АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

БАЛАХОНОВ
Владислав Сергеевич

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА И АНАЛОГИЧНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОН

(03.00.08 - Зоология)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск, 1978

Работа выполнена в Салехардском н.-и. стационаре Уральского научного центра АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук В.Н.Большаков.

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук Э.В.Ивантер
кандидат биологических наук В.Н.Пузанский

Ведущее предприятие - Институт биологии Якутского филиала СО АН СССР.

Защита состоится II апреля 1978 года в 14 часов на заседании специализированного совета К-528/I по присуждению ученой степени кандидата биологических наук в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР. (620008, г. Свердловск, Л-8, ул. 8 Марта, 202).

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Автореферат разослан "3" марта 1978 года.

Ученый секретарь специализированного совета К-528/I
кандидат биологических наук О.А.Пястолова

Актуальность проблемы. Исследование механизмов приспособления животных к экстремальным условиям существования, в частности в высотных и северных границах распространения, является одной из важнейших в современной экологии. Актуальность данной темы определяется все возрастающим освоением районов Крайнего Севера, необходимостью всестороннего изучения путей приспособления животных, в частности, мелких мышевидных грызунов, как переносчиков опасных инфекционных заболеваний человека и животных, а также их роли пищевого фактора в цепи питания ценных промысловых зверей.

Состояние вопроса. Исследования последних лет позволили вскрыть основные пути приспособления мелких млекопитающих к условиям Севера и гор (Шварц, 1959 в, г; 1960 а; 1963; Большаков, 1967, 1969, 1972), общие пути адаптации этой экологической группы животных.

Основными особенностями субарктических популяций широко распространенных видов является большая, по сравнению с южными, плодовитость, раннее половое созревание, фенологически более раннее начало размножения и некоторые морфо-физиологические особенности, важнейшие из которых: более крупные размеры печени и сердца.

Особый интерес приобретают исследования адаптаций мелких грызунов к горным районам Субарктики. Известно, что у горных видов не наблюдается увеличения плодовитости, здесь стабильная плотность популяции поддерживается за счет большей продолжительности жизни особей и меньшей смертности молодняка (Большаков, 1972).

Абсолютное большинство исследователей подчеркивало, что наряду с общими закономерностями, крайне важно выявить специфические особенности приспособлений животных к конкретным районам обитания, только в этом случае можно понять экологические механизмы адаптаций.

Районы Полярного Урала (от верховьев реки Хулги на юге до горы Константинов камень на севере) - одно из очень интересных мест на территории СССР для изучения приспособительных особенностей животных: здесь на сравнительно небольшом протяжении отчетливо представлены, как горные, высотные пояса

(собственно Полярный Урал), так и равнинные ландшафтные зоны (прилегающие районы низовьев р. Оби и полуострова Ямал).

Научная новизна и значение полученных результатов. Полученные данные позволяют оценить различия в видовом составе и распределении мелких млекопитающих высотных поясов Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зон прилегающих равнин Северного Приобья, показать специфику микроклиматических условий обитания мелких грызунов изучаемого района в летний и зимний периоды, а также выявить результат воздействия экстремальных условий высоких широт и верхних поясов гор на популяцию грызунов.

На красной полевке, наиболее эвритопном виде грызунов данного района показана специфика морфофизиологических приспособлений к экстремальным условиям Субарктики.

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 10 печатных работ, находится в печати 2.

Апробация работы. Результаты работы доложены: на IУ совещании зоологов Сибири, Новосибирск, 1972; совещание по природным ресурсам Тюменской области, Тюмень, 1973; на совещании по вопросам биогеоценологии Крайнего Севера, Свердловск, 1974; на УI симпозиуме "Биологические проблемы севера", Петрозаводск, 1976; на Всесоюзной научной конференции зоологов педвузов, Пермь, 1976, а также на отчетных сессиях зоологических лабораторий Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы, включающем 225 наименований. Работа изложена на 184 страницах машинописного текста, содержит 21 таблицу и 84 рисунка.

