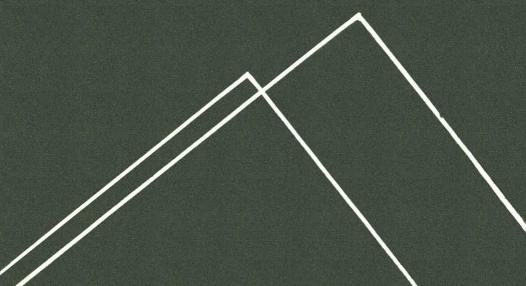
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕ<u>НТР</u>

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ УРАЛЬСКИХ ГОР



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	! -		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-

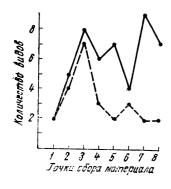


Рис. 1. Изменение количества видов грызунов в каменистых россыпях (*штриховая линия*) и верхних поясах гор (*сплошная линия*) в различных районах Урала и Мугоджарах.

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

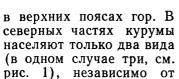
(отсутствуют типично тундровые виды — копытный и полевка Миддендорфа, а также водяная полевка и лесная мышовка), а в самих курумах семь видов (отсутствуют полевка-экономка и лесной лемминг). Распространение по обилию (частоте встречаемости) форм, найденных в литоморфных биотопах, то же, что и в верхних 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.

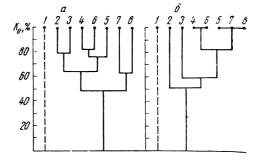
Поскольку Уральские горы имеют большую протяженность и пересекают ряд ландшафтно-географических зон, то естественно, что фауна грызунов даже в таких специфических местообитаниях, как каменистые россыпи, несмотря на лесной в целом характер, не может быть однородной на всем протяжении хребта. На рис. 1 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 горсыпях (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)

										
N	№ 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, %

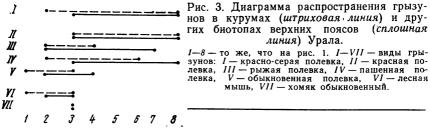
№ п. п.		№ п. п.								
	1	2	3	4	5	6	7	8		
1		63,2	50,0	28,9	0	0	0	0		
2	35,4		79,0	73,0	50,7	67,1	44,7	33,8		
3	53,4	75,6		72 ,6	66,8	70,7	58,9	40,1		
4	0	57,7	65,5		77,2	81,6	54,4	46,3		
5	0	35,4	53,4	81,6		75,6	75,6	42,8		
6	0	57,7	65,5	100,0	81,6		66,7	42,8		
7	0	35,4	53,4	81,6	100,0	81,6		63,0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

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ГОР ЮЖНОГО УРАЛА

Южный Урал и сопряженные с ним орографические провинции расположены между 51 и 56° с. ш. и 56 и 62° в. д. Это сложное меридиональное горное поднятие с разветвленной системой хребтов и горных узлов (рис. 4). Высокогорный центр региона составляют массивы Яман-тау (1639 м над ур. м) и Иремель (1586 м над ур. м), а также протянувшиеся между ними наиболее высокие хребты: Бакты, Зигальга, Кумардак, Машак и Нары. На юге региона выделяются хребты Ирендык и Азян-Тюбе, на севере — Таганай.

В силу значительной меридиональной протяженности и большого перепада высот на Южном Урале представлено несколько высотных поясов растительности (рис. 5).

Горно-степной пояс прослеживается только на хребтах юга и юго-востока региона и, в частности, хорошо представлен на хребтах Азян-Тюбе и Ирендык на высотах от 400 до 700 м над ур. м.

Горно-лесостепной пояс прослеживается на севере хр. Ирендык и фрагментарно представлен на многих более мелких хреб-

тах восточного макросклона Южного Урала.

Горно-лесной пояс занимает на Южном Урале наибольшую площадь по сравнению со всеми другими высотными поясами (около 28 тыс. км²) и отличается значительным разнообразием типов растительности. Поэтому вслед за М. Н. Барангуловой и А. Х. Мукатановым [10] мы считаем целесообразным выделить в пределах этого пояса четыре подпояса горных лесов:

- 1) верхняя тайга (от 900 до 1200 м над ур. м), представленная преимущественно пихтово-еловыми лесами бореального типа:
- 2) нижняя тайга (700—900 м), леса сосновые и смешанные из лиственницы, березы, сосны с травянистым покровом из лугово-лесных элементов;
 - 3) широколиственные леса (500-800 м);
 - 4) Зилаирское плато.

Подгольцовый пояс и относящиеся к нему разнообразные

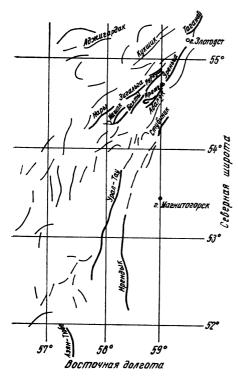


Рис. 4. Схема хребтов Южного Урала (подписаны названия исследованных хребтов).

растительные формации занимают, как правило, склоны гор от 1100 до 1300 м, но фрагментарно отмечаются на крутых каменистых склонах и меньших высот.

Горно-тундровый пояс представлен только на вершинах наиболее высоких хребтов (на высотах от 1300 до 1600 м). Поясу холодных гольцовых пустынь соответрастиствуют лишенные тельного покрова гребневидные скалистые вершины хребтов, встречающиеся на высотах более 1400 м.

Такое разнообразие растительности, отражающее высокую гетерогенность пространства в отношении ведущих абиотических эколо-

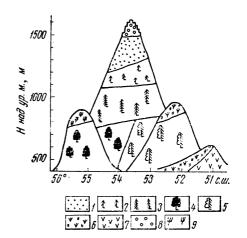
гических факторов, обусловливает свойственное региону разнообразие фауны мелких млекопитающих, которая является объектом исследований нескольких поколений уральских териологов. Первые научные сведения по териофауне Южного Урала встречаются в трудах П. И. Рычкова [90] и Э. Л. Эверсманна [131], Л. П. Сабанеева [92],

ПЗП, Л. П. Сабанеева [92], Н. А. Зарудного [47], М. Д. Рузского [89]. В советский период в лесостепной и степной зонах Южного Урала работали А. Н. Формозов [117] и М. К. Серебренни-

Рис. 5. Схема поясности растительности Южного Урала по П. Л. Горчаковскому [42].

1— горные тундры разного типа; 2—подгольцовые редколесья и криволесья:

7— горные тундры разного типа, 2— подгольцовые редколесья и криволесья; 3— елово-пихтовые леса; 4— горные широколиственные леса; 5— горные сосновые, мелколиственные и смещанные леса; 6— горная лесостепь; 7— горная степь; 8— холодные гольцовые пустыни; 9— подгольцовые дубовые кориволесья.



ков [97]. Мелких млекопитающих в горных районах региона изучала Н. М. Дукельская [45], которая в фаунистической работе по Ильменскому заповеднику привела их список, состоящий из 17 видов. Из насекомоядных ею были названы обыкновенный еж, крот, кутора и обыкновенная бурозубка, из грызунов — белка, бурундук, летяга, лесная мышь, мыши полевая и домовая, мышь-малютка, пасюк, полевки рыжая, красная, обыкновенная и темная, хомяк обыкновенный. Список этот был далек от завершения, но все же позволял в общих чертах познакомиться с основными особенностями фауны региона, сочетающей представителей западных и восточных палеарктов.

Благодаря работам Е. М. Снигиревской [102] по Башкирскому заповеднику региональный список пополнился малой и средней бурозубками, садовой соней, лесной мышовкой, желто-

горлой мышью и полевкой-экономкой.

П. А. Положенцев и К. С. Никифорук [83], а вслед за ними С. В. Кириков [53, 54] дополнили этот список еще семью видами. Ими названы ушастый еж, хомячок Эверсманна, водяная полевка, обыкновенная слепушонка, степная пеструшка, лесная соня, степная мышовка, большой тушканчик, суслики большой и малый. Все они по сей день представлены в фауне региона, и только упоминание о наличии на Южном Урале лесной сони оставалось спорным. Так, Г. Н. Лихачев [58] считает, что приводимые по этому животному данные [83, 89] относятся, по всей вероятности, к садовой соне. Тем не менее в книге «Животный мир Башкирии» [46] упоминается о встречаемости на Южном Урале двух видов сонь, но дополнительных доказательств не приводится.

С. С. Шварц, В. Н. Павлинин, Н. Н. Данилов [126], В. Н. Павлинин и С. С. Шварц [79], С. С. Шварц и В. Н. Павлинин [128] и М. Я. Марвин [68] дополнительно включили в список характерных для Южного Урала видов красно-серую полевку, узкочерепную полевку, желтого суслика и степную пищуху, но только красно-серая полевка в полной мере может

считаться представителем горной фауны региона.

Наиболее современные сведения по фауне и экологии мелких млекопитающих этого региона содержатся в работах В. Н. Большакова, К. И. Бердюгина, О. Ф. Садыкова, А. А. Цветковой, Л. П. Шаровой и ряда других исследователей (см. список лите-

ратуры).

В цикле наших работ по Южному Уралу, проведенных в 1975—1984 гг. в различных частях региона, показано обитание в горах 28 видов мелких млекопитающих. Отряд насекомоядных представлен тремя семействами (и включает восемь видов), отряд грызунов соответственно шестью семействами (и 20 видов). Помимо указанных в табл. З видов, согласно литературным данным, в горах южной оконечности Урала встречаются малый суслик и большой тушканчик, чьи норы и характерные

Таблица 3. Видовой состав и высотно-поясное распространение мелких млекопитающих в горах Южного Урала

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Еж обыкновенный	+	+	+	+	+	_	_	-	3*
Крот обыкновенный	+	+	+	+	+	+	+	+	833
Кутора	+	+	+	+	+	_	+	+	88
Бурозубка обыкновенная	+	+	+	+	+	+	+	+	242 3
средняя	+.	+	+	+	+	+	+	+	935
малая	+	+	+	+	+	+	+	+	435
крошечная		-	+	+	+	_	+	+	52
равнозубая	_	-	+	+	+	-	+	+	1189
Полевка		+	+	+	+	+	+	+	4335
красно-серая	_	+	+	+	+	+	+	+	2893
рыжая	+	+	+	+	+	+	+	. +	3984
обыкновенная	+	+	+	+-	+	+	+	+	540
темная	+	+	+	+	+	-+-	+	+	271
полевка-экономка .	+	+	+	+	+	+	+	+	877
Лесной лемминг	_			_	+		+	+	263
Обыкновенная слепу-	+	+	+				_	_	46
Обыкновенный хомяк .	+	+	+	+		+	_	_	7
Садовая соня	_	+	+	+	+		_		1*
Мышь	+	+	+	+	+	+	 -		231
желтогорлая	+	+	+	+	+	+		_	125
полевая .	+	+	+	+		_			18
домовая	+ -	+	+	+					6
мышь-малютка .	_	_			+	_			1
Лесная мышовка .	+	+	+	+	+	+	+	+-	108 (170**)
Степная мышовка ** .	- ¦-	_		_			_		164
Белка обыкновенная		_	+	+	+	+	- i-	_	5
Бурундук	_	+	+	- -	+	+		_	9
Летяга .			+	+	+		_	_	1*

Примечание. 1—горно-степной пояс, 2—горно-лесостепной пояс, 3—подпояс смешанных лесов, 4—подпояс нижней тайги, 5—подпояс верхней тайги, 6—дубовые подгольцовые криволесья, 7—подгольцовый пояс, 8—горно-тундровый пояс, 9—число добытых нами животных. Одной звездочкой обозначен вид, отмеченный в основном визуально, двумя—по данным А. А. Цветковой [118].

выбросы грунта отмечены в пределах горно-степного пояса на хр. Ирендык. В перечень видов включены и впервые обнаруженные нами в верхних высотных поясах лесной лемминг, крошечная и равнозубая бурозубки. Кроме указанных видов, здесь обитает степная мышовка [119].

Установлено, что в пятнистых и каменистых тундрах до высоты 1580 м над ур. м. встречаются красная, красно-серая, темная и обыкновенная полевки, лесной лемминг, лесная мышовка, обыкновенная, средняя, малая, равнозубая и крошечная бурозубки. Все эти виды широко представлены и на меньших высотах в горно-лесном поясе и подгольцовом, но иногда отмечались нами в горно-лесостепном и горно-степном поясах, обычно в пойменных интравысотных (интразональных) биотопах. В целом они осваивают весь представленный в горах региона-диапазон высот, и поэтому применительно к данным видам нельзя говорить о верхней границе распространения на Южном Урале. В мохово-травяных тундрах до 1440 м над ур. м. нами отмечены обыкновенный крот, кутора и полевка-экономка, которые встречаются и во всех высотных поясах.

В редколесьях подгольцового пояса на высотах 1300 м над ур. м. находится предел вертикального распространения рыжей полевки и обыкновенной белки. Последний вид многочислен только в горно-лесном поясе, тогда как рыжая полевка доминирует на большей части территории склонов гор Южного Урала и только в подпоясе верхней тайги и в подгольцовом и горно-тундровом поясах уступает по численности красной полевке и в некоторых биотопах — красно-серой.

В горно-лесном поясе до 1000 м над ур. м. отмечено обитание лесной мыши и мыши-малютки, до 900 м встречаются летяга, бурундук, желтогорлая мышь, до 700 м — садовая соня и обыкновенный хомяк, до 600 м — мыши домовая и полевая, а также обыкновенная слепушонка, до 500 м в горно-степном поясе встречается степная мышовка.

ФИЗИКО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Меридиональное протяжение большей части хребтов Южного Урала и их достаточное возвышение над уровнем равнин Предуралья обеспечивают перехват влаги господствующего западного переноса. Поэтому при выраженной тенденции к аридизации климата региона в горных его частях выпадает значительное количество атмосферных осадков даже в засушливые годы. Годовая сумма осадков колеблется в горах от 700 до 900 мм. Среднегодовая температура на средних для региона высотах не превышает —2,3°С. Глубина снегового покрова варьирует в зави-

симости от экспозиции и особенностей мезорельефа склонов от 15—20 см на открытых ветру поверхностях горных тундр до 1,5—2,8 м в понижениях мезорельефа подгольцового и горнолесного поясов. Средняя температура мая +4°С, июня +9°С, июля (самого теплого месяца в году) +11°С, сентября +4°С. Средние температуры всех других месяцев отрицательные. Безморозный период на высотах 1000—1100 м над ур. м. длится 70—80 суток, на больших высотах он еще короче. В горах более 200 дней в году наблюдаются туманы, относительная влажность нередко достигает 100%, вершины гор на высотах более 1000 м часто окутываются облаками. В летние месяцы регулярно повторяются грозы и обильные ливни.

В целом для климата гор Южного Урала, несмотря на сравнительно мягкий климат прилежащих равнин, характерны продолжительная морозная зима с катастрофическими для мелких млекопитающих кратковременными оттепелями, короткое прохладное лето с возвратом холодов, сильные ветры, обильные осадки, высокая влажность и резкие суточные колебания температуры воздуха в весенне-летний период. Такие особенности климата проявляются и в своеобразии флоры и фауны гор региона по сравнению с его равнинными частями.

Из-за инверсии температур наиболее суровые условия обитания складываются в понижениях мезорельефа. Так, в межгорной котловине между горами Большой Иремель и Абараш-Баш, лежащей на высоте 1000 м над ур. м., существует обширная зона многолетней мерзлоты. Даже в разгар лета глубина оттаивающего горизонта здесь не превышает 25—30 см от поверхности мохово-лишайниковой растительности.

Наиболее суровы условия верхних высотных поясов гор. В горно-тундровом поясе среднегодовая температура не превышает — 4 °C и нередко оказывается еще ниже во влажные годы с морозной зимой. Безморозный период в подпоясе верхней тайги, в подгольцовом и горно-тундровом высотных поясах длится в разные годы от 40 до 60 суток, а в 1978 г. он составил всего 28 суток. Во время наших наблюдений на стационаре Иремель последние снегопады, приводившие к установлению временного снегового покрова, наблюдались в середине июня, а первые — в конце июля. Чередование в межсезонье похолоданий и оттепелей обусловливает регулярное образование в верхних высотных поясах мощных наледей или ледяных корок, в некаменистых местообитаниях нередко полностью промораживается подстилка. Регулярно повторяются здесь и многоводные паводки от талых и ливневых вод. В период бесснежья нередки продолжительные морозы. Зимний режим устанавливается в верхних поясах с конца сентября — начала октября и длится до

В целом в горах Южного Урала участки с разным рельефом, различными микроклиматическими, почвенными и растительны-

ми условиями формируют сложную комплексную экологическую мозаику. Ее пространственная локализация и структура отдельных элементов определяются конкретным сочетанием основных градиентов факторов среды, и своеобразие каждого элемента мозаики сохраняется на всех стадиях сукцессионных смен. Дополнительное усложнение вносит массированное антропогенное воздействие, которому подвержена большая часть территории горных склонов. Не подвергшиеся сколько-нибудь значительному антропогенному воздействию участки, расположенные в привершинных частях наиболее высоких хребтов, в совокупности занимают не более 2 % территории региона. При изучении населения мелких млекопитающих в мозаичных биотопах гор мы сочли возможным ранжировать их местообитания по стадиям сукцессионных смен [42] на поверхности каменистого субстрата. Все разнообразие характерных местообитаний мы подразделили на три основных типа. Приблизительное их размещение на склонах показано на рис. 6, к которому необходимо сделать некоторые пояснения.

