19, а число отловленных леммингов 23, 49, 25 и 30 экз., что аналогично значениям плотности 3,07; 6,53; 3,33 и 4,0 экз./га. Это соответствует полученным выше оценкам и позволяет считать, что лесной лемминг практически полностью использует емкость угодий по пищевому ресурсу. Напротив, красная полевка даже в пик численности не использует свои пищевые ресурсы полностью. Максимальные известные нам оценки плотности красной полевки в горной тайге равны 62 и 80 особям на гектар на площадках мечения размером 1—2 га, расположенных в пределах сплошной заселенной территории [13] в момент максимальной плотности популяции (июль-август). С учетом краевого эффекта [145] эта величина должна быть снижена в три-пять раз, что значительно ниже оцененной выше потенциальной емкости угодий для красной полевки.

Итак, численность лесного лемминга в горной тайге жестко ограничивается кормовой базой, тогда как численность других зеленоядных видов лимитируется другими факторами. На основе приведенных выше данных по демографии и образу жизни лесного лемминга можно построить общую схему регуляции изученной горной популяции вида и объяснить стабильный уровень ее численности.

СХЕМА ПОПУЛЯЦИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Основным критерием, определяющим возможность значительных колебаний популяционной численности, является значение кратности прироста численности за год (R). Этот показатель можно оценить на основании эмпирических значений параметров плодовитости и выживаемости. Если значение параметра R близко к единице, то какой-либо существенный рост популяционной численности невозможен. Это исключает возможность регулярных популяционных циклов. Напротив, если регулярно повторяются значения R больше единицы, то воз-

можны быстрый рост численности и значительные ее колебания по годам. Поэтому определение значения кратности прироста численности имеет принципиальное значение для обоснованных суждений о стабильности или флуктуации популяционной численности.

Значения показателя R были определены нами для лесного лемминга и красной полевки на основании дискретной модели динамики численности. Длительность временного шага в модели была принята равной одному месяцу, что близко к длительности периода полового созревания и продолжительности временного интервала между последовательными пометами у обоих видов. Согласно данным по Иремелю, максимальная длительность периода размножения была принята равной пяти месяцам. В модели динамика численности популяции описывается следующей системой уравнений:

$$N_0(t+1) = \gamma_{♀}\left(\varepsilon_1 R_1 N_1^{♀}(t) + \varepsilon_2 R_2 N_2^{♀}(t)\right),$$

$$N_1^{♀}(t+1) = \delta\lambda N_0(t) + \gamma_{♀} N_1^{♀}(t),$$

$$N_1^{♂}(t+1) = \delta(1-\lambda) N_0(t) + \gamma_{♂} N_1^{♂}(t),$$

$$N_2^{♀}(t+1) = \gamma_{♀} N_2^{♀}(t),$$

$$N_2^{♂}(t+1) = \gamma_{♂} N_2^{♂}(t),$$

где:

$\varepsilon_1(\varepsilon_2)$ — доля самок-сеголеток (перезимовавших), принимающих участие в размножении в момент времени t;

$N_2^{♂}(t)\left(N_2^{♀}(t)\right)$ — численность перезимовавших самцов (самок);

$N_0(t)$ — численность новорожденных;

$N_1^{♂}(t)\left(N_1^{♀}(t)\right)$ — численность самцов (самок) сеголеток старше одного месяца;

$\gamma_{♂}(\gamma_{♀})$ — выживаемость самцов (самок) в возрасте старше одного месяца;

δ — выживаемость детенышей в первый месяц жизни;

λ — соотношение полов среди новорожденных;

R_2 — число детенышей в помете перезимовавших самок;

R_1 — число детенышей в помете сеголеток.

Кратность прироста численности за лето (R_S) есть отношение численности модельной популяции в конце лета к численности в начале этого периода, т. е. $R_S = N_{(s)}/N_{(o)}$, где $N(t) = N_0(t) + N_1^{♂}(t) + \ldots + N_2^{♀}(t)$, т. е. R_s — это отношение общей численности популяции в конце лета ($t=5$) к общей численности в начале периода размножения ($t=0$). К концу лета все особи переходят в группу половозрелых сеголеток. Поэтому $R_Y = R_S \cdot \gamma_W$, где γ_W — выживаемость в течение периода неразмножения (зима).