Цель работы. Перед автором диссертации была поставлена задача сравнительного изучения мелких млекопитающих высотных поясов Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зон прилегающей территории по комплексу признаков, с целью углубления проблемы приспособлений животных к экстремальным условиям среды.

В диссертации на защиту выносятся следующие основные вопросы:

1) особенности размещения мелких млекопитающих по высотным поясам и ландшафтным зонам указанного района, роль различных биотопов и микроклиматических условий в территориальной организации видов;

2) сравнительная характеристика основных экологических параметров мелких млекопитающих (размножение, возрастная структура, морфологические особенности и т.п.) в разных высотных поясах и ландшафтных зонах;

3) эколого-физиологические особенности видов мелких грызунов.

Не вызывает сомнения, что обогащение и более полное использование фауны северных районов страны требует детальных исследований основных закономерностей приспособлений животных к обитанию в специфической среде.

В настоящее время подобные исследования служат необходимой основой для развертывания работ по программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера" (МАБ-6. Тундровые и горные экосистемы)".

Объекты исследования. Исследовалось распределение по биотопам Полярного Урала и аналогичным ландшафтным зонам 4 видов насекомоядных - обыкновенная, средняя, малая, арктическая бурозубки; 9 видов мелких грызунов - полевка-экономка, темная полевка, полевка Миддендорфа, узкочерепная, красная, красно-серая полевки, обский и копытный лемминги, водяная полевка и один вид мелких зайцеобразных - северная пищуха. Из них 6 видов изучены по комплексу признаков: морфологические, морфо-физиологические признаки, биология размножения и возрастная структура популяции. Изучены также условия местообитания этих видов в Субарктике и различия в интенсивности потребления кислорода в зависимости от температуры у красных полевок обитателей высотных поясов Полярного Урала и сравниваемых ландшафтных зон, а также у полевки-экономки, узкочерепной полевки и красно-серой полевки.

I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирался в 1965-1977 г.г. и особенно интенсивно в течение трех лет (1975-1977) на Ямале (р. Хадыта и низовья р. Оби) и Полярном Урале (верхнее течение р. Собь).

Для сбора материала применялись стандартные зоологические методики: отлов давилками Геро, живоловками, конусами, раскапывание нор, непосредственное наблюдение за животными в природной обстановке и в условиях эксперимента.

Изучение микроклиматических условий обитания мелких мышевидных грызунов осуществлялось в течение всех сезонов года с помощью обычных метеорологических и почвенных термометров и недельных термографов. Определялась температура приземного воздуха в различных местообитаниях, температура грунта и воздуха в норах полевок.

В зимнее время изучение температуры в местообитаниях грызунов проводилось с помощью недельных термографов, которые устанавливались в местообитаниях животных в выкопанную в снегу нишу, доступ в которую проходил в одном месте без нарушения снежного покрова над прибором. После установления прибора температура в снежной нише восстанавливалась в течение первых двух часов.

Определение возраста корнезубых полевок (красная, красно-серая) производилось по общепринятой методике (Кошкина, 1955; Тупикова, Каледа, 1957; Тупикова, 1950).

Определение возраста некорнезубых полевок крайне затруднено, поэтому для выделения возрастных групп мы пользовались комплексом признаков: скульптура черепа, степень развития или отсутствия тимуса, участие в размножении, вес и размеры животных.

Морфофизиологические признаки полевок изучались по известной методике (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Индексы важнейших внутренних органов - сердца, печени, почки, надпочечника и т.д. определялись делением веса органа в мг на вес тела в г/мг и выражались в $^{0}/_{00}$.

Потребление кислорода животными определялось по методике Н.И.Калабухова (1951). В среднем коэффициент вариации результатов измерения газообмена в течение часового опыта равен 17,0(6-32%).

Для определения энергозатрат полевок полученные данные по потреблению кислорода пересчитывались в каллории. Дыхательный коэффициент принимался равным 0,8 (Morrison,Teitz, 1953)

при этом I литр потребленного кислорода эквивалентен 4,8 ккал (Kleiber, 1961).