Значительные площади в горах занимают каменистые местообитания, отнесенные к I типу.

В вершинной части хребтов и на крутых склонах коренные породы выходят на поверхность или очень слабо задернованы, в таких местах формируется специфический биотоп крупноблочных или мелкощебнистых каменистых россыпей. Каменистые россыпи образуют каменные речки или курумы, обширные каменные моря до нескольких километров поперечником. Нередки и сплошные каменистые осыпи на склонах. Скалы-останцы встречаются практически во всех высотных поясах гор Южного Урала в виде отдельных столбов, башен или скальных городов.

Каменистые местообитания представлены во всех высотных поясах от горно-степного до горно-тундрового. Россыпи граничат со специфическими для каждого пояса растительности ассоциациями. Ширина переходных зон может быть различной — от нескольких до десятков и сотен метров. Специфика каменистых россыпей Урала подробно освещена в географической литературе [11, 63, 70]. Представляет интерес установленная К. И. Бердюгиным [16] большая стабильность температуры и влажности в каменистых россыпях по сравнению с некаменистыми местообитаниями. Местоположение и строение глубинных слоев большей части россыпей исключают возможность их затопления талыми или ливневыми водами. Сплошные наледи регулярно отмечаются только за пределами россыпей. Многочисленные пустоты между камнями, развитый поверхностный слой лишайниковой, моховой, дерновинно-злаковой, кустарничковой, кустарниковой, отчасти древесной растительности — все это в комплексе делает каменистые россыпи весьма удобным местообитанием для мелких млекопитающих.

К местообитаниям I типа (см. рис. 6) нами отнесены

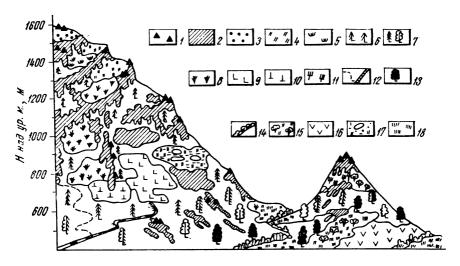


Рис. 6. Схема размещения типичных местообитаний мелких млекопитающих в горах Южного Урала.

I— останцы и крупноблочные россыпи, 2— средне- и мелкощебнистые россыпи, 3— пятнистые тундры, 4— травяно-моховые тундры, 5— кустарниковые тундры, 6— подгольцовые редколесья, 7— горные леса разных типов, 8— горные луга, 9— вырубки, 10— гари, 11— подгольцовые дубовые редколесья, 12— дороги насыпные и ненасыпные, 13— горные широколиственные леса, 14— поймы рек, ручьев, 15— колки в горной лесостепи, 16— горные степи, 17— болота с пятнами открытой воды, 18— сенокосы.

каменистые россыпи, образованные крупноблочными глыбами с поперечником до 4 м и более, как правило локализованные у основания разрушающихся скалистых останцев. Местами поверхность каменных глыб покрыта первичными растительными сообществами из лишайников и мхов, куртины сосудистых растений редки и приурочены к местам формирования в расщелинах глыб водопрочных копрогенных почвенных агрегатов. Большая часть камней в местообитаниях I типа почти полностью оголена, режим увлажнения в основном элювиальный, переходящий местами в трансэлювиальный.

Ко II типу нами причислены местообитания, расположенные также в каменистых россыпях. Основное их отличие от местообитаний I типа — преобладание более мелких глыб с поперечником менее I м. Проективное покрытие развитой моховой, травянистой или кустарниковой растительности составляет не менее 50 %. Есть условия для произрастания отдельных деревьев. Режим увлажнения преимущественно трансэлювиальный, переходящий в аккумулятивный на пологих участках склонов. Каменистые местообитания I и II типов во многом сходны во всех высотных поясах. Условия для роющей деятельности мелких млекопитающих в них отсутствуют.

Местообитания III типа (см. рис. 6) отличаются тем, что в

их пределах каменистый субстрат практически полностью скрыт развитым почвенным слоем и на поверхности лишь изредка встречаются отдельные обнажения камней. Местообитания III типа представлены характерными для каждого высотного пояса растительными ассоциациями. В горно-тундровом поясе в основном травяно-моховыми тундрами и пятнистыми тундрами, меньшие площади заняты мохово-лишайниковыми, кустарничковыми и кустарниковыми тундрами. В подгольцовом поясе еловыми, березовыми, а в южных частях региона — дубовыми и смешанными редколесьями, подгольцовыми разнотравными, горлецовыми и кислецовыми лугами. В горно-лесном поясе — горной тайгой, вторичными смешанными лесами на местах вырубок и гарей, вырубками разного возраста, болотами, лугами, речными поймами. В горно-лесостепном поясе местообитаниям III типа соответствуют пойменные широколиственные леса, березовые, дубовые, кленовые колки и заросли кустарников. В горно-степном поясе — пойменные вязово-черемуховые леса с обилием высокоствольных ив и тополей, нагорные заросли кустарников среди каменистой степи.

В привершинных частях гор доля местообитаний I и II типов может составлять более 50 % от общей площади. На меньших высотах при пологом рельефе и при наличии постоянного биогенного выноса с расположенных выше участков сукцессионные процессы протекают интенсивнее, каменистые участки встречаются здесь фрагментарно и занимают небольшие площади. Не следует думать, что все россыпи одинаково пригодны для заселения мелкими млекопитающими. Исключение составляют узкие каменные речки и каменные моря, где весной и осенью скапливается либо проходит транзитом масса воды. С наступлением холодов вода замерзает и при своем расширении из года в год смещает лежащие на поверхности глыбы относительно друг друга. В результате на их поверхности прерывается нормальный ход сукцессии, и в немногих местах успевают закрепиться лишь первичные лабильные сообщества. Стекание по каменным речкам талых или ливневых вод приводит к образованию при ночных заморозках ледяных корок, которые не успевают растаять. Сверху поступают новые порции воды, что при повторении заморозков увеличивает толщину льда. В результате на поверхности таких россыпей возникают наледи толщиной до 1 м. По этим причинам каменные речки и моря не используются мелкими млекопитающими для постоянного заселения, чем резко отличаются от россыпей с иным характером локализации и режимом **УВЛАЖНЕНИЯ**.

При проведении фаунистических и экологических исследований мы стремились по возможности равномерно охватывать отловами и учетами все типы местообитаний во всех высотных поясах. Поскольку к началу работ было наименее изучено население верхних высотных поясов гор, мы организовали стацио-

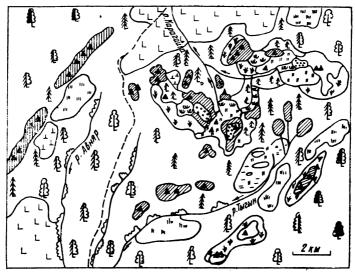


Рис. 7. Карта-схема стационара «Иремель». Усл. обозн. см. на рис. 6.

нарные наблюдения на горе Иремель (рис. 7), где нами были охвачены наблюдениями все основные местообитания на площади $400~{\rm km^2}$ в интервале от $700~{\rm do}~1580~{\rm m}$ над ур. м.

ФАУНА И ВЫСОТНО-ПОЯСНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Настоящая работа написана по результатам исследований, проведенных в 1978—1984 гг. южноуральским зоологическим экспедиционным отрядом Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в горах Южного Урала под руководством О. Ф. Садыкова. Стационарные исследования велись в районе горного массива Иремель, на склонах которого представлены характерные для региона высотные пояса и разнообразные биотопы, отражающие свойственную Южному Уралу экологическую мозаику среды мелких млекопитающих. Маршрутно-экспедиционные исследования производили на хребтах Азян-Тюбе, Ирендык, Урал-Тау, Стубиник, Нары, Машак, Зигальга, Бакты, Кумардак, Аджигардак, Кукшик, Ильменский и Уреньга, Аваляк, в долинах горных рек Белая, Урал, Юрюзань, Тюлюк, Тыгын, Авняр, Ай, Сакмара.

При отловах и учетах использовали традиционные методы. Отработано более 150 тыс. ловушко-суток и отловлено более 20 тыс. мелких млекопитающих.

Проведенные в последние годы уральскими зоологами исследования позволили установить основные закономерности распро-

странения мелких млекопитающих по высотным поясам гор региона и уточнить особенности фаунистических комплексов наименее изученных верхних высотных поясов — горно-тундрового н подгольцового, а также ранее малоизученного в условиях Южного Урала подпояса верхней тайги горно-лесного пояса. В результате установлено (см. табл. 3), что в горах Южного Урала две трети видового разнообразия мелких млекопитающих приходится на различные виды грызунов и одна треть — на представителей насекомоядных. В дальнейшем данные по видовому составу и долям доминирующих видов в разных высотных поясах мы будем приводить отдельно для грызунов и насекомоядных, поскольку использовавшиеся нами способы отловов животных не позволяли обеспечивать одинаковую вероятность их поимок. Большая часть грызунов была отловлена давилками, а насекомоядных — ловчими конусами. Но если давилки можно использовать в горах практически повсеместно и в больших количествах, то возможности использования конусов и устройства ловчих канав в горах ограничены, и по этой причине доля насекомоядных в наших отловах существенно ниже, чем она могла бы быть в случае равенства условий отлова.

По нашим данным, среди грызунов повсеместно доминируют лесные полевки рода Clethrionomys. Три вида этого рода — полевки красная, красно-серая и рыжая — составили 81% всего отлова грызунов в годы наших наблюдений. На полевок рода Microtus, представленного в горах также тремя видами, пришлось 12% общего отлова грызунов, все остальные виды составили всего 7% от общего количества добытых грызунов. Такие результаты отражают господствующее положение горно-лесных сообществ таежного типа (в горах Южного Урала) и свидетельствуют о сравнительно незначительной доле сообществ других типов, фаунистический состав которых достаточно резко контрастирует с фауной горной тайги.

Наименьшая площадь склонов гор приходится на растительные сообщества, соответствующие горно-степному поясу, несколько большая— на горно-лесостепной. Как в горно-степном, так и в горно-лесостепном поясах среди грызунов доминируют рыжая полевка и лесная мышь. Обычны в горно-степном поясе обыкновенная и темная полевки, чьи местообитания связаны в основном с луговыми ассоциациями ручьевых и речных пойм. В зарослях крупноплодных деревьев и кустарников, приуроченных часто также к поймам, постоянно встречается и желтогорлая мышь.

В горно-лесостепном поясе доля серых полевок в отловах несколько ниже, чем в горно-степном, в основном за счет снижения доли темной полевки, которая уменьшается здесь с 11 % до 3%. Среди характерных видов горно-лесостепного пояса в заметном количестве присутствует лесная мышовка, доля которой достигает 5%.

В господствующем на Южном Урале горно-лесном поясе достаточно четко проявляется доминирование лесных полевок. Красная и рыжая полевки встречаются примерно в равных количествах. На красную полевку, которая отсутствует в горностепном поясе и в очень небольших количествах встречается в горно-лесостепном, здесь приходится 34% от общего количества добытых грызунов, на рыжую — 32%, на красно-серую — 11%, на серых полевок — 15%. Среди последних доминирует полевкаэкономка, приуроченная к значительным по совокупной площади зарастающим и заболоченным вырубкам. Лесные лемминги и лесные мыши отловлены в горно-лесном поясе в равных количествах, на них приходится по 2% от общего числа добытых животных. Но если для отлова лесных мышей мы не предпринимали никаких специальных усилий, то для отловов лесных леммингов была проведена серия экспедиционных выездов. Обычны в горно-лесном поясе желтогорлая мышь и лесная мышовка, бурундук и обыкновенная белка. Редко встречаются летяги, садовая соня, мышь-малютка и обыкновенный хомяк.

В подгольцовом поясе доминирует красная полевка (57 %), субдоминирует красно-серая полевка (38%), на рыжую полевку приходится лишь 3%, на все другие виды грызунов — 2% от общего числа отловленных грызунов. Доминирование красной и красно-серой полевок связано с преобладанием в подгольцовом поясе каменистых россыпей — излюбленных местообитаний этих двух видов.

В пределах горно-тундрового пояса разнообразие возможных местообитаний для разных видов грызунов несколько даже выше, чем в подгольцовом поясе. Это приводит к тому, что доля красной и красно-серой полевок в подгольцовом поясе уменьшается от 95 до 83%. В заметных количествах появляются здесь полевки рыжая, обыкновенная, темная и полевка-эконом-ка. Постоянно в небольших количествах встречаются лесной лемминг и лесная мышовка.

Если среди грызунов наблюдается смена доминирующих видов при переходе от горно-степного и горно-лесостепного поясов к горно-лесному и далее к подгольцовому и горно-тундровому, то среди насекомоядных во всех высотных поясах доминирует обыкновенная бурозубка (47—73%). Субдоминантные виды в горно-степном поясе — малая бурозубка (19%) и кутора (10%). Для последней это объясняется тем, что отловы насекомоядных в данном поясе были по большей части приурочены к пойменным биотопам, где численность кутор обычно высока.

В горно-лесостепном поясе среди насекомоядных субдоминируют средняя (7,8%) и малая (12,5%) бурозубки. Доля обыкновенной бурозубки составила 73%.

В горно-лесном поясе на долю обыкновенной бурозубки пришлось несколько менее 50% от общего количества добытых землероек. Второй по численности вид — разнозубая бурозубка,

ее доля в отловах составила 23%. Несколько уступает ей по численности средняя бурозубка (19%), на долю малой буро-

зубки приходится 7%.

В подгольцовом поясе, где большая часть землероек была добыта в немногочисленных здесь местообитаниях III типа, сохраняется тот же состав доминирующих видов, что и в горно-лесном поясе, с той лишь разницей, что малая бурозубка (15,3%) встречается несколько чаще, чем средняя (13,9%), при сохранении субдоминантного положения равнозубой бурозубки (20%).

В горно-тундровом поясе равнозубая бурозубка превосходит по численности среднюю и малую бурозубок вместе взятых.

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Среди всего разнообразия биотопов, заселенных мелкими млекопитающими в горно-степном поясе, наиболее характерные и своеобразные, на наш взгляд,— кустарниковые каменистые степи, пойменные вязово-черемуховые леса и каменистые россыпи с зарослями различных кустарников. Собственно степные биотопы повсеместно на Южном Урале с давних пор подвержены интенсивной антропогенной нагрузке, связанной с земледелием и особенно скотоводством. По этой причине степные биотопы утратили свой естественный облик.

В кустарниковых каменистых степях доминирующий вид среди грызунов — лесная мышь (44%), а субдоминант — степная мышовка (29%). Только в этом биотопе такой редкий для гор Южного Урала вид, как степная мышовка, оказался субдоминантом. Этот факт был установлен А. А. Цветковой, в специальной работе которой [119] обобщены все данные по географическому и биотопическому распределению лесной и степной мышовок на Урале. На долю рыжей полевки в каменистой степи приходится 6% общего количества добытых здесь грызунов. Помимо перечисленных видов здесь встречаются полевки обыкновенная и темная, желтогорлая мышь, обыкновенный хомяк, суслики большой и малый, вблизи северной границы распространения кустарниковых каменистых степей изредка встречается бурундук. На остепненных полянах среди зарослей кустарников многочисленны колонии обыкновенной слепушонки.

В пойменных вязово-черемуховых лесах горно-степного пояса среди грызунов доминирует лесная мышь; на долю этого вида приходится здесь около 31% от общего количества добытых грызунов. Несколько уступает ей по численности рыжая полевка, доля которой в отловах составляет 28%. Третьим по численности видом в этом биотопе является лесная мышовка (13%), четвертым — желтогорлая мышь. В еще меньших количествах встречаются полевки обыкновенная, темная и полевка-экономка,

обыкновенная слепушонка, малый суслик, бурундук, в единичных экземплярах отловлена красная полевка.

В каменистых россыпях горно-степного пояса, поросших различными кустарниками, шиповником, вишней, абсолютным доминантом является рыжая полевка, на долю которой приходится 69%. Лесная мышь существенно уступает ей по численности (24%). Доля желтогорлой мыши составляет 4%, обыкновенной полевки — 2%, лесной мышовки — 1%. Редко встречачаются темная и красная полевки. Красно-серая полевка — стенотопный обитатель каменистых россыпей Урала — здесь отсутствует и обнаружена только в каменистых россыпях горнолесостепного пояса [16], где этот вид имеет нормальный жизненный цикл и обитает постоянно.

Характерные биотопы горно-лесостепного пояса — лесные колки (березовые, кленовые, дубовые, тополевые), речные и ручьевые поймы, заросшие ивами, ольхой, черемухой, высокоствольными тополями, и каменистые россыпи. В лесных колках горно-лесостепного пояса доминирует лесная мышь, субдоминантами являются рыжая полевка (28%) и желтогорлая мышь (21%). В незначительных количествах присутствуют здесь красная полевка, обыкновенная и темная полевки, лесная мышовка, на опушках колков встречаются обыкновенная слепушонка, малый суслик, домовая мышь.