Параметры размножения для сравниваемых видов приведены в табл. 10 и 11. Во избежание искажения данных в пользу предлагаемой гипотезы мы усреднили параметры размножения красной полевки по годам наблюдений. Параметры размножения для лесного лемминга представляют собой максимальные по годам наблюдений значения. Наши способы отлова животных не позволяют оценить выживаемость в выделенных группах. Это побудило нас принять следующие предположения: 1) выживаемость в одинаковых возрастных группах у *M. schisticolor* и *Cl. rutilus* одинакова и совпадает с оценками, известными для других видов; 2) $\gamma_{♂}=\gamma_{♀}=\gamma$; 3) максимальная длительность жизни особей обоих видов — два года.

Известные нам оценки выживаемости для других видов дают значения $\gamma=0{,}85—0{,}95$ и $\delta=0{,}4—0{,}6$. В результате более короткий период размножения приводит примерно к двукратному снижению R_s у *M. schisticolor* по сравнению с *Cl. rutilis*. Известные нам данные по зимней выживаемости мелких млекопитающих [39, 141] показывают, что даже в оптимальных условиях выживаемость их за месяц не превышает 90 %. За семь месяцев «зимы» это соответствует $0{,}9^7=0{,}48$. Поэтому в качестве ориентировочной оценки зимней выживаемости мы приняли 50 % для обоих видов.

Для указанных в табл. 10 и 11 значений репродуктивных параметров и равной выживаемости лесного лемминга и красной полевки значения кратности прироста численности за год для этих видов существенно отличаются (табл. 12). Так, при $\gamma=0{,}90$; $\delta=0{,}5$ и зимней смертности, равной 50 %, численность популяции леммингов увеличивается за три года в 1,6 раза, а численность красной полевки возрастает за этот срок в 10,9 раза. Следовательно, для лесного лемминга сколько-нибудь существенные флуктуации численности маловероятны.

Таким образом, замедленное (по сравнению с красной полевкой) размножение лесного лемминга приводит к стабилизации численности популяции. Сравнение длительностей периодов размножения подтверждает, что раннее прекращение размножения у лесного лемминга обусловлено механизмами саморегуляции, так как в тот же период продолжается интенсивное размножение красной полевки и других мелких грызунов, населяющих район исследования [93, 94]. Мы полагаем, что резкое проявление действия механизмов эндогенной регуляции у лесного лемминга обусловлено тем, что этот вид достигает к середине лета высокой экологической плотности, как это показано выше.

Характерная особенность горной популяции лесного лемминга на Южном Урале, на наш взгляд, заключается в том, что данная популяция жестко детерминирована нижней критической плотностью вида, обеспечивающей простое воспроизводство на данном участке его ареала, и верхней критической плот-

Таблица 10

Демографические параметры иремельской популяции лесного лемминга

Группа	Величина помета	Доля самок, участвующих в размножении, по месяцам*				
		Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Зимовавшие	6,0±0,9 (n=24)	100 % (n=11)	95 % (n=14)	5 % (n=12)	0 (n=4)	0 (n=1)
Сеголетки	3,8±0,8 (n=20)	0 (n=8)	100 % (n=22)	0 (n=27)	0 (n=11)	0 (n=8)

* Кроме данных по последнему помету использовали и следы предыдущих беременностей.

Таблица 11

Демографические параметры иремельской популяции красной полевки

Группа	Величина помета	Доля самок, участвующих в размножении, по месяцам				
		май	июнь	июль	август	сентябрь
Зимовавшие	7,2±0,4 (n=27)	100 % (n=8)	100 % (n=8)	95 % (n=20)	5 % (n=16)	0 (n=4)
Сеголетки I генерации	5,7±0,6 (n=41)	0 (n=3)	7 % (n=3)	29 % (n=38)	5 % (n=19)	0 (n=14)
Сеголетки II генерации	5,7±0,3 (n=30)	—	0 (n=4)	15 % (n=39)	0 (n=42)	0 (n=17)

Таблица 12

Кратность прироста численности за год для популяций лесного лемминга и красной полевки в зависимости от значений выживаемости молодняка в первый месяц жизни (δ) и выживаемости размножающихся животных летом (γ) *