По данным газообмена рассчитывались уравнения регрессии вида: $y=ax+b$ (Плохинский, 1970), для зависимостей газообмен-температура в узких весовых группах животных, в которых зависимость газообмена от веса тела практически отсутствовала и ее не принимали во внимание.

Для изучения и анализа зависимости газообмена от веса тела животных пользуются выражением ее в виде показательной функции от веса тела $M=bW^{\alpha}$, где M - общий обмен в единицу времени, W - вес тела, b - показывает расположение начала кривой на оси ординат и обозначает теоретический обмен животного при весе равном 0 (Zar, 1960; Jolicoeur, Heusner, 1971). Нами был проведен такой анализ у полевок-экономок в определенных интервалах температур.

Было проведено изучение окраски красных полевок из пунктов взятия проб по известной методике (Шварц, Покровский, Копеин, 1960).

II. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОН

а) Физико-географический очерк района исследования.

Обследованный район располагается в пределах Полярно-Уральской горной области, Войкаро-Сыньинской и Малоуральской провинции и лесотундровой равнинной широтно-зональной области Салехардской провинции (Сочава, 1933; Прокаев, 1959, 1962; Игошина, 1964, 1966; Гвоздецкий, Кроволуцкий и др., 1973; Горчаковский, 1975). Восточная часть этого района представляет собой низменную равнину с уклоном на север, сложенную рыхлыми третичными и четвертичными отложениями. С приближением к Полярному Уралу высота равнины заметно увеличивается.

Полярно-Уральская горная область объединяет Пай-Хой и все горные хребты и возвышенные предгорья, расположенные севернее верховьев р. Хулги. Климат отличается континентальностью. На восточном склоне Урала по сравнению с западным менее мощный снежный покров, зима менее ветренна и более морозна.

Высокоширотное расположение Полярного Урала определяет суровость его климата и сказывается, в свою очередь, на протяженность высотных поясов. Высотная поясность в сравнении с ландшафтной зональностью вообще характеризуется незначительной протяженностью. На Полярном Урале горы не высоки, в сравнении с другими горными системами, в районе работ самая высокая гора - плато Рай-Из около 1000 м. Смена растительности с высотой происходит на протяжении сотен метров. Горный рельеф способствует созданию более мягкого микроклимата в межгорных понижениях и замкнутых котловинах, проникновению древесных и кустарниковых ассоциаций приуроченных к хорошо дренированным берегам горных рек и ручьев.

На прилегающих к Полярному Уралу равнинах Западной Сибири располагается ряд ландшафтно-климатических зон: тундровая, лесотундровая и бореально-лесная. Северная часть бореально-лесной зоны представлена полосой предлесотундровых редкостойных лесов, которые сформированы в условиях относительно сурового континентального климата, интенсивной заболоченности и относительно широкого распространения вечной мерзлоты.

Особенности климата Салехардской провинции - это проявление признаков морского влияния, но выраженного значительно слабее. В Салехарде самым холодным месяцем является февраль (-24°), что характерно для морского климата, а самым теплым - июль (+12,5°), как в типично континентальных областях. Годовое количество осадков в лесотундре около 300-350 мм. В результате относительно большого количества тепла увеличивается испарение (200-250 мм) при сохранении, в общем, крайне выраженного избыточного увлажнения территории. Сильные и продолжительные ветры характерны как в летний, так и зимний периоды, оказывая большое влияние на температурный режим округа. Западные и юго-западные ветры зимой приносят теплые массы воздуха, повышая температуру на 8-10°. В апреле-мае, а так же летом северные и северо-восточные ветры значительно снижают температуру воздуха на всей территории, при этом характерна быстрая смена температур. Май здесь еще холодный, среднемесячные температуры минусовые. По данным Салехардской метеорологической станции средняя температура мая равна - 2,3°. Плюсовые температуры отмечаются лишь во

второй половине мая. Для этого месяца характерны резкая смена температур, выпадение осадков в виде дождя и мокрого снега, что в некоторые годы оказывает решающее влияние на численность мышевидных грызунов. Положительные среднемесячные температуры отмечаются только в июне, июле, августе и сентябре.