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

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

Среди биотопов горно-лесного пояса наиболее характерными мы считаем смешанные широколиственные и мелколиственные леса, смешанные сосново-березовые вторичные леса, каменистые россыпи смешанных лесов, светлохвойную тайгу с примесью березы и осины, темнохвойную тайгу и каменистые россыпи среди темнохвойной и светлохвойной тайги.

В смешанных широколиственных и мелколиственных лесах горно-лесного пояса, занимающих склоны гор на высотах 500—600 м над ур. м в центральной и северной частях региона, доми-

нирующее положение среди грызунов занимает рыжая полевка (48%), субдоминантом является лесная мышь (26%). Достаточно многочисленны здесь красная полевка (7%) и обыкновенная полевка (8%), в несколько меньших количествах присутствуют в отловах темная полевка (3%), желтогорлая мышь (3%) и красно-серая полевка (2%). Помимо перечисленных фоновых для этого биотопа видов, в широколиственных и мелколиственных лесах обитают лесная мышовка, бурундук, садовая соня, обыкновенная белка, обыкновенный хомяк, летяга.

В смешанных сосново-березовых лесах, присутствующих в горах северных частей региона на высотах 500—700 м над ур. м., наиболее многочисленными видами (благодаря обилию в этом биотопе покосов, зарастающих вырубок и гарей) являются рыжая (32%) и обыкновенная (30%) полевки. Многочисленны и два других вида серых полевок—темная (17%) и полевка-экономка (8%). В целом здесь встречаются практически те же виды, что и в мелколиственных лесах, кроме красно-серой полевки.

В привершинных частях сравнительно невысоких гор центральной и северной частей региона смешанные широколиственные, мелколиственные и сосново-березовые леса граничат с каменистыми россыпями. Такие россыпи, расположенные на высотах до 700 м над ур. м., в фаунистическом отношении существенно отличаются от аналогичных образований на высотах 800 м и выше и потому выделены в самостоятельный биотоп. В таких низко расположенных россыпях самым многочисленным видом является красно-серая полевка (52%), вторым по численности видом — рыжая полевка (16%), приблизительно в равных количествах присутствуют обыкновенная и темная полевки, лесная и желтогорлая мыши. Последняя более обычна в горах западных отрогов Уральского хребта, на таких, как Аджигардак и Зильмердак, тогда как в центральных и восточных частях этот вид редок, что связано с ареалом крупноплодных деревьев и кустарников, плоды которых составляют основу рациона желтогорлой мыши. Встречаются здесь красная полевка (2%) и полевка-экономка (3%). Среди других отмеченных в смешанных лесах видов практически нет таких, которые не использовали бы каменистые россыпи. Не составляет исключения и такой вид, как обыкновенный хомяк.

Пологие склоны гор в центральной и северной частях Южного Урала на высотах 700—900 м над ур. м. заняты биотопом нижней тайги, древесный ярус которой представлен сосной, березой, осиной, лиственницей Сукачева, елью сибирской. Из-за периодических сплошных рубок биотоп нижней тайги включает значительные пространства вырубок разного возраста, находящихся на разных стадиях естественного лесовозобновления. Свежие вырубки, имеющие возраст до 10 лет, мы рассмотрим отдельно. Доминирует в нижней тайге красная полевка (41%),

субдоминантом являются рыжая (26%) и обыкновенная полевки (21%), на долю красно-серой полевки приходится 7%, темной — 2%.

В целом фауна грызунов нижней тайги менее разнообразна по сравнению с фауной смешанных лесов. Это связано с тем, что такие виды, как садовая соня, обыкновенный хомяк, домовая и полевая мыши, не поднимаются в горы выше 700 м. Верхнего предела распространения достигают в нижней тайге популяции летяги, бурундука и желтогорлой мыши.

На высотах от 900 до 1100—1200 м над ур. м. склоны гор Южного Урала заняты биотопом верхней тайги бореального типа, который представлен в основном елово-пихтовыми зеленомошными лесами с примесью лиственницы Сукачева, березы, осины. В последние десятилетия этот биотоп подвергается особенно интенсивным вырубкам. Доминируют здесь красная (34%) и рыжая (32%) полевки, численность красно-серой полевки существенно ниже (11%), на долю полевки-экономки приходится 7%, обыкновенной полевки—5%, темной—3%. В одном только биотопе верхней темнохвойной зеленомошной тайги заметную долю в отловах грызунов составляет лесной лемминг (2%).

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

На вырубках в верхней тайге доля рыжей полевки достигает 44%, а красной полевки — лишь 6%. До 14% увеличивается доля обыкновенной полевки, до 10% — темной полевки, и до 25% возрастает доля полевки-экономки, которая на вырубках в верхней тайге оказывается субдоминантным видом. Отсутствуют лесной лемминг и красно-серая полевка.

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

Для подгольцового пояса характерны биотопы подгольцовых мелколесий, криволесий и редколесий, подгольцовых мезофильных лугов — горлецовых и кислецовых, каменистых россыпей

в интервале высот 1100—1300 м над ур. м., а для горно-тундрового пояса — биотопы кустарниковых и кустарничковых тундр, травяно-моховых тундр и каменистых россыпей на высотах 1300—1580 м над ур. м.

В подгольцовых еловых мелколесьях и березовых криволесьях обитают в основном полевки красная (48%) и красносерая (45%), встречаются рыжая, обыкновенная и темная полевки, лесной лемминг и лесная мышовка. Верхний предел своего распространения находит здесь обыкновенная белка.

В биотопе горлецовых и кислецовых подгольцовых лугов доминирует красная полевка (57%), субдоминантом является красно-серая полевка (23%). Более многочисленна по сравнению с биотопом редколесий рыжая полевка (14%). Кроме того, здесь обитают полевка-экономка, темная и обыкновенная полевки, лесной лемминг и лесная мышовка. Доминирование красной полевки по сравнению с многочисленной в подгольцовом поясе красно-серой в проведенных с использованием давилок отловах грызунов в биотопе подгольцовых лугов объясняется менее скрытым характером перемещений красной полевки. Красносерая полевка во всех открытых и лишенных леса стациях перемещается осторожно по проложенным в подстилке и прошлогоднем опаде ходам, и поэтому она сравнительно плохо ловится в установленные вне этих ходов давилки. Аналогичный характер перемещений свойствен серым полевкам и лесному леммингу. Таким образом, доля всех этих видов оказывается несколько заниженной. Добавим, что постоянных поселений в подгольцовых реколесьях и подгольцовых лугах грызуны практически не образуют, здесь бывают только временные «молодежные» поселения, возникающие в благоприятные годы во второй половине лета и чаще всего прекращающие свое существование с наступлением осенних холодов.

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

В кустарниковых и кустарничковых тундрах наиболее многочисленна в уловах красная полевка (53%), на долю красносерой приходится 38%, на долю рыжей—6% Топографически места поимок рыжей полевки в подгольцовом и горно-тундровом поясах связаны со старыми дорогами, конными тропами и скотопрогонными путями; в тундровых биотопах, не подвергавшихся антропогенному преобразованию, рыжая полевка отсутствует.

В характерных для гор Южного Урала травяно-моховых тундрах [42] доминирует красно-серая полевка, субдоминантом является красная полевка, на долю этих видов приходится со-

ответственно 50 и 25% от общего числа добытых здесь грызунов. Сравнительно многочисленны серые полевки: обыкновенная (10%), темная (4%) и полевка-экономка (6%), на долю рыжей полевки приходится лишь 2%. Такое соотношение видов в травяно-моховых тундрах, на наш взгляд, полностью соответствует реальной структуре сообщества грызунов этого биотопа, поскольку грызунов здесь отлавливали ловушками на хорошо заметных путях их перемещений. Это позволило избежать занижения доли таких видов, как красно-серая полевка, редко попадающих в открыто установленные ловушки.

В каменистых россыпях горно-тундрового пояса многочисленны красная и красно-серая полевки (45% и 42% соответственно). Встречаются здесь полевки рыжая, обыкновенная, темная и полевка-экономка, а также лесной лемминг и лесная мышовка, но постоянные поселения образуют только первые два вида. Все другие грызуны появляются здесь в благоприятные годы.

Приведенные данные не столько отражают заселенность того или иного биотопа, сколько указывают на сравнительную частоту их посещения грызунами. Данные мечения свидетельствуют о том, что одна и та же особь в течение суток может побывать на вырубках, в пихто-еловой тайге, на горных лугах и вернуться в гнездовой участок в россыпях. Ежесуточная подвижность грызунов в горах составляет несколько сот метров [95], и по этой причине в мелкомасштабной мозаике биотопов горных склонов приуроченность особи только к одному биотопу оказывается маловероятной. Так, судя по отловам, рыжие полевки в основном живут на вырубках, но мечение радионуклидами свидетельствует о том, что живущие на вырубках рыжие полевки используют кормовые ресурсы каменистых россыпей, удаленных от вырубок на несколько сот метров.

Таким образом, распределение грызунов в горах Южного Урала показывает не только статические особенности их сообществ, но и динамические характеристики сравнительной подвижности (миграционной активности) того или иного вида в различных биотопах.

Сказанное справедливо не только для грызунов, чья подвижность изучена нами наиболее полно [5, 95], но и для насекомоядных, которые в наших отловах были в основном представлены представителями семейства Soricidae. Использованный нами способ фаунистических исследований — отловы стационарными ловчими конусами с канавками и без канав — не столько предполагает установление статической картины биотопического размещения насекомоядных, сколько позволяет получить сравнительные оценки подвижности видов в биотопах, показать видовые особенности миграционных потоков, биотопические особенности в соотношении числа особей, принадлежащих к наиболее подвижным внутрипопуляционным группировкам.

В ежегодно заселяемых землеройками пойменных биотопах горно-степного пояса доминирует обыкновенная бурозубка (67%), а субдоминантом является малая бурозубка (18%). В одинаковых количествах встречаются здесь средняя бурозубка и обыкновенная кутора — по 7% от общего числа добытых в пойменных вязово-черемуховых лесах землероек.

Сходная картина наблюдается и в пойменных лесах горнолесостепного пояса, но на долю обыкновенной бурозубки здесь приходится 74% от общего отлова землероек, а доля куторы снижается до 3%.

В пойменных биотопах горно-лесного пояса обыкновенная бурозубка сохраняет свое доминирующее положение (41%), а субдоминирует отсутствовавшая в поймах предыдущих высотных поясов равнозубая бурозубка (24%). На долю средней бурозубки приходится 20%, а на долю малой бурозубки — 10%. Обычна обыкновенная кутора (4%). Постоянно, но в малом числе встречается крошечная бурозубка. Из других насекомоядных здесь обитают обыкновенный еж и обыкновенный крот.

В обширных сфагновых и пушицевых болотах горно-лесного пояса (см. рис. 13) сохраняет свое доминирующее положение обыкновенная бурозубка (61%), а равнозубая, средняя и малая бурозубки встречаются здесь приблизительно в равных количествах (11%). Как и в речных поймах, здесь обитают обыкновенная кутора (4%), крошечная бурозубка и обыкновенный крот.

В окружающих болота и речные поймы заболоченных лесах, представленных чаще всего еловыми и березовыми угнетенными насаждениями, на долю обыкновенной бурозубки приходится 44%, на долю субдоминанта средней бурозубки — 20%, несколько уступают ей по численности малая бурозубка (16%) и равнозубая бурозубка (13%). Как и в других околоводных биотопах, обычна кутора (6%).

На заболоченных вырубках в горно-лесном поясе доминирует обыкновенная бурозубка (65%), присутствует в незначительном количестве обыкновенная кутора (2,5%), а на долю других видов приходится 10—12% от общей численности землероек.

В целом обращает на себя внимание большое сходство сообществ землероек во всех околоводных биотопах горнолесного пояса. При этом единственное существенное отличие их от сообществ землероек пойм горно-лесостепного и горно-степного поясов состоит в наличии значительного числа равнозубых бурозубок, которые полностью отсутствуют в низкогорных поясах.

В разнотравном сомкнутом пихтово-еловом лесу наиболее многочисленны обыкновенная (41%) и равнозубая бурозубки (33%), на долю средней бурозубки приходится 17%, на долю малой—6%. Сходная структура сообществ землероек наблюдается и в зеленомошных елово-пихтовых лесах с частыми выходами каменистого субстрата, но доминирующее положение

здесь занимает равнозубая бурозубка (37%), а обыкновенная несколько уступает ей по своей доле в отловах землероек (34%).

В смешанных елово-березовых лесах на местах давнишних вырубок и гарей в горно-лесном поясе на высотах 850-1000 м над ур. м. существует структура населения землероек, аналогичная той, что была показана для первичных сомкнутых пихтово-еловых лесов. На лугах горно-лесного пояса, имеющих частично естественное, частично антропогенное происхождение, доминирует обыкновенная бурозубка (55%), а субдоминантом является равнозубая бурозубка (26%). На долю средней бурозубки приходится 8%, а на долю малой — 11% от общей численности землероек.

На лугах подгольцового пояса (горлецовых, кислецовых и высокотравных) доминирует также обыкновенная бурозубка (40%), а на место субдоминанта выдвигается средняя бурозубка (34%). На долю равнозубой бурозубки приходится 16%, а на долю малой — 8%.

В горно-тундровом поясе в травяно-моховых тундрах структура сообщества землероек почти тождественна структуре населения землероек в биотопе разнотравных и высокотравных лугов горно-лесного пояса.

В подгольцовых редколесьях, в отличие от подгольцовых лугов, доля обыкновенной бурозубки несколько повышена (47%), а доля средней бурозубки на столько же понижена (24%), при этом доля малой бурозубки в отловах возросла (16%).

В каменистых мохово-лишайниковых тундрах на высоте 1400-1450 м над ур. м. доминирует малая бурозубка (43%), субдоминантом является средняя бурозубка (28%), приблизительно в два раза ниже доля обыкновенной и равнозубой бурозубок (по 14%). Данный биотоп имеет наибольшие отличия по структуре населения землероек по сравнению со всеми другими биотопами горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового поясов из числа изученных нами.

Своеобразная структура населения землероек и в пятнистых тундрах на высотах 1500—1580 м над ур. м. Доминирует здесь, как и в большинстве рассмотренных нами биотопов, обыкновенная бурозубка (64%), а субдоминантом является малая бурозубка (24%). На долю равнозубой бурозубки приходится 3%, а на долю средней—9% общей численности землероек.

Исследования, изученность мелких млекопитающих в горах Южного Урала далеки от завершенности. Если сообщества мелких млекопитающих центральных и самых южных частей региона изучены достаточно полно, то этого нельзя пока сказать о западных и северных частях региона, где исследования носили эпизодический характер. Между тем именно здесь наиболее полно проявляются экологические последствия интегральной антропогенной нагрузки на горные экосистемы Южного Урала, изучение которых представляется нам актуальной задачей.

КРАСНО-СЕРАЯ ПОЛЕВКА ЮЖНОГО УРАЛА

До недавих 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 стенотопным 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 Ирендык в районе пос. Тубинский Баймакского района БАССР [15]. Неоднократные попытки обнаружить этот вид в каменистых россыпях южнее (хребет Ирендык, 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 красносерой 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 стаций, создает объективные предпосылки для пространст-

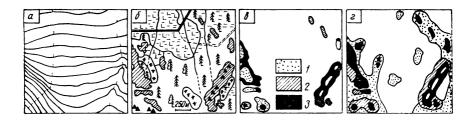


Рис. 8. Пространственная структура населения красно-серой полевки на первом узловом участке в подпоясе верхней тайги горно-лесного пояса. a—s— схемы: a— рельефа, b— размещения основных местообитаний, b— размещения красно-серой полевки в год низкой численности, b— размещения красно-серой полевки в год высокой численности. b— градации относительной численности: b— менее 1 %, b0—1—10 %, b0—6 более 10 %. Усл. обозн. биотопов см. на рис. 3.

венной дифференциации их популяций. Поскольку красно-серая полевка проявляет в горах Южного Урала многие свойства стенотопных 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 горнотундровом 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 кислецовыми 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. Красносерая 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 среднелетняя 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 экзогенных факторов среды на пусковые механизмы эндогенной популяционной регуляции. Характер размещения постоянных поселений красносерой 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

полевок местообитанием. Регулярная повторяемость такого рода элиминирующих воздействий исключает возможность формирования постоянных поселений вне россыпей и в конечном счете приводит к доказанной многими авторами стенотопности красносерой 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 горнолесного 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-

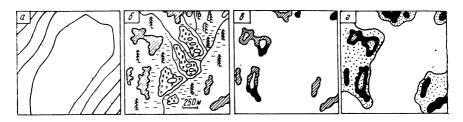


Рис. 9. Пространственная структура населения красно-серой полевки на втором узловом участке на высоте 1000 м над ур. м. Межгорная котловина с многолетней мерзлотой в горно-лесном поясе.

Усл. обозн. см. на рис. 6.

кает пойма р. Тыгын (рис. 9, a, δ). 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, θ).