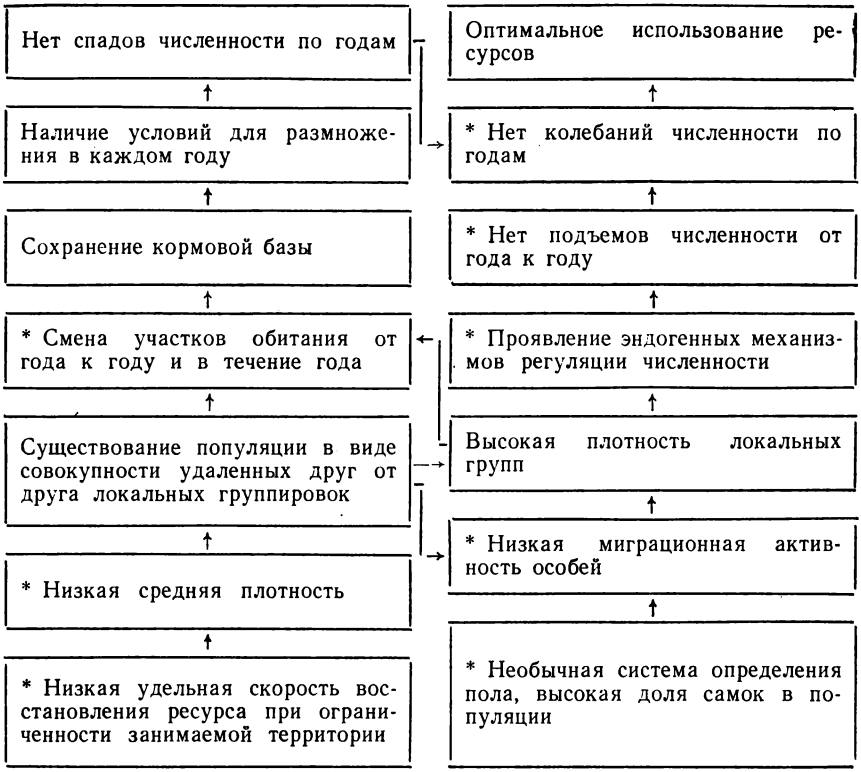
γ	Лесной лемминг, δ			γ	Красная полевка, δ		
	0,4	0,5	0,6		0,4	0,5	0,6
0,85	0,70	0,96	1,25	0,85	1,39	1,87	2,40
0,90	0,86	1,18	1,53	0,90	1,65	2,22	2,85
0,95	1,04	1,43	1,86	0,95	1,95	2,62	3,37

* Выживаемость за зиму принята равной 50 % для обоих видов.

ностью, определяемой предельной емкостью среды (в нашем случае) по пищевому ресурсу, который представлен большую часть года медленно растущими мхами.

Приведенные результаты показывают, что в изученной периферической популяции численность лесного лемминга стабильна и практически весь пищевой ресурс на участках обитания используется этим видом. Невозможность переэксплуатации обусловливается ранним достижением критического уровня плотности. Сдвинутое в пользу самок соотношение полов у лесного лемминга является дополнительным фактором, который приводит к быстрому достижению критической плотности в поселениях по сравнению с видами с нормальным соотношением полов. Согласно расчетам по описанной выше модели, одно и то же число самок в возрасте половозрелости приходится на одну перезимовавшую самку лесного лемминга к концу периода созревания первой генерации, а у красной полевки — к концу периода созревания второй генерации, т. е. на месяц позже. Поскольку половозрелые самки вносят основной вклад в создание экологической плотности [134], один и тот же уровень плотности достигается у лесного лемминга на месяц раньше, чем у полевок. Кроме того, низкая доля самцов у лесного лемминга ограничивает расселение половозрелых самок, которые группируются вокруг самцов (косвенным показателем этого является тот факт, что во все ловчие канавки попадали наряду с половозрелыми самками и половозрелые самцы). Поскольку самки не приступают к размножению, не заняв достаточно благоприятного для обитания участка, низкая доля самцов в популяции приводит к дополнительному увеличению экологической плотности на наиболее благоприятных участках по сравнению с видами с нормальным соотношением полов, т. е. интервал между моментами достижения одинакового уровня плот-

Схема регуляции численности лесного лемминга



* Имеются экспериментальные доказательства.

ности может превышать месячный интервал между последовательными генерациями.