Первые заморозки отмечены в августе, самые последние в конце июня. Относительная влажность воздуха максимального значения достигает в октябре - 89,5%. Наибольшее количество осадков выпадает летом. В июне 53 мм, в июле 75 мм, в августе - 55 мм. Первый снег выпадает во второй половине сентября. Высота снежного покрова в мохово-лишайниковых тундрах достигает 10_30 см, в кустарниковой 30-50 см, в лесу 55-80 см. Максимальной мощности снеговой покров достигает в конце марта начале апреля. Исчезает снег в конце мая - начале июня. Территория находится под снегом 240-260 дней в году.

Суровый континентальный климат Зауралья обуславливает малую прогреваемость грунтов и сплошную их заболачиваемость, что и определяет широкое распространение вечной мерзлоты. На дренированных местах близ речных долин развиты низкорослые редкостойные леса из лиственницы, ели сибирской и кедра сибирского. В подлеске: карликовая береза, багульник, в напочвенном покрове велика роль лишайников. Аналогом предлесотундрового редколесья являются горные леса, встречающиеся отдельными участками в южной части Полярного Урала, представленные здесь лиственничными и елово-лиственничными лесами.

Тундровая зона занимает самую северную часть Западно-Сибирской низменности и характеризуется полным безлесьем. В тундровых сообществах господствуют мхи и лишайники, к которым примешивается трава и кустарнички. Аналогом зонального типа равнинных тундр в горах являются горные тундры, простирающиеся в южной части Полярного Урала до 600-700 м над уровнем моря. Горные тундры представлены, главным образом, каменистыми, реже лишайниковыми, на более ровных местах моховыми. Обилие летующих снежников в горах обуславливает пышный расцвет околоснежных лужаек, располагающихся неподалеку от кромки тающего снега в понижениях и по берегам ручейков, вытекающих из снежников. Выше пояса горных тундр располагается пояс холодных гольцовых

пустынь (Горчаковский, 1975).

б) Условия обитания мышевидных грызунов в Субарктике. В жизни мелких млекопитающих огромную роль играет "экологическая терморегуляция" (Стрельников, 1955) - выбор наиболее благоприятных условий из числа доступных, использование особенностей микроклимата, постройки убежищ, миграции и т.д.

Микроклиматические условия обитания северных грызунов отличаются значительным постоянством за счет сглаживающего влияния растительного покрова в летнее время и снежного покрова.

Проведенные нами исследования показали, что летом обычные температуры приземного воздуха в местообитаниях красно-серой полевки на Полярном Урале от +2 до - 5°С ночью, до 20-22°С днем в безветренные солнечные дни. Осенью, в такие же дни температуры достигают 15-16°С, а ночные заморозки (до -2-3°) наблюдаются только на открытых участках, не защищенных лесом или густым пологом травы. В ветренные дни температура выравнивается на склоне горы под пологом леса суточные колебания ее составляют от 2 до 12°С, у подножья горы от -1 до +13°С, а в подгольцовом поясе от -2 до +9°С.

Температура в глубине нор полевок держится на уровне 5-6°С даже при внешней температуре достигающей +28°С.

Температура приземного воздуха под травяной растительностью на болотах - местообитании полевки-экономки, в среднем составляет 10-12°С с колебаниями от +5 до 28-30°С в течение суток, в холодные пасмурные дни с наружной температурой до 8-10°С под пологом травы она на 1-1,5°С выше, а на глубине 5 см держится на уровне 5-6 градусов.

Местообитания красной полевки характеризуются относительной сухостью как грунта, так и окружающего воздуха, они более защищены от действия ветра, но и прогревание их в теплые, солнечные дни идет медленнее. Обычная температура в норах полевок 4-5°С, на отдельных участках до 8-9° при внешних температурах 28-30°.