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, г). 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 красносерой 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 полевок для устройства здесь гнезд. Но наличие скоплений воды в таких россыпях приводит к тому, что

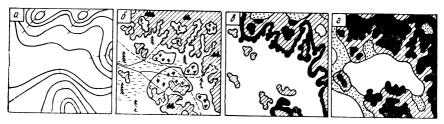


Рис. 10. Пространственная структура населения красно-серой полевки в подгольцовом поясе на высотах 1100—1300 м над ур. м. Усл. обозн. см. на рис. 6.

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 горнотундровом поясе. В годы с неблагоприятными погодными усло-

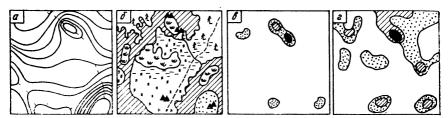


Рис. 11. Пространственная структура населения красно-серой полевки в горно-тундровом поясе на высотах 1300—1580 м над ур. м. Усл. обозн. см. на рис. 6.

виями поселения красно-серой полевки в горно-тундровом поясе встречаются крайне редко. В этом отношении выделенный нами для исследования узловой участок (рис. 11, α , δ) 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 [95], 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 красносерых 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 вырубки, которых красно-серые полевки, как правило, избегают. Таким образом, в настоящее время на Южном Урале видовой континуум красносерой 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 показателей 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 размножались (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

Таблица 4

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

_		Семен	ники	Семенные пузырьки		
Период	n	вес, г	длина, мм	вес, г	длина, мм	
Июнь	$\frac{10}{23}$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{6-7}{8-12}$	0,003-0,015 0,060-0,334	2—5 7—16	
Июль	$\frac{69}{61}$	$\begin{array}{c} 0,006-0,086 \\ \hline 0,107-0,334 \end{array}$	$\frac{3-7}{8-12}$	$\begin{bmatrix} 0,003-0,010\\ \overline{0,050-0,370} \end{bmatrix}$	$\frac{2-5}{6-13}$	
Август	$\frac{7}{17}$	$\begin{array}{c} 0,005 - 0,013 \\ \hline 0,058 - 0,330 \end{array}$	$\frac{3-6}{8-14}$	$\begin{bmatrix} 0,005-0,008\\ \hline 0,060-0,240 \end{bmatrix}$	<u>2-4</u> 9-13	
	[1		

Примечание. В числителе — неполовозрелые 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 размножавшиеся составляли 37%, тогда как в июне их доля была 63%. В августе размножалось 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, размножавшихся 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-

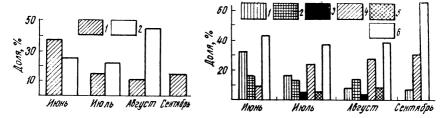


Рис. 12. Доля размножающихся самцов разного возраста от общего числа отловленных самцов красно-серой полевки в репродуктивный период 1979 г.

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 Иремельского 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.

Таблица 5 Средняя величина выводков у красно-серых полевок

	Перезимова	вшие	Сеголетки		
Пояс	M±m	n	M±m	п	
Горно-лесной Подгольцовый	$ \begin{array}{c c} 6,0\pm0,3 \\ \hline 6,2\pm0,5 \\ 6,5\pm0,3 \\ \hline 6,7\pm0,6 \end{array} $	18 6 16 29	$ \begin{array}{r} 5,0\pm0,3\\ \hline 6,0\pm0,4\\ \underline{6,7\pm0,9}\\ \hline 5,0\pm0,3 \end{array} $	10 5 3 24	
Подгольцовый	6,5±0,3		6,7±0,9	-	

Примечание. В числителе — данные 1978 г., в знаменателе — 1979 г.

Малое число выводков на одну самку за сезон размножения — важная особенность репродуктивного процесса у красносерых полевок 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 полевок 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 красносерых полевок 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 полевок 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 обусловливают 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 внутрипопуляционных 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 красносерой 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 непроизвольно 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.

4 3akas 643 49

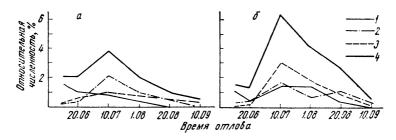


Рис. 14. Динамика относительной численности красно-серой полевки в горнолесном (а) и подгольцовом (б) поясах в 1979 г. на Южном Урале

1 — перезимовавшие, 2 — половозрелые сеголетки, 3 — неполовозрелые сеголетки, 4 — вид

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-

Таблица 6 Морфологические показатели перезимовавших красно-серых полевок Иремельского горного массива

	ļ	Сами	ы		Самки			
Показатель	1978 r. (n=31)		1979 г. (n=47)		1978 г. (n=29)		197 9 r. (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 хвоста ступни	125,6 39,0 19,5 17,0 28,0 15,8 9,9 16,2 6,51 3,84 31,4 15,2 13,6 22,3	5,6 3,3 0,6 1,1 0,5 0,4 0,3 0,5 0,21 0,17 2,7 0,9 1,0 0,9	128,5 35,5 19,1 16,5 28,4 16,0 9,9 16,8 6,66 4,0 27,6 14,9 12,8 22,1	5,1 4,4 0,9 1,5 0,9 0,5 0,3 0,6 0,3 0,15 4,4 1,0 0,9	121,1 42,3 19,1 16,7 27,6 15,4 9,4 16,0 6,50 3,7 35,1 15,9 13,4 22,8	4,8 3,8 0,5 1,0 0,5 0,3 0,5 0,4 0,26 0,13 3,0 0,8 1,1 0,8	127,0 39,3 19,0 16,4 28,0 15,5 9,5 16,5 6,61 4,02 32,7 18,6 14,7 22,0	6,5 4,2 0,8 1,3 0,8 0,5 0,6 0,26 0,15 2,8 0,9 0,9 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 температурновлажностные 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 обитаюших 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, отличавшуюся 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

Таблица 7 Морфофизиологические показатели перезимовавших самцов красно-серой полевки Иремельского горного массива, $^{0}/_{00}$

		1978 г.	(n=31)	1979 r. (n=47)		
	Индекс	М	σ	М	σ	
Сердце Почка Печень		4,56 7,32 60,4	0,62 0,78 9,9	4,97 6,91 66,7	0,92 0,96 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 полевок на высотах более 900 м над ур. м. на Южном Урале во многом сходны с показателями красно-серых полевок 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 полевок 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 Иремеле в разные годы у красно-серых полевок 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 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

	Самцы	(n=12)	Самки (n=23)		
Показатель	М	σ	М	σ	
Длина, мм тела	109,3 14,9 16,7 12,9 25,9 16,4 9,7 16,7 7,14 3,44 31,03 6,91 6,46 75,9	4,05 3,55 0,98 1,45 0,49 0,16 0,11 0,38 0,04 0,07 5,02 0,39 0,29 9,33	105,7 14,0 16,0 12,3 25,9 16,8 10,0 16,8 7,28 3,37	6,23 2,12 0,92 1,67 0,15 0,07 0,55 0,06 0,04	

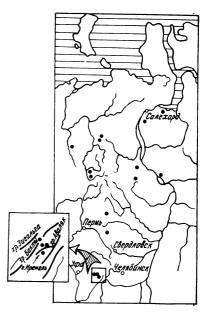
ностях г. Североуральска. Единичные экземпляры были добыты в горах Среднего Урала, в Исовском и Карпинском районах Свердловской области [22]. В 1976—1978 гг. К. И. Бердюгиным было отловлено 12 лесных леммингов в районе горы Косьвинский Камень. В 1981 г. нами совместно с И. Л. Куликовой там же было добыто 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 км² 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.

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-

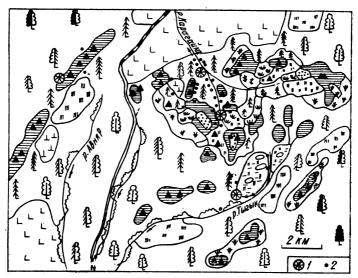


Рис. 16. Карта-схема стационара «Иремель» на Южном Урале. Отмечены поселения (1) и места наиболее частых встреч лесного лемминга (2). Усл. обозн. см. на рис. 6.

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 М. 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.

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

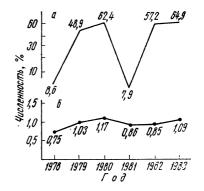
Учитывая малую изученность экологии лесного лемминга во всем его ареале, мы использовали благоприятные для работы условия стационара «Иремель» для более детального и всестороннего исследования особенностей популяционной динамики этого вида.

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» $(X_5^2=2,46;\ p>0,70)$. Одновре-

менно 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 (тр-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. Большая 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 плодовитость 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/м²:

Участок	Зеленая масса мхов в воздушно-сухом состоянии
Заболоченный ельник Тайга	$167,0 \pm 20,0$
с леммингом	

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		Нисло видов гравяного и мохового покрова на 1 м²	Проективное покрытие яруса травянистых растений, %	Проективное покрытие мохового покрова, %	
«С леммингом» «Без лемминга»		$8,96 \pm 1,95$ $7,41 \pm 1,84$	$45,8\pm 44,3$ $38,4\pm 27,8$	$77,8\pm15,1$ $76,4\pm17,6$	

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/м², что согласуется с литературными данными [87]. Поскольку используемая часть составляет около 10% этого запаса, то в качестве ресурса мы приняли 11,7 г/м². Полученные средние значения запаса зеленых частей травянистых растений в горной тайге равно в сухом весе 308 г/м², что при предельном для полевок 30%-ном потреблении [44] соответствует 103 г/м² доступных запасов.

Суточное потребление мхов леммингами оценивали в клеточных экспериментах. Для этого отловленным (n=32) в избытке давали корм в виде покрытых мхом пластин дерна размером до 0,25 м². 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 M^2 в сутки (30 г/сут: 11,7 г/м²). 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 ($10000 \text{ м}^2/365 \text{ сут} \times 3 \text{ м}^2/\text{сут}/\text{животное}$), или 90 красных полевок ($10000 \text{ м}^2/365 \text{ сут} \times 0.3 \text{ м}^2/\text{сут}/\text{животное}$).

Однако после годичного использования территории лемминг не может существовать на ней в течение, как минимум, двухтрех 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. Қанавки 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 (июльавгуст). 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 её 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:

$$\begin{split} N_{0}(t+1) &= \gamma_{\mathbb{Q}} \left(\epsilon_{1} R_{1} N_{1}^{\mathbb{Q}}(t) + \epsilon_{2} R_{2} N_{2}^{\mathbb{Q}}(t) \right), \\ N_{1}^{\mathbb{Q}}(t+1) &= \delta \lambda \, N_{0}(t) + \gamma_{\mathbb{Q}} N_{1}^{\mathbb{Q}}(t), \\ N_{1}^{\mathbb{Q}}(t+1) &= \delta (1-\lambda) \, N_{0}(t) + \gamma_{\mathbb{Q}} N_{1}^{\mathbb{Q}}(t), \\ N_{2}^{\mathbb{Q}}(t+1) &= \gamma_{\mathbb{Q}} N_{2}^{\mathbb{Q}}(t), \\ N_{2}^{\mathbb{Q}}(t+1) &= \gamma_{\mathbb{Q}} N_{2}^{\mathbb{Q}}(t), \end{split}$$

где:

 $\epsilon_1\left(\epsilon_2\right)$ — доля самок-сеголеток (перезимовавших), принимающих участие в размножении в момент времени t:

 $N_2^{\mathcal{O}}(t)\left(N_2^{\mathcal{Q}}(t)\right)$ — численность перезимовавших самцов (самок); $N_{\mathfrak{g}}(t)$ — численность новорожденных;

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

 $\gamma_{\vec{o}} \, (\gamma_{\mathcal{Q}})$ — выживаемость самцов (самок) в возрасте старше одного месяца;

δ — выживаемость детенышей в первый месяц жизни;

λ — соотношение полов среди новорожденных;

 $R_{\scriptscriptstyle 2}$ — число детенышей в помете перезимовавших самок;

R₁ — 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 $N(t) = N_0(t) + N_0^{\gamma}(t) + \ldots + N_2^{\gamma}(t)$, 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 $\gamma_W -$ 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) $\gamma_{\mathcal{S}} = \gamma_{\mathcal{Q}} = \gamma$; 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 0.97 = 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 γ =0,90; δ =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		Доля самок, участвующих в размножении, по месяцам*						
. pya	Величина помета	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь		
		$\begin{bmatrix} 100 \% & (n=11) \\ 0 & (n=8) \end{bmatrix}$	$\begin{vmatrix} 95 \% & (n=14) \\ 100 \% & (n=22) \end{vmatrix}$	5 % (n=12) 0 (n=27)	$\begin{vmatrix} 0 & (n=4) \\ 0 & (n=11) \end{vmatrix}$	0 (n=1) 0 (n=8)		

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

Таблица 11 Демографические параметры иремельской популяции красной полевки

_	_	Доля самок, участвующих в размножении, по месяцам							
Группа	Величина помета	май	июнь	июль	август	сентябрь			
Зимовавшие	$7,2\pm0,4 \ (n=27)$	100 % (n=8)	100 % (n=8)	95 % (n=20)	5 % (n=16)	0 (n=4)			
Сеголетки І генерации	$5.7\pm0.6 \ (n=41)$	0 (n=3)	7 % (n=3)	29 % (n=38)	5 % (n=19)	0 (n=14)			
Сеголетки II генерации	$5.7\pm0.3 \ (n=30)$	_	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) *

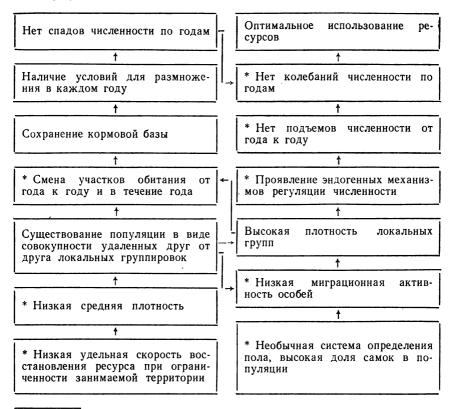
	Лесн	ой лемминг	, 8	γ	Кра	сная полеви	(a, 8
Υ	0,4	0,5	0,6		0,4	0,5	0,6
0,85 0,90 0,95	0,70 0,86 1,04	0,96 1,18 1,43	1,25 1,53 1,86	0,85 0,90 0,95	1,39 1,65 1,95	1,87 2,22 2,62	2,40 2,85 3,37

^{*} 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 г-отобранные виды демонстрируют характерные адаптивные черты К-отобранных видов, представляют, по нашему мнению, большой теоретический и практический интерес. Основываясь на полученных результатах, мы разработали общую схему адаптации г-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 К-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 г-отобранного вида, использующего мелленно 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 г-отобранного вида. Длительная изоляция привела в нашем случае к репродуктивной стратегии, характерной для К-отобранных видов.

ГРЫЗУНЫ ГОР ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

Приполярный Урал представляет значительный интерес для зоологов и других специалистов, так как это наиболее высокая часть Уральских гор, где природа сохранилась почти в первозданном виде. Кроме того, этот район наименее изучен, и по нему проходит граница распространения целого ряда видов. Перспектива усиления хозяйственного освоения Приполярного Урала требует всестороннего изучения фауны в целях сохранения и рационального использования ее в будущем.

До настоящего времени животный мир Приполярного Урала был известен в основном по результатам нескольких комплексных экспедиций XVIII, XIX и первой половины XX вв. [4, 67]. Зоологические исследования экспедиций были направлены в первую очередь на обследование промысловых видов. Поэтому, хотя и были составлены списки млекопитающих изучаемого района, описание мелких грызунов (Myomorpha) не могло претендовать на полноту и конкретность. Наиболее подробно эта группа млекопитающих описана К. К. Флеровым [116], побывавшим на Приполярном Урале (Восточный макросклон, верховья г. Маньи) в составе Североуральской комплексной экспедиции АН СССР и Уралплана в 1927 г. В 1968—1972 гг. проведено обследование фауны млекопитающих (в том числе и Myomorpha) западного макросклона Приполярного Урала (на широте массива Сабля) группой зоологов Коми ФАН СССР во главе с В. В. Турьевой [113-115]. Наши данные, собранные за 1977—1984 гг., охватывают территорию восточного макросклона от главного водораздела до Западно-Сибирской равнины в широтном направлении и от горы Неройка до устья р. Балбанью — притока р. Кожима.

К Приполярному Уралу относится территория Уральской горной страны от верховьев р. Хулги до широтного участка р. Щугор, протянувшаяся на 240 км (65° 40′—64° 00′ с. ш.). Приполярный Урал — наиболее возвышенный участок Урала, где находятся самые высокие горы — Народная, Карпинского, Манарага и др. В центральной его части Уральский хребет

6 3aka3 643 73

Таблица 13 Видовой состав фауны грызунов (Myomorpha) на Приполярном Урале

Западный		Восточный	Восточный макросклон			
D	макросклон	По данным	_			
Вид	По данным В. В. Турьевой [114]	К. К. Флерова [116]	По нашим данным			
Красная полевка Красно-серая полевка	+ + + + - + + +	+ ++++ ++	+ + + + + + + + +			

расширяется до 150 км. Составляют Приполярный Урал три основные орографические элемента: Исследовательский хребет и Народо-Итьинский кряж, образующие Большой (Каменный) Урал с ярко выраженным альпийским рельефом, и Малый (Лесной) Урал со сглаженными формами рельефа, примыкающий с востока к Большому. А. Н. Макунина [63] выделяет Приполярный Урал в ландшафтную область с двумя провинциями — Западной и Хулгинско-Маньинской, которые в основном занимают западный и восточный макросклоны этой части Урала. Эти две провинции резко отличаются по климатическим характеристикам, что связано главным образом с большим количеством осадков на западном макросклоне по сравнению с восточным [51]. Ландшафты Приполярного Урала характеризуются хорошо выраженной вертикальной поясностью. Горнотаежная растительность поднимается до высоты около 600 м, выше распространены редколесья подгольцового пояса, горные тундры и гольцовые пустыни. Однако благодаря особенностям мезорельефа строгая вертикальная поясность нарушается, вследствие чего происходит смешение отдельных ландшафтных элементов различных высотных поясов, создающее сложную мозаику типов биогеоценозов на разных высотных уровнях.