Ситуация, когда r-отобранные виды демонстрируют характерные адаптивные черты K-отобранных видов, представляют, по нашему мнению, большой теоретический и практический интерес. Основываясь на полученных результатах, мы разработали общую схему адаптации r-отобранного вида — лесного лемминга — к обитанию в условиях ограниченности ресурса в течение длительного времени. Несложно заметить, что в этом случае популяция обладает многими особенностями, характерными для K-отобранных видов. Каков основной фактор популяционной стабильности? Рассмотрим в этой связи наши данные и данные других авторов, относящиеся к лесному и копытному леммингам [122, 123], имеющим необычную систему определения пола и сдвинутое в пользу самок соотношение полов [139, 140].

Известно, что у копытного лемминга в пределах непрерывной части ареала наблюдаются регулярные колебания численности большой амплитуды [122]. Есть основания предполагать, что в непрерывной части ареала численность лесного лемминга также колеблется [62, 69], хотя этот факт еще не доказан окончательно.

Оба вида леммингов используют в пищу медленно восстанавливающийся ресурс, поэтому он сам по себе не может быть причиной популяционного гомеостаза лесного лемминга на Иремеле. Решающей особенностью условий существования рассматриваемой популяции является, по нашему мнению, то, что она занимает ограниченную и изолированную в течение длительного времени территорию. Исходя из палеоботанических реконструкций [41], вероятное время изоляции Иремельской популяции *Myopus schisticolor* составляет как минимум 10 000 лет (20 000 генераций!). Обширные территории, на которых наблюдаются колебания численности лесного и копытного леммингов, содержат в себе сотни групп, каждая из которых занимает территорию того же порядка, что и изученная популяция горы Иремель. Независимо от конкретных причин (например, погодная катастрофа), численность животных на протяженных территориях непрерывного ареала периодически снижается, и при низких плотностях животные концентрируются на небольших удаленных друг от друга участках. Вокруг этих участков остаются значительные территории, пригодные для существования и размножения. При изучении лесных полевок рода *Clethrionomus* нами получено, что расселение животных из занимаемых зимой стаций происходит «кольцами», ширина которых соответствует длине суточного пробега и равна для разных видов 1—3 км [5].

Рассмотрим ситуацию, в которой кормовой ресурс полностью восстанавливается в течение года. При нормальных погодных условиях к концу следующего периода размножения радиус интенсивно используемого участка возрастет на указанные 1—3 км. Этот процесс будет продолжаться до достижения естественной преграды или столкновения с другой «расширяющейся» группировкой.

При медленно восстанавливающемся пищевом ресурсе, когда один и тот же участок может быть использован лишь один раз в несколько лет, каждый год будет заселяться только внешняя часть территории, занятой в предыдущем году. При этом в течение периода роста численности будет наблюдаться серия «кольцевых» поселений. Такие «кольца» не могут уменьшаться до тех пор, пока не восстановится ресурс в центре. Наблюдения в природных популяциях полевок [5] показывают, что в течение обычного популяционного цикла (3—4 года) радиус расселения потомков животных одной группировки колеблется в пределах 4—10 км, и именно такой участок должен, по наше-

му мнению, рассматриваться в качестве элементарного при изучении циклической популяции. Эти данные согласуются с нашими наблюдениями, проведенными в районе пос. Тикси Якутской АССР, где вдоль трансекты шириной 500 м и длиной 40 км нами были обнаружены два поселения леммингов высокой плотности и несколько концентрически расположенных зон с разной степенью восстановления растительности от центра к периферии. Зоны, использовавшиеся леммингом, были приурочены к возвышенностям, а неиспользующиеся — к равнинам.

Таким образом, для r-отобранного вида, использующего медленно восстанавливающийся ресурс, колебания численности возможны только на достаточно обширной территории, где число благоприятных стаций (разделенных более чем двукратным интервалом миграций) достаточно велико. Участок, занимаемый Иремельской популяцией лесного лемминга, заключен в квадрате 15×15 км. Для такого участка и медленно восстанавливающейся пищевой базы селективные преимущества имеют группы, в которых преобладают особи с быстрой реакцией на повышение плотности. Группы интенсивно размножающихся особей подрывают кормовую базу на следующие годы. Нам представляется справедливым аргумент Стенсета [146], считающего, что особи в конкретной группировке лесного лемминга должны быть в существенной степени родственны друг другу. Поэтому предлагаемое рассуждение может рассматриваться как пример kin-отбора в популяции r-отобранного вида. Длительная изоляция привела в нашем случае к репродуктивной стратегии, характерной для K-отобранных видов.