В моховых тундрах - местообитаниях типичных субарктов (леммингов, полевки Миддендорфа) температура в норах в летний период отличается незначительными колебаниями в течение суток

(от +2 до +5°С), что обусловлено близким расположением горизонта вечной мерзлоты и теплоизоляционными свойствами мохового покрова.

Изучение подснежных температур в местообитаниях полевок лесотундровой зоны показало, что даже в самые сильные морозы (до -50°С) при условии достаточно высокого снежного покрова, температура под снегом не опускается ниже -8°С.

Таким образом, диапазон температур в местообитаниях полевок в Субарктике в течение года составляет около 15°, от -8°С зимой под снегом и до +6-7°С летом в норах и убежищах полевок.

III. РАЗМЕЩЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО ВЫСОТНЫМ ПОЯСАМ ПОЛЯРНОГО УРАЛА И АНАЛОГИЧНЫМ ЛАНДШАФТНЫМ ЗОНАМ

Горно-лесной пояс Полярного Урала характеризуется относительным разнообразием биотопов, которые населяют различные виды мелких млекопитающих. В долинах рек у подножья гор располагаются типичные северо-таежные леса, состоящие из мощных деревьев лиственницы, березы извилистой и ели при значительной сомкнутости крон (0,4-0,5). Это типичные места обитания красной полевки (30% от остальных видов,- здесь и далее учет в целом по всему поясу). Лесные поляны, защищенные от ветров и обычно зарастающие пышной луговой растительностью из вейника, герани лесной, чемерицы, иван-чая, овсяницы, обычно заселяются темной полевкой (3,6%), а на более сырых участках с примесью осок обитает полевка-экономка (4,1%). Красная полевка придерживается опушек таких полян. У подножья гор, обычно окруженные лесом, встречаются значительные участки типичных мохово-пушицевых тундр с характерной болотной растительностью (сфагнум, голубика, пушица, осоки), населенные обычно исключительно полевкой Миддендорфа (20,5%), но в годы обилия леммингов здесь встречаются и эти животные. По границам таких участков, соприкасающихся с лесом (по опушкам) может заходить красная полевка. Берега водоемов (речек, ручьев, озер и болот), поросшие осокой водяной с образованием кочкарника, охотно населяются полевкой экономкой и водяной полевкой.

Хорошо дренированные берега рек и щебнистые участки на

полотне старой гравийной дороги, заросшие кустами ольхи, населяются узкочерепной полевкой (25%). Ее колонии располагаются весьма неравномерно, а особи строго придерживаются границ занятого участка. На границы колонии могут заходить полевки-экономки.

На склонах гор, в каменистых россыпях, поросших лесом, обитает красно-серая полевка (10%) и в значительно меньшем числе - красная.

Открытые каменистые россыпи, сложенные из мощных глыб камней, поросшие по краям кустами рябины и ольхи, населены пищухой. На границах открытых каменистых россыпей, поросших лесом, пищуха и красно-серая полевка обитает совместно. Но типичные местообитания пищухи - это открытые каменистые россыпи, а красно-серые полевки - россыпи, покрытые лесом с моховым покровом на почве.

Таким образом, разнообразие биотопов и микроклиматических условий горно-лесного пояса является основной причиной относительного богатого видового состава мелких млекопитающих, которые населяют этот пояс. Они представлены здесь четырнадцатью видами: красная полевка, экономка, водяная и темная полевки, полевка Миддендорфа, узкочерепная и красно-серая полевки, пищуха. В некоторые годы бывает многочисленны обский и копытный лемминги. Из насекомоядных обычны средняя, обыкновенная, арктическая и малая бурозубки, хотя последняя редка.

В подгольцовом поясе в ольховых зарослях на каменистых участках горных тундр обитают красные (70%) и красно-серые полевки (17%). На открытых участках горных тундр, особенно, если эти участки расположены в межгорных понижениях (достаточно сильная увлажненность), обитает полевка Миддендорфа (3,9%). Здесь же, не обнаруживая значительной приуроченности к определенного типа местообитаниям, встречаются бурозубки - средняя (3,9%), арктическая (5,1%) и малая (0,2%), а в годы вспышек численности в значительном числе встречается и обский лемминг.