Фауна мышеобразных Приполярного Урала представлена десятью видами, местообитания которых не связаны с населенными пунктами (табл. 13). В населенных пунктах, по нашим данным и данным К. К. Флерова [116], встречаются два синантропных вида — домовая мышь и серая крыса. Видовой состав грызунов изучаемой группы состоит из зональных или азональных видов, имеющих обширные ареалы, выходящие далеко за пределы Уральского региона. Относительная изоляция ураль-

ских популяций красно-серой полевки [17] не привела к появлению каких-либо существенных морфологических отличий у них. Это свидетельствует либо о недавнем возникновении изоляции, либо о наличии пусть временных, но постоянно возобновляющихся контактов с населением этого вида в других частях ареала посредством ареальных мостов (коридоров). Все остальные виды населяют и прилегающие равнинные территории, по крайней мере в пределах предпочитаемой ландшафтной зоны или еще шире. Подобный характер фауны грызунов Приполярного Урала свидетельствует о сравнительно недавнем времени ее формирования, что подтверждается данными географов [63] о недавнем времени формирования ландшафтов описываемого района.

Другая особенность видового состава грызунов этого участка Уральских гор состоит во взаимопроникновении ареалов некоторых форм, основная часть местообитаний которых лежит в противоположных направлениях, а изучаемая территория служит их границей. Приполярный Урал населяют более «южные» виды — рыжая полевка, лесная мышовка (северо-восточная граница ареала) и «северные» виды — полевка Миддендорфа (югозападная граница ареала), копытный лемминг (южная граница). По-видимому, здесь проходит северная граница распространения лесного лемминга. Во всяком случае, на Полярном Урале этот вид не отмечен ни одним автором [9, 18, 109, 116]. Судя по всему, такой видовой состав грызунов определяется своеобразием физико-географических условий, о которых говорилось выше.

Сравнение видовых списков грызунов В. В. Турьевой [114], К. К. Флерова [116] и нашего позволяет выявить некоторые изменения фауны на разных макросклонах во времени (район проведения работ К. К. Флерова входит в обследованный нами). Как видно из табл. 13, наш список отличается от списков В. В. Турьевой и К. К. Флерова только по количеству видов. Мы полагаем, что это отнюдь не связано с объемом проведенных отловов.

Как известно, для выявления редких видов требуется проведение отловов в большом объеме в течение ряда лет, чтобы «поймать» либо один из узколокальных рефугиумов, в которых поддерживается существование редкого вида в данном районе, либо подъем численности населения редкого вида, когда он распространяется по району несколько шире. У В. В. Турьевой и К. К. Флерова (несмотря на то, что материал собирался только два года) объем проведенных отловов достаточно большой для выявления постоянно обитающих, хотя и малочисленных видов. Из трех видов, отсутствующих у К. К. Флерова, два (северная мышовка и рыжая полевка) в наших сборах ловились неоднократно, хотя и не каждый год, так что они не могли остаться не обнаруженными этим исследователем, если

бы обитали постоянно в период его пребывания там. Точно так же из двух видов, отсутствующих у В. В. Турьевой, один вид (полевка Миддендорфа) нами добывался более или менее регулярно, поэтому его отсутствие в списке этого автора не может считаться случайностью. Дополнительным подтверждением последнему служит отсутствие полевки Миддендорфа в материалах Л. Я. Топорковой [110].

При сравнении списков Турьевой и Флерова обнаруживается пять общих видов. В первом списке отсутствуют «северные» виды (полевка Миддендорфа и копытный лемминг), во втором — «южные» (рыжая полевка, лесной лемминг, северная мышовка). Для более четкого представления о степени различий между тремя видовыми списками мы рассчитали индекс сходства по Охиаи [144] Ко по формуле

$$K_0 = C/\sqrt{a \cdot b \cdot 100 \%}$$
.

Для нашего списка и списка В. В. Турьевой K_0 составил 89 %, для нашего списка и списка K. K. Флерова — 84 и для списков В. В. Турьевой и K. K. Флерова — 67 %. Как видно из приводимых величин K_0 , степень сходства наших данных с данными цитируемых авторов примерно одинакова. Сходство же списков В. В. Турьевой и K. K. Флерова намного меньше. Таким образом, фауна грызунов на восточном макросклоне за прошедшие 50—60 лет изменилась в такой же степени, в какой отличается в настоящее время фауна разных макросклонов. Эти изменения связаны с появлением в нашем списке южных форм. Более «северный» характер фауны на восточном макросклоне соответствует более холодному и континентальному климату к востоку от водораздела, в частности более суровой зиме с меньшим количеством осадков [51], что отражается на условиях зимовки грызунов.

Различия в видовом составе грызунов западного и восточного макросклонов обусловлены, видимо, не только современными погодно-климатическими условиями, но и связаны с историей формирования нынешних экосистем Приполярного Урала и фауны грызунов как компонента этих экосистем. Материалы по изучению четвертичных отложений [57] свидетельствуют о том, что северные районы Урала (начиная с 62° с. ш.) освободились от ледникового покрова, скорее всего, в конце верхнего плейстоцена. Не исключена возможность что центральная часть Приполярного Урала была покрыта ледником и в голоцене. Во всяком случае, при освобождении от покровного оледенения и формировании биоты Приполярного Урала водораздельная часть Уральского хребта долгое время служила естественной физико-географической преградой для расселения «восточных» видов на запад и «западных» — на восток. Если учесть современное состояние ареалов грызунов [17, 43], то для западных видов эта преграда более существенна, чем для восточ-

Таблица 14

Вид			Список В. В. Турьевой [114]	Наш список	Список К. К. Флерова [116]
Рыжая полевка Лесной лемминг Копытный леммин			+++	++ + +	_

Оценка обилия некоторых видов грызунов на Приполярном Урале

 Π римечание. (-) — вид в списке отсутствует, (+) — добыты единичные экземпляры, (++) — редкий вид, (+++) — обычный вид.

ных. В частности, красная полевка широко распространена на севере Европы, тогда как рыжая полевка на Восток проникла, по-видимому, через Средний Урал и лесостепную полосу Западной Сибири.

Характер границ ареалов некоторых видов грызунов на Приполярном Урале свидетельствует о разных путях формирования фаун макросклонов: европейском (юго-западном), и сибирском (северо-восточном). В то же время нельзя до конца исключить инвазии некоторых видов вдоль Уральского хребта с юга по мере отступления ледников к северу. В частности, красносерая полевка, по нашему мнению, впервые появилась на Урале в южных районах, не покрывавшихся ледником, откуда они по «коридору» в полосе южной тайги Восточной Европы проникла на север Западной Европы (в Скандинавию), а по мере освобождения северных районов Урала от ледового покрова распространилась вдоль хребта на север. В Коми АССР красносерая полевка пришла, по-видимому, позднее, спустившись с Уральских гор на равнину. До сих пор остается открытым вопрос о путях формирования тундровых форм грызунов. Основная часть их ареала в настоящее время расположена к северу и востоку от Приполярного Урала. Утверждать же проникновение этих видов с севера неправомерно, поскольку формирование фауны западно-сибирской тундры вряд ли происходило ранее приполярно-уральской.

Рассмотренные различия между тремя видовыми списками выглядят более существенными, если сравнить оценки обилия некоторых видов (табл. 14). Из приведенных оценок видно, что обилие рыжих полевок и лесных леммингов к востоку от водораздела меньше, чем к западу, а 50 лет назад эти виды здесь обнаружены не были. Копытный лемминг, наоборот, отсутствует к западу от водораздела, на восточном же макросклоне встречается в единичных экземплярах, а 50 лет назад был здесь обычен. Отмеченный характер изменений обилия грызунов в географическом и временном аспектах свидетельствует о тен-

денции к изменению видового состава восточного макросклона в сторону обогащения «южными» формами за счет «северных». Мы не беремся утверждать, что эта тенденция носит исторический характер, хотя сведения о прогрессивном таянии современных ледников на Приполярном и Полярном Урале [51] позволяет соотнести выявленные изменения видового состава с общим потеплением климата. Но можно уверенно говорить об увеличении в настоящее время обмена между фаунами восточного и западного макросклонов в связи с большей доступностью водоразделов, а также о лабильности видового состава и продолжении процесса формирования фауны изучаемого района, что является еще одним доказательством исторической молодости описываемого фаунистического комплекса.

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ГОР ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Известно, что обширный ареал, охватывающий различные климатические зоны, не всегда может быть показателен эврибионтности вида [120]. В частности, мелкие млекопитающие могут избегать воздействий неблагоприятных климатических факторов, находя подходящие условия в локальных местообитаниях. В этом отношении Полярный Урал — одно из интересных мест для изучения приспособительных механизмов этой группы животных в условиях гор Субарктики.

Полярно-Уральская горная область объединяет береговой хр. Пай-Хой и все горные хребты и возвышенные предгорья, расположенные севернее верховьев р. Хулги. Высокоширотное расположение определяет своеобразие климатических условий этого района. Для него характерны сильные и продолжительные ветры как зимой, так и летом, оказывающие большое влияние на температурный режим. Зимой западные и юго-западные ветры приносят теплые массы воздуха, повышая температуру на 8-10°C. В летние и весенние месяцы северные и северовосточные ветры значительно понижают температуру на всей территории. Плюсовые температуры отмечаются только в конце мая, а основная масса снежного покрова сходит в конце июня. В горах все лето сохраняются снежники, которые тают только к середине сентября — началу выпадения нового снежного покрова. В некоторые годы они не успевают растаять. Имеются здесь и ледники.

Резкая смена температур характерна как для летнего, так и для зимнего периода. Летом она может явиться причиной выпадения снега в середине июля, при этом снежный покров держится несколько дней, а затем его бурное таяние вызывает летний паводок, который распространяется и на устья горных рек. Такие явления сами по себе могут оказывать решающее влияние на численность мышевидных грызунов.

МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

В жизни мелких млекопитающих огромную роль играет «экологическая терморегуляция» [105] — выбор наиболее благоприятных условий из числа доступных; использование особенностей микроклимата, постройка убежищ, миграция и т. д. Обитание в термостатических условиях убежищ привело к закреплению таких черт терморегуляции, которые не обеспечивают достаточного постоянства температуры тела при изменении внешней температуры. Поэтому у мелких млекопитающих выработались реакции, направленные на выбор соответствующих условий среды, а также создание благоприятных тепловых условий существования (устройство убежищ, коллективная терморегуляция и т. д.). В частности, широкое использование нор как убежищ основано на поисках и выборе мест с благоприятным тепловым режимом. Все мелкие млекопитающие отличаются очень чуткой реакцией на качественные изменения условий теплообмена и питания. Пределы оптимального состояфакторов среды, определяющих интенсивность обмена веществ, для них сужены по сравнению с оптимумом более крупных млекопитающих, что и определяет их довольно низкую индивидуальную выживаемость [84]. Вместе с тем известно, что каждый вид мелких млекопитающих, имеющий широкое географическое распространение, переносит контрастные изменения условий существования, свойственные отдельным годам, сезонам, и районам ареала. На северной и высотной границах распространения для них все большее значение приобретают микроклиматические условия конкретных мест обитания, при этом возрастает стенотопность вида.

В условиях Полярного Урала микроклиматические условия обитания мелких млекопитающих относительно постоянны за счет сглаживающего влияния растительности летом и снежного покрова зимой. Так, полевка-экономка обитает в заливаемых в половодье болотистых участках с кочкарником, поросших осокой и другими околоводными растениями. Отмершие листья и побеги трав образуют здесь массу пустот и ниш под кочками, которые используются полевками в качестве временных убежищ, кормовых столиков и т. д. Кроме того, близость воды, обладающей высокой теплоемкостью, оказывает сглаживающее действие при кратковременных понижениях температуры воздуха летом и поддержания более высокой подснежной температуры зимой. Темная и красная полевки придерживаются участков с древесной растительностью, причем первая из них обитает на разнотравных лесных полянах, хорошо прогреваемых солнцем, защищенных от действия ветров, а вторая предпочитает селиться под пологом леса, где также создаются благоприятные микроклиматические условия во все сезоны года.

Красно-серая полевка на Полярном Урале неизменно тяготеет к каменистым россыпям на склонах гор, поросших лесной растительностью, чаще с южной экспозицией. На таких же склонах, но в крупноблочных россыпях, окаймленных порослью рябины, обитает северная пищуха.

Эти участки лучше прогреваются в солнечные дни, лес и кустарниковая растительность создают дополнительные укрытия для животных. В зимнее время в этих местообитаниях самый мощный снежный покров. Здесь и были проведены разовые измерения температур при резко различающихся погодных условиях. Так, в середине июля при пасмурной тихой погоде внешняя температура составляла $+16\,^{\circ}$ С, в нише под пологом травы $+15\,^{\circ}$ С, а температура земли на глубине 5 см $+8\,^{\circ}$ С. При смене погоды на солнечную безветренную температура поверхности земли (сухие листья и трава, освещенные солнцем) поднималась до $+28\,^{\circ}$ С, в нише под пологом травы $+15\,^{\circ}$ С, в глубине норы (10 см) $+11\,^{\circ}$ С, а почвы на глубине 5 см $+8\,^{\circ}$ С. Ночью температура воздуха в этих укрытиях понижалась до $+7\,^{\circ}$ С и сравнивалась с внешней.

Сильный холодный ветер понижает и выравнивает температуру в местообитаниях полевок, и она мало чем отличается от температуры на глубине 5 см.

Наиболее контрастные температуры наблюдаются в тихие и теплые солнечные дни. Поверхность лесной подстилки под солнечными лучами нагревается до $+40\,^{\circ}$ С, а температура под слоем листьев доходит до $+20\,^{\circ}$ С, но на глубине 5 см даже при продолжительной теплой погоде не поднимается выше $+9\,^{\circ}$ С и обычно держится на уровне $+5\,^{\circ}$ С. В глубине нор полевок температура составляет от +4 до $+7\,^{\circ}$ С при внешней, доходящей до $+28\,^{\circ}$ С в тени в самые жаркие часы дня. Суточный ход температур в норах полевок составляет всего $3-4\,^{\circ}$ С в летний период, а температура грунта в норе изменяется не более чем на $1-2\,^{\circ}$ С.

Осенью (8—14 сентября) суточные колебания температуры на склоне горы под пологом леса (южная экспозиция) достигали $+10...+13\,^{\circ}$ С (от $+2\,^{\circ}$ С ночью до $+16\,^{\circ}$ С днем в самые теплые часы). Сходная картина суточных колебаний температуры в эту неделю наблюдалась в горах на верхней границе распространения растительности. Здесь также отсутствовали заморозки на почве, и температура ночью опускалась до $+3\,^{\circ}$ С, но в дневные часы поднималась до $+22\,^{\circ}$ С. В то же время на открытых участках у подножья горы температура в те же ночные часы опускалась до $-3\,^{\circ}$ С, а в дневные поднималась до $+15\,^{\circ}$ С.

При ветреной и пасмурной погоде характер суточных колебаний температуры в этих трех точках несколько иной. На склоне горы под пологом леса суточные колебания температуры в течение недели достигали 10°С. В то же время у подножья

горы на опушке леса они составляли $14\,^{\circ}$ С (от -1° ночью до $+13\,^{\circ}$ С днем). На верхней границе леса температура изменялась в пределах $11\,^{\circ}$ С (от -2° ночью и до $+9\,^{\circ}$ С днем).

Таким образом, открытые площадки вверху при ветреной погоде охлаждаются сильнее, чем у подножья, а на склоне в лесу микроклиматические температуры более постоянны даже при ветреной погоде.

С наступлением зимы и установлением постоянного снежного покрова создаются особые температурные условия в местообитаниях полевок [6]. На участках, где снег выдувается и толщина его не превышает 5—10 см, температура поверхности почвы почти не отличается от внешней. В тех местах, где надуваются сугробы снега (овраги, заросли кустарников, лес) толщиной до нескольких метров, создаются более благоприятные условия для зимовки мелких животных. Так, в лесу на склоне горы за весь зимний период температура под снегом не опускалась ниже —10°С и составляла в основном —4...—8°С. Слой снега здесь достигал 1,5 м. Даже на верхней границе леса в местах с глубоким снегом (выемки, лощины, подветренные склоны и т. д.) температура не опускалась ниже —12°С при морозах до —50°С, что определялось, возможно, близостью водоносного горизонта на склоне.

Итак, выбор полевками зимних местообитаний определяется более высокими подснежными температурами последних. На Полярном Урале самые благоприятные микроклиматические условия наблюдаются на склонах гор, покрытых лесом, и преимущественно южной экспозиции. Температурные пределы существования полевок составляют здесь 15—20°С (от —8°С зимой под снегом до +7°С в норах и убежищах летом).

РАЗМЕЩЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО БИОТОПАМ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

На Урале, как и в других горных системах, высотная поясность растительного покрова представляет частный случай проявления горизонтальной зональности. Однако режим тепла и влаги при подъеме в горы изменяется значительно быстрее, чем на равнинах при передвижении с юга на север. Вертикальные пояса значительно уже, чем аналогичные зоны и подзоны, и набор их даже на ограниченной территории разнообразнее. На одних и тех же высотах может быть выражено несколько высотных поясов. Отличаются они от аналогичных им зон и подзон по рельефу, грунтовым условиям, режиму увлажнения, составу и формированию флоры и фауны и т. д. [25].

На Полярном Урале преобладают хребты с высотами 900—1000 м и перевалы до 300—500 м. Древесно-кустарниковая растительность поднимается по склонам до 200—250 м и на перевалы обычно не выходит. Горный рельеф способствует созда-

нию здесь более мягкого микроклимата в межгорных понижениях и замкнутых котловинах, проникновению на север древесных и кустарниковых ассоциаций, приуроченных к хорошо дренированным берегам горных рек и ручьев. Эти растительные ассоциации создают хорошо выраженный, особенно в южной части Полярного Урала (район плато Рай-Из), горно-лесной пояс, состоящий из лиственницы, березы извилистой, ели, рябины в сочетании с разнотравными лужайками среди леса, интразональными участками моховых и кустарниковых тундр, каменистыми россыпями и хорошо дренированными участками по берегам рек с совершенно специфическими условиями и соответствующим набором высших растений.

Выше по склонам гор располагается подгольцовый пояс, представленный сочетанием горных тундр с участками редкостойных лиственниц, куртинками березы извилистой, кустами ольхи, можжевельника, багульника. Горные тундры простираются в южной части Полярного Урала до 600—700 м над ур. м. и представлены главным образом каменистыми, реже лишайниковыми, а на более ровных местах с значительным увлажнением — моховыми. Вершины гор заняты поясом «холодных гольцовых пустынь» [41] с открытыми каменистыми россыпями, лишенными высшей растительности.

Горно-лесной пояс Полярного Урала характеризуется относительным разнообразием биотопов, которые населяют 15 видов мелких млекопитающих: красная и красно-серая полевки, полевка-экономка, водяная, темная и узкочерепная полевка Миддендорфа. В некоторые годы бывает многочислен сибирский или обский лемминг и копытный лемминг. Последний обычен в тундровых и лесотундровых ландшафтах предгорий Полярного Урала. К. К. Флеров [116] относил его к горным грызунам Приполярного Урала. Нами он также отлавливался в горных тундрах подгольцового пояса. Кроме мелких видов грызунов в каменистых россыпях обитает северная пищуха, ареал которой ограничен небольшим участком Полярного и Приполярного Урала [38]. Из других видов мелких наземных млекопитающих здесь обитают пять видов насекомоядных: обыкновенная, средняя, арктическая, или тундряная [49, 78], и малая бурозубки, а также водяная кутора.

В пределах горно-лесного пояса выделяется семь основных биотопов. В долинах у подножья и по склонам гор располагаются типичные северо-таежные леса. Высота деревьев доходит до 17—20 м, сомкнутость крон 0,4—0,5, в подросте встречаются рябина, ольха, заросли карликовой березы и багульника. Напочвенный покров представлен зарослями брусники, черники, линнеи северной, изредка морошки, княженики, хвоща. Моховой покров обычно не выражен, но встречаются отдельные пятна мха на старых пнях, поваленных деревьях и т. д. Это характерные биотопы красной полевки, которая доминирует среди

Таблица 15 Соотношение видов мелких млекопитающих в лиственнично-елово-березовом лесу — местообитании красной полевки

		Полевки						Бурозубки			
Параметр	красная	красно- серая	экономка	темная	узкоче- репная	Мидден- дорфа	обыкно- венная	средняя	арктиче- ская	Малая	Кутора
Относительная численность, экз. на 100 ловушко-суток Доля в улове, %	1 10 0	_ _	_	1,3 8,9			0,6	0,6	0,5 3,3	0,2 1,1	_
Относительная численность, экз. на 10 канавко-суток	12,0 26,6	_	_	7,0 15,6	_	=	9,0 20,0	7,0 15,6	7,0 15,6	3,0 6,7	

Таблица 16 Соотношение видов мелких млекопитающих на разнотравных лесных полянах в горно-лесном поясе

		Полевки						Бурозубки			
Параметр	красная	красно- серая	экономка	темная	узкоче- репная	Мидден- дорфа	обыкно- венная	средняя	арктиче- ская	малая	Кутора
Относительная численность, экз. на 100 ловушко-суток	8 2 7,6	 	_	14 48,3	<u>-</u>	_	1 3,4	5 17,2	1 3,4	1 1	_
Относительная численность, экз. на 10 канавко-суток	3 10,7		5 17,5	5 17,6	5 5	_	5 17,8	_	2 7,1	2 7,1	1 3,6

Таблица 17 Соотношение видов мелких млекопитающих в некоторых биотопах горно-

				Полев
Биотоп	красная	красно-серая	экономка	темная
Болота с кочкарником . Аллювиальные луга по	_	_	8 (66,7)*	_
берегам поймы	10 (30,8)	-	_	_
Каменистые россыпи в лесу	4,5 (31,0)	10 (69,0)	1 (9,3)	_

^{*} B скобках — доля, %.

других видов (табл. 15). Здесь же встречаются обыкновенная, средняя, арктическая и малая бурозубки, а с ближайших лесных полян заходит темная полевка.

Лесные поляны, защищенные от ветров и обычно зарастающие пышным луговым разнотравьем из вейника, герани лесной, вероники, чемерицы, раковой шейки, овсяницы и т. д.,—характерные места обитания темной полевки. Однако эти биотопы, отличаясь, вероятно, хорошими кормовыми и защитными условиями, посещаются и другими видами полевок и землероек (табл. 16).

Темная полевка на Среднем и Северном Урале заходит в гольцовую зону вместе с красной полевкой [23]. На Полярном Урале она встречается только в долинных лесах горнолесного пояса. Район плато Рай-Из является, вероятно, самым северным пределом распространения этого вида на Урале.

Болотистые участки с кочкарником, берега водоемов, заросшие осокой, заселяются полевкой-экономкой, здесь же встречаются обыкновенная и средняя бурозубки (табл. 17). Водяная полевка также может встречаться совместно с экономкой, но предпочитает берега водоемов, поросших кустарником.

Если в Восточной Сибири полевка-экономка поднимается в горы и заходит даже в гольцовый пояс по участкам с осоковозлаковой растительностью и обитает здесь совместно с северной пищухой и высокогорной полевкой [132], то на Урале, даже в средней его части, она практически отсутствует в подгольцовом поясе [23]. На Полярном Урале полевка-экономка встречается только у подножья гор, в осоковых болотах и по берегам водоемов. Если она заходит в другие биотопы, то только в случае, если они расположены вблизи ее местообитаний. Так, полевка-экономка отлавливается на разнотравных лесных полянах — местообитании темной полевки. Заселяя дренажные канавы вдоль линии железной дороги (на участках, где железная дорога проходит по кустарниковым и моховым тундрам в гор-

ки ′			Бурозубки							
узкочере пная	Миддендорфа	обыкновенная	средняя	ар ктиче- ская	малая	Кутора				
		2 (16,7)	2(16,7)		_	_				
21,3(65,4)		1,3(3,8)	_	_	-	_				
=	9,3(86,1)	_	0,3(2,8)	0,3(2,8)	_	_				

но-лесном поясе), она соседствует с полевкой Миддендорфа. Однако в чисто тундровых биотопах полевка-экономка, как правило, не встречается, хотя в засушливые годы при значительном обсыхании биотопов она может заходить на них, когда полевка Миддендорфа практически исчезает здесь, концентрируясь на более увлажненных участках.

Аллювиальные луга по берегам и островам горных рек бывают заселены колониями узкочерепной полевки. Вблизи водоемов и болотистых участков в эти колонии могут заходить полевки-экономки, а из лесных биотопов — красные полевки (см. табл. 20).

Данный район Полярного Урала — южный предел распространения большой узкочерепной полевки. Как везде на границах ареала, вид становится здесь исключительно стенотопным. Заселяя аллювиальные луга, узкочерепная полевка не встречается в верхних поясах гор и ограничивается в своем распространении долинами рек, стекающих с восточного склона Полярного Урала (вплоть до р. Сыни). В пойме нижней Оби и на ее правом берегу узкочерепная полевка отсутствует, не находя для себя благоприятных биотопов. В пределах Полярного Урала расположение колоний этого вида непостоянно и меняется год от года, что связано, возможно, с изменением видового состава растительности на участке, занятом колонией.

На склонах гор, в каменистых россыпях, поросших лесом, обитает красно-серая полевка. Здесь же встречается и красная полевка (см. табл. 17). Биотопы красно-серой полевки на Полярном Урале характеризуются наличием каменистого грунта на склонах преимущественно южной экспозиции. Растительность обычно представлена березово-лиственничными насаждениями, зарослями ольхи и рябины. В подросте встречаются багульник, карликовая береза и др. У подножья гор, в долинах рек с аналогичными насаждениями доминирует красная полевка. Известны случаи, когда красно-серая полевка присутство-

Таблица 18

Морфологические особенности красных полевок (перезимовавшие самцы) высотных поясов Полярного Урала

	·	Горно-лесі поя с	ной		Подгольцовый пояс		
Показатель	n	M± m	Cυ	n	M±m	Си	
Длина тела, мм Относительная длина хвоста	12 12 12 12 12	$105,0\pm1,3$ $0,29\pm0,01$ $0,16\pm0,01$ $0,13\pm0,002$ $24,6\pm0,2$ $3,8\pm0,05$	4,4 17,5 3,8 5,4 2,0 4,2	12 12 12 12 12	$109,0\pm1,8$ $0,28\pm0,01$ $0,15\pm0,01$ $0,13\pm0,03$ $24,1\pm0,4$ $3,9\pm0,06$	26,6 7,7 4,2	
промежутка, мм Скуловая ширина, мм Высота черепа, мм Длина зубного ряда, мм	6 8 10	$\begin{bmatrix} 3,8\pm0,05\\13,7\pm0,2\\9,1\pm0,1\\4,9\pm0,05 \end{bmatrix}$	4,2 4,0 4,4 3,0	8 7 7 9	$3,9\pm0,06$ $13,2\pm0,04$ $9,0\pm0,1$ $4,8\pm0,04$	4,3 1,0 1,2 2,9	

вала в уловах в долинных лесах, что объясняется наличием близко расположенных каменистых россыпей или выходом на поверхности скальных пород. Такая строгая приуроченность красно-серой полевки к каменистым биотопам определяется, по-видимому, микроклиматическими условиями этих стаций.

В пределах горно-лесного пояса, среди леса, встречаются интразональные тундровые участки с характерной растительностью (мхи, лишайники, осоки, голубика, пушица и т. д.) и значительной увлажненностью. На таких участках обычно селятся полевки Миддендорфа, а в годы высокой численности и обские лемминги. В пределах этих участков по берегам дренажных водотоков и водоемов, поросших осокой, обитает полевка-экономка (см. табл. 17).

Крупноблочные каменистые россыпи на склонах гор, заросшие по краям кустами рябины, заселены северной пищухой. В этих биотопах обитают также красные и красно-серые полевки.

Таким образом, разнообразие биотопов и микроклиматических условий горно-лесного пояса являются основной причиной относительно богатого видового состава мелких млекопитающих. населяющих этот пояс.

В подгольцовом поясе на верхней границе распространения древесной и кустарниковой растительности и каменистых горных тундр обитают красные и красно-серые полевки, а на сырых участках горных тундр — полевки Миддендорфа. Здесь же встречаются бурозубки — средняя, тундряная и малая. По дан-

ным ловушко-суток, соотношение видов следующее, экз. на 100 л/с: красная полевка — 16,2 (74,8%); красно-серая полевка — 4,4 (20,2); полевка Миддендорфа — 0,5 (2,5%); средняя бурозубка — 0,2 (0,8%); тундряная бурозубка — 0,2 (0,8%). По данным ловчих канавок, соотношение видов следующее, экз. на 10 канавко-суток: копытный лемминг — 2,5 (11,7%); северная пищуха — 2,5 (11,7%); красная полевка — 1,3 (6,1%); малая бурозубка — 3,8 (3,8%); средняя бурозубка — 10,0 (46,7%); тундряная бурозубка — 1,3 (6,1%). Таким образом, в подгольцовом поясе отсутствуют темная и узкочерепная полевки, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка и кутора, но появляются виды, характерные исключительно для подгольцового пояса: копытный лемминг и отчасти северная пищуха. Последняя обитает и в горно-лесном поясе, но на крутых, лишенных сплошной растительности склонах.

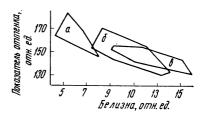
Полученный материал позволяет сделать заключение, что по особенностям размещения мелких млекопитающих по высотным поясам Полярного Урала они могут быть подразделены на группы: петрофильные (для Полярного Урала) — северная пищуха и красно-серая полевка; тундровые — оба вида леммингов и полевка Миддендорфа; равнинные лесные — темная и водяная полевки, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка, кутора; равнинные открытых пространств — узкочерепная полевка; широко распространенные — красная полевка, тундряная, средняя и малая бурозубки.

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Хорошо известно, что не только размеры тела, но и пропорции тела и черепа животных являются индикаторами состояния популяций. Они свидетельствуют о скорости роста, могут служить важнейшими источниками информации об условиях существования и состоянии популяций. Известно также, что многие краниологические признаки и размеры тела значительно

различаются у животных различных сезонных генераций [77, 129].

Рис. 18. Колориметрическая характеристика окраски красных полевок горнолесного (а) и подгольцового (б) поясов Полярного Урала летом и горно-лесного пояса зимой (в).



Поскольку красная полевка обитает почти во всех биотопах высотных поясов Полярного Урала, имеется возможность
провести сравнительную популяционную характеристику представителей этого вида для подгольцового и горно-лесного поясов. Провести аналогичные сравнения изменчивости морфологических признаков других видов полевок не представляется
возможным, потому что они, в отличие от красной полевки, не
встречаются одновременно в сравниваемых высотных поясах.
А морфологические и морфофизиологические характеристики
этих видов для изучаемого района приводятся в ряде работ
сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ
АН СССР [112].

Красные полевки, обитающие в горно-лесном и подгольцовом поясах Полярного Урала, имеют тенденцию к уменьшению (при p < 0.05) относительной длины хвоста (табл. 18) по сравнению с животными, обитающими в таежной (0.32 ± 0.02) и тундровой (0.32 ± 0.01) зонах. При продвижении в верхние пояса гор у красной полевки наблюдается увеличение длины тела (при p < 0.01) по сравнению с особями северной тайги (104 ± 2.3) и тундры (102 ± 1.3) . По другим морфологическим признакам существенных различий между этими группами не обнаружено [8].

Колориметрирование шкурок старых перезимовавших особей красных полевок из сравниваемых пунктов дало следующие результаты: для особей из северной тайги (n=5) — белизна $8,3\pm0,3$, показатель оттенка $144,7\pm3,9$ %; для «тундровых» (n=7) — белизна $7,7\pm0,7$, показатель оттенка $157,8\pm2,9$ %; для особей из горно-лесного пояса Полярного Урала (n=11) — белизна $7,3\pm0,7$, показатель оттенка $158,4\pm4,1$ %; для особей подгольцового пояса (n=12) — белизна $10,3\pm0,6$, показатель оттенка $148,4\pm3,6$ % (рис. 18). Как видно из представленного материала, красные полевки из подгольцового пояса резко отличаются от особей горно-лесного пояса по белизне (р<0,001). По показателю оттенка различия несущественны. Нет различий и в других упомянутых вариантах признаков.

Весьма существенны (при p < 0.001) различия по белизне и показателю оттенка между красными полевками горно-лесного пояса в летний период (см. рис. 18) и зимой (белизна 12.1 ± 0.8 ; показатель оттенка $147.3\pm2.1\%$; n=8).

Таким образом, приведенные примеры подтверждают мнение В. Н. Большакова [23], что красная полевка, обладая высокой внутрипопуляционной пластичностью, реагирует большим или меньшим диапазоном изменчивости на любые изменения условий существования. В случае однородности этих условий изменчивость внутри популяции проявляется незначительно. Значительные изменения морфологических признаков наблюдаются обычно лишь при очень существенных различиях в условиях обитания.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ КРАСНЫХ ПОЛЕВОК

Важнейшими экологическими особенностями, позволяющими мелким млекопитающим успешно осваивать субарктические и горные районы, являются особенности размножения и возрастной структуры популяций.

Одна из характерных особенностей субарктов — их высокая плодовитость. Как показывают исследования С. С. Шварца [129], не только типичные субаркты, но и субарктические популяции широко распространенных видов обладают повышенной плодовитостью. В то же время в горах у горных популяций некоторых широко распространенных видов грызунов плодовитость по сравнению с равниной не увеличивается [25].