В зоне тайги (Шурышкарская пойма) красная полевка селится в зарослях багульника (16,6%), делая ходы в толстом моховом покрове. На гривах, лишенных леса и занятых луговой растительностью, обитает темная полевка (27%). Сюда же в период полово-

дья проникает полевка-экономка, которая в обычное время населяет кочкарниковые берега водоемов (34,3%): сорок, проток, озер поймы, обитая здесь совместно с водяной полевкой и ондатрой. Все виды грызунов и насекомоядные (обыкновенная бурозубка - 17,3%; арктическая - 0,1%; средняя - 3,2%; малая - 2,6%), населяющие пойменные биотопы относительно эвритопны.

В зоне тундры (на р. Хадыте) по речной долине далеко к северу проникают леса северо-таежного типа из лиственницы, ели, березы. В подросте обычны ольха, различные ивы, карликовая береза, багульник и др. На песчаных косах реки, намытых весенними паводками, пышно развиваются аллювиальные луга с относительно богатой в видовом отношении растительностью. На таких участках располагаются колонии узкочерепной полевки (51,6%). К самому берегу реки подступают участки лиственничного леса - характерны местообитания красной полевки (38,6%), а кочкарниковые берега многочисленных стариц и озерков в пойме населены полевкой-экономкой (8,8%) и относительно редко водяной полевкой. На плакорах, занятых различного типа тундрами, обитает полевка Миддендорфа, а в годы вспышек численности обычны обский и копытный лемминги.

По особенностям размещения мелких млекопитающих по высотным поясам Полярного Урала и аналогичным ландшафтным зонам, они могут быть подразделены на группы:

а. Виды, встречающиеся во всех высотных поясах и аналогичных ландшафтных зонах и достигающие там достаточно высокой численности (красная полевка, арктическая бурозубка, а также средняя и малая бурозубки).

б. Типично лесные виды, в горах не выходят за пределы горно-лесного пояса, а на равнинах не проникают в зону тундры даже по интрозональным участкам (темная полевка, обыкновенная бурозубка).

в. Лесные виды, в горах не выходят в верхние пояса гор, а на равнинах заходят в тундру по интразональным участкам (полевка-экономка, водяная полевка).

г. Тундровые виды, на равнинах не проникающие в зону тайги, в горах занимают все высотные пояса (полевка Миддендорфа, обский и копытный лемминги, узкочерепная полевка, хотя послед-

ня на Полярном Урале обитает только по берегам рек).

д. Типично горные виды (красно-серая полевка и северная пищуха) приуроченные в своем местообитании к биотопам гор - каменистые россыпи.

IУ. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Хорошо известно, что не только размеры, но и пропорции тела и черепа животных являются индикаторами состояния популяций. Они свидетельствуют о скорости роста, могут служить важнейшими источником информации об условиях существования и состояния популяции (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Известно также, что целый ряд краниологических признаков и размеров тела значительно отличаются у животных различных сезонных генераций, за счет различий в скорости роста (Фенюк, Шейкина, 1940; Тупикова, 1950; Свириденко, 1951, 1959; Шварц и др., 1960; Покровский, 1967).

Горные популяции красной полевки (обитающие в горно-лесном и подгольцовом поясах Полярного Урала) имеют тенденцию к уменьшению ($p < 0,05$) относительной длины хвоста ($0,29 \pm 0,01$ и $0,28 \pm 0,01$) по сравнению с животными, обитающими в таежной зоне ($0,32 \pm 0,02$) и зоне тундры ($0,32 \pm 0,01$). При продвижении в горы наблюдается тенденция к увеличению длины тела ($105 \pm 1,3$ - горно-лесной; $109 \pm 1,8$ - подгольцовый пояса; $104 \pm 2,3$ - зона тайги и $102 \pm 1,3$ - зона тундры).