В конце июля — начале августа в популяции красных полевок в горно-лесном поясе Полярного Урала наиболее интенсивный период размножения. Соотношение возрастных групп в популяции следующее, %: перезимовавшие — 47,3; половозрелые сеголетки первых весенних генераций — 26,3; неполовозрелый молодняк — 26,4. Возрастная структура красных полевок в подгольцовом поясе Полярного Урала в это время несколько иная, %: перезимовавшие — 32,7; неполовозрелый молодняк — 61,5; половозрелые сеголетки — 1,9. Приведенные примеры свидетельствуют о том, что в этих поясах существенно различна роль сеголетков в поддержании численности популяции.

Сезонная изменчивость возрастной структуры и размножения красных полевок в горно-лесном поясе Полярного Урала прослежена нами в течение года. В конце декабря популяция состоит из особей весом не более 20 г. Различий между полами по весу тела и по другим изученным морфофизиологическим признакам нет (табл. 19); семенники мелкие (около 2 мг), матки тонкие, нитевидные. В конце второй декады апреля вес животных возрастает, но половозрелых особей еще нет: матки нитевидные, семенники мелкие (28—53 мг); увеличения надпочечника (показателя напряженности организма самок) в период размножения [75, 76, 127, 137, 138] не отмечено. Приведенные данные свидетельствуют о начальном периоде подготовки к размножению.

Проба, взятая в первой декаде июля, показала наступление периода интенсивного размножения: семенники достигают максимального размера (200—300 мг), самки находятся на различной стадии беременности (в связи с чем у них сильно увеличились надпочечники), у трети самок крупные эмбрионы.

Конец июля — начало августа — период пика размножения: в популяции представлены все возрастные группы. Соотношение перезимовавших и молодых соответственно 47,3 и 52,7 %. Среди половозрелых молодых размножившиеся самки составляют 66,7 %, а среди перезимовавших — 100 %, из них повторно

Таблица 19

Сезонная изменчивость интерьерных признаков зимующих особей красных полекок горно-лесного пояса Поляпного Урала

Сезонная и	ізменчивость	интерье	рных призна	іков зи	мующих осо	бей кр	асных полево	к горн	о-лесного пояс	са Пол	ярного Урала
Пока	затель	n	Сентябрь 1975 г.	n	Январь 1976 г.	n	Апрель 1976 г.	n	Июль 1976 г.	n	Начало сен- ;тября 1976 г.
Высота кори	ня зуба, мм	19	0 0	5	$\frac{0,7\pm0,1}{0,5\pm0,1}$	3 9	$\frac{1,2\pm0,1}{1,1\pm0,1}$	10 6	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	2 4	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
Вес тела, г		19 13	$\frac{18,5\pm0,4}{17,4\pm0,4}$	5 4	$\frac{15,9\pm0,5}{15,8\pm1,0}$	3 9	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	10 6	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	2 4	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
Индекс, ⁰ / ₀₀ сердца		19 12	$\frac{7,1\pm0,01}{7,4\pm0,3}$	5 4	$\frac{8,0\pm0,5}{8,1\pm0,1}$	3 9	$\frac{6,2\pm0,2}{7,2\pm0,2}$	10 6	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	2 4	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
печени		19 13	$\frac{62 \pm 2,0}{61 \pm 2,0}$	5 4	$\frac{66 \pm 2,6}{62 \pm 2,3}$	3 9	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	10 6	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	2 4	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
надпочеч	иника	19 13	$\frac{0,16\pm0,02}{0,14\pm0,01}$	5 4	$\frac{0,16\pm0,01}{0,15\pm0,02}$	3 9	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	10 6	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	2 4	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$
тимуса		17	$\frac{2,9\pm0,1}{3,1\pm0,2}$	5 4	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	3 9	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	10 6		2 4	
семенник	(a	19	0,18±0,02	5	0,14±0,02	3	2,1±0,3	10	8,6±0,2	2	2,3±0,3

Примечание. В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

беременные — 33,3 %. Молодых половозрелых со следами второй беременности нет.

В конце августа размножение прекращается, самки с эмбрионами отсутствуют, а у самцов инволюируют семенники (в сентябре иногда отлавливаются беременные самки, что следует считать исключением). Начинается процесс торможения роста и развития особей зимующей части популяции полевок.

Анализируя данные (как литературные [112], так и собственные) по размножению и возрастной структуре популяций других видов полевок, обитающих на Полярном Урале, следует сказать, что размножение у них также начинается в маеиюне и заканчивается в августе — сентябре. На динамику возрастной структуры популяций горных петрофильных видов на Полярном Урале (красно-серая полевка и северная пищуха) погодные условия отдельных лет оказывают значительно меньшее влияние. Их обитание здесь оказывается возможным благодаря микроклиматическим условиям каменистых россыпей. Виды, не встречающиеся в верхних поясах гор (экономка, темная и узкочерепная полевки), характеризуются высокой потенцией размножения, в котором принимают участие сеголетки; для этих видов характерны высокий темп полового созревания молодых самок и участие их в размножении, высокая производительная способность как старших, так и младших возрастных групп, в связи с чем численность этих видов подвергается значительным колебаниям по годам в отличие от петрофильных видов и хорошо приспособленной к различным условиям красной полевки.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ

Связь основных морфофизиологических признаков животных (относительный вес сердца, печени, почки, надпочечников и т. д.) с условиями существования хорошо известна [129]. Диапазон изменчивости интерьерных признаков обусловливается степенью разнообразия условий существования вида. В частности, у рыжей и красно-серой полевок на северной границе ареала на Урале уменьшается коэффициент вариации сердца, что отражает их стенотопность на севере [25].

На красной полевке нами прослежена изменчивость основных морфофизиологических признаков при продвижении в верхние пояса гор, где этот вид становится исключительно стенотопным. Для анализа взяты только старые перезимовавшие самцы, как более однородная в физиологическом отношении группа. Для сравнения приводятся данные по таким же признакам у полевок из зоны тайги и тундры. Прослеживается следующая тенденция изменчивости индексов сердца, печени

Морфофизиологические признаки красных полевок (перезимовавшие самцы) высотных поясов Полярного Урала

	Высотные пояса								
T		Горно-лесной		Подгольцовый					
Показатель	п	M±m	Cv	п	M±m	Co			
Вес тела, г	13 11 11 11 6	$28,6\pm0,05 \\ 6,6\pm0,3 \\ 60\pm3,7 \\ 7,8\pm0,3 \\ 0,16\pm0,01$	6,7 14,3 20,5 14,1	13 13 13 13 7	$28,1\pm0,7\\ 6,0\pm0,1\\ 62\pm2,0\\ 7,4\pm0,1\\ 0,16\pm0,01$	9,0 8,5 11,6 17,7			

и почки. Коэффициент вариации относительного веса сердца в подгольцовом поясе Полярного Урала ниже, чем в горнолесном поясе (табл. 20). Этот коэффициент ниже и в зоне тундры (13,4%) по сравнению с зоной тайги (17,3%). Аналогичная направленность изменчивости наблюдается и по коэффициенту вариации индекса печени: его вариабельность в подгольцовом поясе (см. табл. 19) и тундровой зоне (16,9%) почти в два раза ниже, чем соответственно в горно-лесном поясе и лесной зоне (38,3%). Коэффициент вариации индекса почки изменяется аналогично. В подгольцовом поясе он почти в два раза ниже, чем в горно-лесном, но в тундровой зоне (10,5%) по сравнению с тайгой (13,6%) различия не столь велики [8].

Проведя сравнение по аналогичным морфологическим показателям в других возрастных и половых группах (молодые самцы и самки, перезимовавшие самки), удалось установить, что у молодых самцов красных полевок в изменении этих показателей наблюдается та же тенденция. У самок же (как у старых, так и молодых) эта закономерность нарушается, вероятно, в связи со спецификой физиологии пола.

Таким образом, увеличение стенотопности сопровождается не только снижением вариабельности индекса сердца [25], но также изменениями индексов печени и почек (у перезимовавших самцов красных полевок, обитающих в верхних поясах гор).

В ходе изучения видового состава мелких млекопитающих высотных поясов Полярного Урала установлено, что здесь обитают пять видов насекомоядных (обыкновенная, средняя, тундровая и водяная кутора), девять видов полевок (красная, красно-серая, узкочерепная, водяная и темная, Миддендорфа, полевка-экономка, сибирский, или обский, и копытный лемминги) и один вид мелких зайцеобразных (северная пищуха).

По особенностям размещения они могут быть разделены на группы:

а) виды, встречающиеся во всех высотных поясах и достигающие там достаточно высокой численности (красная полев-

ка, арктическая, средняя и малая бурозубки);

б) виды, не поднимающиеся в верхние пояса гор Полярного Урала и обитающие только в равнинной части долин рек в лесных биотопах (темная и водяная полевки, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка и кутора);

в) типичные субаркты, или тундровые виды (узкочерепная полевка, полевка Миддендорфа, копытный, или обский лемминги), заселяющие горные тундры интразональные участки в горно-лесном поясе, вплоть до Приполярного Урала;

г) петрофильные, типично горные для Полярного Урала виды (красно-серая полевка и северная пищуха), приуроченные

только к горным биотопам — каменистым россыпям.

Наибольшая концентрация мелких млекопитающих изучаемого района наблюдается там, где в большей степени сказывается сглаживающее влияние растительности летом и снежного покрова зимой. Температурные пределы существования грызунов на Полярном Урале составляют около 15-20°C (от -10°C зимой под снегом до $+7^{\circ}$ летом в норах и убежищах). У красной полевки, наиболее эвритопного вида мелких

млекопитающих этого района, особи, обитающие в верхних поясах гор, отличаются по окраске, длине тела и хвоста, что может рассматриваться как адаптивная реакция популяции на различия в условиях существования.

В экстремальных условиях (верхние пояса гор Полярного Урала) у широко распространенных видов наблюдается снижение вариабельности основных морфофизиологических признаков, что является отражением их стенотопности в этих районах.

1. Андреев В. Л. Системы классификации в биогеографии и систематике. В кн.: Иерархические классификационные построения в биогеографии и систематике. Владивосток, 1979, с. 3-59.

2. Андреев В. Л. Статистические методы классификационных по-

строений в биогеографии и систематике. — Там же, с. 61-96.

3. Аргиропуло А. И. Определитель грызунов Уральской области и соседних районов. М.; Л.: Сельхозгиз. 28 с.

4. Архипова Н. П., Ястребов Е. В. Как были открыты Уральские

горы. Пермь: Перм. кн. изд-во, 1971. 196 с.

5. Баженов А. В., Большаков В. Н., Садыков О. Ф. Новый метод мечения мелких млекопитающих и опыт его использования. - Экология, 1984, № 2, с. 64—66.

6. Балахонов В. С. Условия зимовки мышевидных в лесотундре При-

обья.— Экология, 1976, № 4, с. 96—98. 7. Балахонов В. С. Мелкие млекопитающие высотных поясов Полярного Урала. — В кн.: Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловок, 1978, с. 101—103.

8. Балахонов В. С. Эколого-физиологические особенности мелких грызунов высотных поясов Полярного Урала и аналогичных зон: Автореф. дис.

...канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 24 с.

9. Балахонов В. С. Мелкие млекопитающие в высотных поясах Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зонах Северного Приобья и Южного Ямала. В кн.: Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981, с. 3—18.

10. Барангулова М. Н., Мукатанов А. Х. Черноземы горных рай-

онов Башкирской АССР. М.: Наука, 1975. 90 с.

11. Башенина Н. В. Происхождение рельефа Южного Урала. М.: Гос. издат. геогр. лит-ры, 1948. 232 с.

12. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.:

Наука, 1977. 355 с.

13. Бащенина Н. В., Рыхликова М. Е. Распределение мелких млекопитающих на экспериментальных площадках в зависимости от плотности населения и его роль в продуктивности зооценозов. В кн.; Грызуны: [Материалы VI Всесоюзного совещания]. Л., 1983, с. 359—362.

14. Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип.— Журн. общ. биологии, 1966, т. 27, № 1,

c. 5-21.

15. Бердюгин К. И. Новые данные о красно-серой полевке на Южном Урале. — В кн.: Фауна и морфологическая изменчивость животных. Свердловск, 1977, с. 28-29.

16. Бердюгин К. И. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала. В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных.

Свердловск, 1979, с. 4—5.

- 17. Бердюгин К. И. Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала. В кн.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984, c. 87—102.
 - 18. Бойков В. Н. Видовой состав и распределение млекопитающих и

птиц в биотопах лесотундрового Приобья. В кн.: Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981, c. 38—62.

19. Большаков В. Н. Новые местонахождения красно-серой полевки

на Южном Урале.—Зоол. журн., 1963, т. 62, вып. 8, с. 1272—1273. 20. Большаков В. Н. Некоторые особенности биологии размножения красно-серой полевки Южного Урала по наблюдениям в природных и экспериментальных условиях. — В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск, 1966, с. 61-66.

21. Большаков В. Н. Структура и динамика популяции красно-серой полевки в каменистых россыпях хребтов Южного Урала — В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.,

1967, с. 119—121. 22. Большаков В. Н., Данилов Н. Н., Зубцовский Н. Е. идр. Новые данные о распространении млекопитающих и птиц. — В кн.: Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1969, с. 59-60.

23. Большаков В. Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих. — В кн.: Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969, с. 28—36.

24. Большаков В. Н. Об ареале красно-серой полевки на Урале.— В кн.: Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971, с. 27—28.

25. Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к

- горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с. 26. Большаков В. Н. О распространении и систематическом статусе красно-серой полевки Южного и Среднего Урала — В кн.: Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск, 1975, c. 151—153.
- 27. Большаков В. Н. Звери Урала. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1977. 136 с.

28. Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Садыков О. Ф. Лесной лемминг на Урале. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, вып. 4, с. 76—79.

- 29. Большаков В. Н. Высотное распределение мелких млекопитающих Уральских гор и отличия биопродуктивности.— В кн.: Материалы к III Всесоюзному совещанию «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1980, c. 117—118.
- 30. Большаков В. Н., Балахонов В. С. Мелкие грызуны Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зон.— В кн.: Материалы V Всесоюзного совещания по грызунам. М., 1980, с. 162—163. 31. Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура попу-

ляций млекопитающих и ее динамика. М.: 1984. 207 с.

- 32. Брандт И. Ф. Позвоночные севера Европейской России и в особенности Северного Урала. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. СПб, 1856. 185 с.
- 33. Булычев Н. П. Очерк флоры и фауны Ирбитского уезда. В кн.: Записки УОЛЕ, т. 4. Екатеринбург, 1878. с 45.

34. Быков Б. А. О вертикальной поясности в связи с общим законом

зональности. — Вестн. АН КазССР, 1954, № 8, с. 4—12.

- 35. Воронов Г. А., Акимов В. А., Стенно С. П. К биотопическому размещению лесного лемминга в южной тайге Приамурья, Сибири и Дальнего Востока. — В кн.: Грызуны: [Материалы VI Всесоюзного совещания]. Л., 1983, c. 325-327.
- 36. В оронцов Е. М. Общая характеристика фауны наземных позвоночных животных горных районов Среднего Урала. Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, 1959, вып. 50, с. 8—14.

37. Гальков В. И. Грызуны на Урале и борьба с ними. Свердловск,

1932. 16 c.

38. Гашев Н. С. Северная пищуха. — В кн.: Млекопитающие Урала, Ямала и Полярного Урала. Т. 1. Свердловск, 1971, с. 4-74.

39. Гашев Н. С. Размножение и постэмбриональная смертность рыжих

полевок. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 85, вып. 1, с. 13—24.

40. Гилева Э. Л., Большаков В. Н., Садыков О. Ф., Омариев Т. И. Хромосомная изменчивость и аберрантное соотношение полов в двух уральских популяциях лемминга Myopus schisticolor, 1887.— Докл. АН СССР, 1983, т. 270, № 2, с. 453—456.

41. Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогео-

графии Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 288 с.

42. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.

43. Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие.

Т. 3, вып. 8. Полевки. Л.: Наука, 1977. 509 с.

- 44. Добринский Л. Н., Давыдов В. А., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука, 1982. 110 с.
- 45. Дукельская Н. М. Опыт обзора млекопитающих Государственного Ильменского заповедника. В кн.: Труды по изучению заповедников. М., 1928, с. 1—30. 46. Животный мир Башкирии. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1977. 344 с.

47. Зарудный Н. А. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края. В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. СПб, 1897, вып. 3, с. 1—12.

48. Зимина Р. П. Каменистые осыпи Терскей-Алатау и населяющие их

- животные.— Тр. Ин-та географии АН СССР, 1962, т. 81, № 77, с. 135—147. 49. Иваницкая Е. Ю., Козловский А. И. Кариологические доказательства отсутствия в Палеарктике арктической бурозубки Sorex arcticus — Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 3, с. 399—408.
- 50. Ивантер Э. В. Возрастная структура популяций прызунов и ее адаптивное значение (на примере рыжей полевки Карелии) — В кн.: Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978, с. 93-119.

51. Кеммерих А. О. Гидрография Северного, Приполярного и Поляр-

ного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 139 с.