Проведенное нами колориметрирование шкурок красных полевок из сравниваемых пунктов дало следующие результаты: для таежных - белизна $8,3 \pm 0,3$ показатель оттенка $144,7 \pm 3,9\%$; для тундровых - белизна $7,7 \pm 0,7$, показатель оттенка $157,8 \pm 2,9\%$; для особей из горно-лесного пояса Полярного Урала, белизна $7,3 \pm 0,7$, показатель оттенка $158,4 \pm 4,1\%$ для особей подгольцового пояса - белизна $10,3 \pm 0,6$, показатель оттенка $148,4 \pm 3,6\%$. Отличий по белизне шкурки у особей из равнинной части (зона тайги - зона тундры) нет, а по показателю оттенка они различаются при $p < 0,02$.

Хорошо отличаются между собой полевки из подгольцового пояса и горно-лесного пояса по белизне ($p < 0,001$), а по по-

казателю оттенка, особи из горно-лесного пояса отличаются от особей из зоны тайги. ($p < 0,02$).

При сравнении окраски "летних" (белизна $7,3 \pm 0,7$; показатель оттенка $158,4 \pm 4,1\%$) и "зимних" (белизна $12,1 \pm 0,8$; показатель оттенка $147,3 \pm 2,1$) шкурок красных полевок с Полярного Урала, выяснилось, что они хорошо отличаются как по белизне ($p < 0,001$), так и по показателю оттенка ($p < 0,001$).

По другим морфологическим признакам между животными обитающими в сходных высотных поясах и ландшафтных зонах существенных различий не обнаружено.

У. БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

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

Одна из характерных особенностей субарктов у высокая плодовитость (Rench, 1936). Как показывают исследования С.С. Шварца (1959, 1960, 1963), не только у типичные субаркты, но и субарктические популяции широко распространенных видов обладают повышенной плодовитостью. В то же время в горах у горных популяций ряда широко распространенных видов грызунов плодовитость по сравнению с равниной не увеличивается (Большаков, 1969).

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 составляют 26,3%; остальные 26,4% - неполовозрелый молодняк.

Возрастная структура красных полевок в подгольцовом поясе Полярного Урала в это время несколько иная: перезимовавшие 32,7%, неразмножающийся молодняк 61,5% и только 1,9% половозрелых сеголеток.

Из сказанного совершенно ясно, что в этих поясах резко различна роль сеголетков в поддержании численности популяции.

Сравнение биологии размножения и возрастной структуры по-

пуляции красных полевок из различных ландшафтных зон (тайги--тундры) проведено по выборкам, сделанным также в июле-августе.

В таежной зоне возрастная структура представлена тремя группами: перезимовавшие составляют 40,8%, размножающийся молодняк 14,8%, неполовозрелые сеголетки 44,4%, что довольно близко к возрастной структуре красных полевок из горно-лёсного пояса Полярного Урала.

В зоне тундры в июле наблюдается совершенно отличная от остальных пунктов картина: в пробе выделяется две возрастные группы - перезимовавшие (45,5%) и неполовозрелый молодняк от 10 до 15 г.

Отсутствие в популяции размножающихся сеголеток и наличие у некоторых самок следов двух беременностей, свидетельствует, вероятно, о более позднем начале размножения их в зоне тундры, что обусловлено поздним наступлением весны в этом районе.

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. Семенники мелкие (вес около 2-х 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 - Ayapara, Kit , 1954; Оленев, 1964, 1967) не отмечено. Приведенные данные свидетельствуют о начальном периоде подготовки к размножению.

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

Конец июля-начало августа - период наиболее интенсивного размножения и в популяции представлены все возрастные группы, начиная от молодых неполовозрелых до перезимовавших особей.

Соотношение перезимовавших и молодых соответственно 47,3% и 52,7%. Среди половозрелых молодых размножающиеся самки составили 66,7%, а среди перезимовавших - 100%, из них повторно беременные - 33,3%. Молодых половозрелых со следами второй беременности нет.