52. Кириков С. В. Краткий обзор исследований, касавшихся фауны южной оконечности Урала и близких к ней местностей. — Зоол. журн., 1935, № 14, вып. 1—3.

53. Кириков С. В. Южная оконечность Урала как зоогеографическая

граница.— Зоол. журн., 1936, т. 15, вып. 2, с. 1056—1058. 54. Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 111 с.

55. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 359 с.

56. Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск, 1958, с. 148.

57. Лидер В. А. Четвертичные отложения Урала. М.: Недра, 1976. c. 144.

58. Лихачев Г. Н. Распространение сонь в Европейской части СССР.—

В кн.: Фауна и экология прызунов. М., 1972, с. 71—115.

59. Лукьянов О. А., Садыков О. Ф. Избирательность отлова функциональных групп лесных полевок и ее влияние на оценку демографической структуры. — В кн.: Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983, с. 38-52.

60. Лукьянов О. А., Садыков О. Ф. Влияние уровня численности

на улавливаемость лесных полевок.— Там же, с. 53-60.

61. Лукьянов О. А., Садыков О. Ф. Статистический анализ пространственной структуры. — В кн.: Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде обитания и агроценозах. Свердловск, 1983, с. 9-24.

62. Лямкин В. Ф., Малышев Ю. С., Пузанов В. М. Лесной лемминг в Северном Забайкалье. - В кн.: Грызуны: [Материалы VI Всесоюзного

совещания]. Л., 1983, с. 325—327.

63. Макунина А. А. Ландшафты Урала. М.: Изд-во МГУ, 1976. 158 с.

64. Марвин М. Я. Мышевидные грызуны-вредители сельского хозяйства Свердловской области. Уч. зап. Уральск. тос. ун-та, 1957, вып. 15, с. 3-8.

65. Марвин М. Я. Материалы по мышевидным грызунам Висимского района Свердловской обл.— Уч. зап. Уральск. гос. ун-та, 1959, вып. 31, c 16-21.

66. Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Свердловск:

УрГУ, 1969. 156 с.

67. Марвин М. Я. Определитель грызунов Урала.

УрГУ, 1968. 87 с.

- 68. Марвин М. Я. Обзор географического распространения млекопитающих Урала. В кн.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979,
- 69. Марин Ю. Ф. Распространение и некоторые вопросы экологии лесного лемминга (Myopus schisticolor) в Алтайском заповеднике.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 86, вып. 3, с. 36—40.
- 70. Матвеев Н. П. Морфология и условия формирования осыпей и россыпей массива Денежкин Камень на Северном Урале. — В кн.: Проблемы физической географии Урала. М., 1966, с. 207-219.

71. Маркин Б. М. Закономерности развития растительности речных

пойм. М.: Наука, 1974. 214 с.

72. Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Т. 1. Свердловск: УФАН

- СССР, 1971. 169 с. 73. Некрасов Е. С. Биологические особенности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1973. 24 с.
- 74. Некрасов Е. С. Особенности сезонной жизнедеятельности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал). - В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975, с. 76-90.

75. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.;

- Л.: Из-во АН СССР, 1950. 706 с. 76. Оленев В. Г. Сезонные изменения морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций.— Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 24 с.
- 77. Оленев В. Г. Морфофизиологические особенности зимних генераций мелких видов грызунов. — В кн. Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971, вып. 4, c. 17—18.

78. Охотина И. В. Таксономическая ревизия Sorex arcticus Kerr, 1792 (Soricidae, Insectivora).—300л. журн., 1983, т. 62, вып. 3, с. 409—417.

79. Павлинин В. Н., Шварц С. С. Мышевидные грызуны Урала.

Свердловск. Свердл. кн. изд-во, 1953. 117 с.

- 80. Павлинин В. Н., Шварц С. С. К вопросу о границах распространения некоторых видов грызунов на Урале. В кн.: Грызуны Урала. Свердловск, 1957, с. 15—18.
- 81. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

82. Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 146 с.

83. Положенцев П. А., Никифорук К. С. Животный мир Баш-

кирии. Уфа: Башк. гос. изд-во, 1949. 362 с.

- 84. Поляков И. Я. Теоретическая сущность учения о периодичности массовых размножений полевок и мышей. Журн. общ. биол., 1949, т. 10, № 3, c. 246—260.
- 85. Портенко Л. А. Уральский хребет. Очерк фауны позвоночных. Животный мир СССР. Т. 5. М.; Л., 1958. 345 с.
 86. Пястолова О. А. Полевка-экономка.— В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Т. 1. Свердловск, 1971, с. 127—149.

87. Пьявченко Н. И. Функционирование и роль болотных систем в

природе. — В кн.: Антропогенные нарушения и природные изменения болотных

экосистем. М., 1980, с. 56-62.

88. Рамазанова Ф. Р. Некоторые материалы по размножению лесного лемминга в тайге Сосьвинского Приобья.— В кн.: Грызуны: [Материалы VI Всесоюзного совещания]. Л., 1983, с. 342—344.

89. Рузский М. Д. О нахождении сони в Юго-Западной Сибири. — Изв.

Томск. ун-та, 1916, вып. 65, с. 1—3.

90. Рычков П. И. Топография Оренбургской губернии (1762).—В кн.: Оренбургские степи в трудах П. И. Рычкова, Э. А. Эверсманна, С. С. Неустроева. М., 1949, с. 125—128.

91. Сабанеев Л. П. Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Ура-

ла. СПб, 1872. 240 с.

92. Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Моск. Императ. об-во испыт. природы, 1874. 204 с.

93. Садыков О. Ф. Экологические особенности полевок рода Clethrionomys Иремельского горного массива.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная

изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980, с. 65-81.

94. Садыков О. Ф. Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов гор (на примере Южного Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Свердловск, 1981. 23 с.

95. Садыков О. Ф., Большаков В. Н., Баженов А. В. Пространственная структура горных популяций лесных полевок.— Экология, 1984, № 4,

58---64

96. Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале: Авто-

реф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1975. 28 с.

97. Серебренников М. К. Материалы по систематике и экологии грызунов (Mammalia, Rodentia) южного Зауралья.— В кн.: Ежегодник зоологического музея АН СССР. Л., 1929, с. 251—284.

98. Семкин Б. И. Эквивалентность мер близости и иерархической классификации многомерных данных.— В кн.: Иерархические классификационные построения в биогеографии и систематике. Владивосток, 1979, с. 97—112.

99. Словцов И. Я. Позвоночные тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии. Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. М., 1892, отд. 300л., вып. 1. 18 с.

110. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих.

Свердловск: Сред-Урал. кн. изд-во, 1964. 88 с.

101. Смирнов Е. Н. Плодовитость грызунов в лесах среднего Сихотэ-

Алиня. В кн.: Териология, т. 2. Новосибирок, 1974, с. 259-271.

- 102. Снигиревская Е. М. Грызуны Башкирского заповедника.—В кн.: Труды Башкирского государственного заповедника. М., 1947, вып. I, с. 3—28.
- 103. Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике.— Там же, с. 5—16.
- 104. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Отряды зайцеобразных и грызунов: [Учебное пособие для ун-тов]. М.: Высшая школа, 1977. 494 с.
- 105. Стрельников В. Л. Микроклимат гнезд грызунов.— В кн.: Записки Ленинградского сельскохозяйственного института 1955, вып. 9, с. 140—166.
- 106. Сурков В. С. К вопросу о размножении сибирских красно-серых полевок на Сахалине.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1971, с. 184—187.

107. Теплов В. П., Теплова Е. Н. Млекопитающие Печеро-Илычского

заповедника: Тр. Печ.-Илыч. заповед., 1947. Вып. 6. 146 с.

108. Топоркова Л. Я. О вертикальном распространении мелких млекопитающих грызунов на Урале. — В кн.: Тезисы докладов научной конференции биологического факультета Уральского государственного университета. Свердловск, 1959, с. 3—8.

109. Топоркова Л. Я. Мышевидные грызуны северо-восточных районов Свердловской обл. Уч. зап. Уральск. гос. ун-та им. А. М. Горького, 1957, вып. 15, с. 16—19.

110. Топоркова Л. Я. Материалы по фауне млекопитающих Поляр-

ного Урала. Тр. Уральск. отд. МОИП, 1959, вып. 2, с. 133-136.

111. Топоркова Л. Я., Сюткина К. А. К вопросу о фауне эктопаразитов мышевидных грызунов горных лесов Южного Урала. Уч. зап. Уральск. гос. ун-та, 1959, вып. 31, с. 91—95.

112. Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (1971—1980 гг.) Библиографический указатель. Свердловск: УНЦ АН СССР,

- 113. Турьева В. В. Фауна мелких млекопитающих Северо-Востока Коми республики. В кн.: Материалы научной конференции Института биологии. Сыктывкар, 1971, с. 115-116.
- 114. Турьева В. В. Краткий эколого-географический очерк животного мира западного склона Приполярного Урала. В кн.: Животный мир запад-
- пого склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977, с. 3—8. 115. Турьева В. В., Полежаев Н. М. Видовая характеристика и данные по численности мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала. В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970, c. 173—174.
- 116. Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири. — Изв. АН СССР, 1933, 3 сер., отд. матем. и естест.,

- 117. Формозов А. Н. Об особенностях ареалов русских сонь Myoxidae и бурундука (Eutamias asiaticus Gmel.). — Бюл. МОЙП. Отд. биол., 1928, т. 37, вып. 3—4, с. 205—249.
- 118. Цветкова А. А. Степная и лесная мышовки в биогеоценозах Урала. — В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск, 1978, с. 37—38.
- 119. Цветкова А. А. Географическое и биотопическое распределение лесной и степной мышовок на Урале. — В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981, с. 3-12.

120. Чернов Ю. И. Географическая зональность и животный мир суши.

М: Наука, 1975. 220 с.

121. Чернявская С. И. Млекопитающие заповедника «Денежкин ка-

мень». — Тр. гос. зап. «Денежкин камень», 1958, вып. 1, с. 118.

122. Чернявский Ф. Б. Динамика численности и популяционные показатели сибирского (Lemmus sibiricus) и копытного (Dicrostonyx torquatus) леммингов о. Врангеля.— Зоол. журн., 1979, т. 58, № 4, с. 553—563.

123. Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука,

1982. 162 c.

124. Шарова Л. П. Влияние засухи на состояние популяций землероек поймы р. Сакмары Оренбургской области. В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979, с. 96-106.

125. Шарова Л. П. Видовой состав землероек (сем. Soricidae) и их распределение в фаунистических комплексах Урала. — В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981, с. 13—27.

126. Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данплов Н. Н. Животный мир Урала. Свердловск: Облгиз, 1951. 174 с. 127. Шварц С. С. О роли желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования.-Тр. Уральск. отд. МОИП, 1959, вып. 2, с. 137—145.

128. Шварц С. С., Павлинин В. Н. Опыт глирографического районирования Урала. В кн.: Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск,

1980, c. 83—96.

129. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Свердловск: УФАН СССР 1963. 131 с. 130. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Сверд-

ловск: УФАН СССР, 1968. 387 с.

131. Эверсманн Э. А. Естественная история Оренбургского края. Ч. И. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности. Казань, 1850. 294 с.

132. Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млеко-

питающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 296 с.

133. Ясный Е. В. Население млекопитающих каменистых местообитаний

Большого Кавказа. — Экология, 1978, № 3, с. 75—80.

134. Boonstra R. Effect of adult townsend voles (Microtus townsendii) on survival of young.— Ecology, 1978, v. 59, N 2, p. 242—248.

135. Boyce M. S. Climatic variability and Body Size Variation in the Muskrats (Ondatra zibeticus) of North America.— Oecologia, 1978, v. 36,

136. Chitty D. Population processes in the vole out their relevance

to general theory.— Canad. J. Zool., 1960, N 38, p. 99-113.

137. Delost P. Les correlations genetio — Surrenaliennes chez le campagnol de champ (*Microtus arvalis Z.*). These dort., sci. natur. Fac. sci. Univ. Paris, 1954, Paris Masson et lie. 1956. 567 p.

138. Eriksson M. The adrennals of the wood mouse Apodemus sylvaticus (Linne, 1758) in breeding and non-breeding conditions.—Säugetierk. Mitt., 1980, N 4, p. 255-256.

139. Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. Fertile XX- and XY-type females in the wood lemming Myopus schisticolor.— Nature,

1976, v. 261, N 5557, p. 225—227. 140. Gileva E. A., Chebotar N. A. Fertile XO females and males in the varying lemming *Dicrostonyx torquatus* Pall, (1779). A unique genetic system of sex determination.—Heredity, 1979, v. 42, N 1, p. 67—77.

141. Horne B. von. Demography of Peromyscus maniculatus populations in seral stages of coastal coniferous forest in Southeast Alaska.—Can. J.

Zool., 1981, v. 59, N 6, p. 1045—1061.

142. Ilmén M., Lahti S. Reproduction, growth and behaviour in the captive wood lemmings, Myopus schisticolor (Lill.).—Ann. Zool. Fennici, 1968, v. 5, p. 207—219.

143. Kalela O., Oksala T. Sex ratio in the wood lemming, Myopus schisticolor (Lill.), in nature and in captivity.—Ann. Univ. Turkuensis, Ser. AII, v. 37, p. 1-24.

144. Ochiai A. Zoogeographical studies on Soleoid fishes found in Japan and its neighbouring regions.—Bull. Japan. Sci. Fisheries, 1975, v. 22,

N 9, p. 522—525.

145. Smith N. N., Gardner R. H., Gentry I. B. et al. Density estimations of small mammal populations.—In: Small mammals, their productivity and population dynamics/Eds. Golley F. B., Petrusewich K., Pyszkowski L. Intern. Biol. Progr., 1975, v. 5, p. 25-53.

146. Stenseth N. C. Is the female-biased sex ratio in wood lemming Myopus schisticolor maintained by cyclic inbreeding? — Oikos, 1978, v. 30,

p. 83—89.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
История изучения и современное состояние исследований по фауне гор Урала (В. Н. Большаков, К. И. Бердюгин)	3
Раздел 1	
Южный Урал	
Мелкие млекопитающие гор Южного Урала (О. Ф. Садыков, Н. А. Тюрина, Р. М. Хантемиров)	17 37 55
Раздел 2	
Полярный и Приполярный Урал	
Грызуны гор Приполярного Урала (К. И. Бердюгин) . Мелкие млекопитающие гор Полярного Урала (В. С. Балахонов)	73 78
Литература	94

готовится к печати

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. 10 л. Цена 1 р. 50 к.

В сборнике приводятся результаты многолетних исследований сотрудников лаборатории энергетики биогеоценотических процессов по динамике численности отдельных групп и видов животных в северной тайге, лесотундре и тундре. На доминантных видах насекомых разных экологических групп (кровососущие комары, почвообитающие и листогрызущие насекомые) показана ведущая роль абиотических факторов в динамике их численности, в первую очередь температуры вегетационного сезона. Выделены факторы, специфичные для каждой из указанных групп.

Ряд статей о мелких воробьиных птицах посвящен популяционным процессам и вскрывает механизмы их действия на динамику численности массовых видов. Показано отсутствие связи изменений численности северных видов консументов с запасами корма, давлением хищников и паразитов.

Сборник предназначен для зоологов и экологов; преподавателей и студентов биологических факультетов университетов и пединститутов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91, РИСО УНЦ АН СССР

выходит из печати

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Техногенные элементы и животный организм (полевые наблюдения и эксперимент). 10 л. Цена 1 р. 50 к.

В статьях сборника представлены некоторые аспекты экотоксичности, которые имеют существенное значение для развития теории и практики мониторинга и экологической экспертизы — проблемы загрязнения среды техногенными элементами. Обмен и эффекты стабильных элементов и радионуклидов исследуются в их собственном значении и в то же время могут рассматриваться как индикаторы других видов промышленных загрязнителей, не столь хорошо идентифицируемых в объектах среды и в организме. Ряд работ выполнен с целью согласования закономерностей метаболизма техногенных элементов на популяционном и организменном уровнях, а также углубленному исследованию механизмов их накопления и выведения. Это касается преимущественно элементов, принадлежащих к большому классу приоритетных загрязнителей, кумулирующихся в скелете позвоночных (фтор, свинец и др. металлы; многие естественные и искусственные радионуклеиды).

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91, РИСО УНЦ АН СССР Владимир Николаевич Большаков, Владислав Сергеевич Балахонов, Исаак Евсеевич Бененсон, Константин Иванович Бердюгин, Олег Фагитович Садыков, Наталья Александровна Тюрина, Рашит Мигатович Хантемиров

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ УРАЛЬСКИХ ГОР (ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА)

Рекомендовано к изданию Ученым Советом Института экологиии растений и животных и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор В. С. Коршунов Художник М. Н. Гарипов Технический редактор Н. Р. Рабинович Корректор Г. Н. Старкова

Сдано в набор 9.12.85. Подписано в печать 30.06.86. HC 18277. Формат $60\times90^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 6,5. Уч.-изд. л. 8,5. Тираж 800. Заказ 643. Цена 1 р. 30 к.

РИСО УНЦ АН СССР. Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91. Типография изд-ва «Уральский рабочий», т. Свердловск, пр. Ленина, 49.