Подводя итог анализу данных по размножению и возрастной структуре популяции полевок, обитающих на Полярном Урале и прилегающих равнинах, можно сказать, что размножение у них начинается в мае-июне и заканчивается в августе-сентябре.

У горных, петрофильных на Полярном Урале видов (красно--серая полевка и пищуха) благодаря хорошим защитным условиям местообитаний, погодные условия отдельных лет оказывают на динамику возрастной структуры популяции значительно меньшее влияние. Их обитание здесь оказывается возможным благодаря микроклиматическим условиям каменистых россыпей.

Виды обитающие только на равнине (экономка, темная и узкочерепная полевки), характеризуются высокой потенцией размножения: в разиножении принимают участие сеголетки, характерен высокий темп полового созревания молодых самок и участие их в размножении, высокая воспроизводительная способность, как старших, так и младших возрастных групп, в связи с чем численность этих видов подвергается значительным колебаниям по годам (Шварц, 1959; Пястолова, 1971) в отличие от петрофильных видов (Семенов, 1975; Гашев, 1975) и хорошо приспособленной к различным условиям красной полевки.

УI. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ

Связь основных морфофизиологических признаков животных (относительный вес сердца, печени, почки, надпочечника и т.д.) с изменением условий существования хорошо известна Bergmann, 1889; Parrot, 1894; Graber, 1908, 1913; Hesse, 1921; Rensch, 1930; Машковцев, 1935; Боголюбский, 1939; Шварц, 1949, 1954, 1956, 1958; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968 и др.). Диапазон изменчивости интерьерных признаков обуславливается степенью разнообразия условий существования вида (Шварц, 1960). В частности, у рыжей и красно-серой полевок на северной границе ареала на Урале уменьшается коэффициент

вариации относительного веса сердца, что отражает их стенотопность на севере (Большаков, 1962).

На красной полевке (виде обитающем повсеместно в горах Полярного Урала и на равнинах вплоть до тундровой зоны) прослежена изменчивость основных морфофизиологических показателей при продвижении в верхние пояса гор и в зону тундры, где этот вид становится исключительно стенотопным.

Для морфофизиологического анализа нами взяты только старые, перезимовавшие самцы, как более однородная в физиологическом отношении группа. При этом прослеживается следующая тенденция изменчивости индексов сердца, печени и почки: коэффициент вариации относительного веса сердца в подгольцовом поясе Полярного Урала ниже (8,5), чем в горно-лесном (14,3), ниже он и в зоне тундры (13,4) по сравнению с зоной тайги (17,3). Точно такая же направленность изменчивости наблюдается и по коэффициенту вариации индекса печени, причем его вариабельность в подгольцовом поясе (11,6) и в тундровой зоне (16,9) почти в два раза ниже, чем в горно-лесном поясе (20,5) и в лесной зоне (38,3). Коэффициент вариации индекса почки изменяется аналогично, но если в подгольцовом поясе он почти в два раза ниже (7,7), чем в горно-лесном (14,1), то в тундровой зоне (10,5) снижение его не столь велико по сравнению с тайгой (13,5).

Проводя сравнение по этому показателю в других возрастных и половых группах (молодые самцы и самки, перезимовавшие самки) удалось установить, что у молодых самцов красной полевки в изменении этих показателей наблюдается та же тенденция. У самок же, как старых так и молодых, эта закономерность нарушается, что по-видимому связано со спецификой физиологии самок.

Таким образом, увеличение стенотопности красной полевки в горах и на равнине приводит к снижению вариабельности не только сердца, но печени и почки.

Аналогичная тенденция изменчивости индексов сердца, печени и почки прослеживается и на полевке-экономке при сравнении животных из зоны тайги и зоны тундры.

Проследить аналогичную зависимость на других видах не представляется возможным, из-за отсутствия достаточно представленных однородных выборок.

Изучение сезонной изменчивости основных морфофизиологических признаков красных полевок было проведено на зимующих особях горно-лесного пояса Полярного Урала (табл. I). Показано, что с сентября по апрель не происходит изменений веса и длины тела полевок. Существенных различий между полами по длине и весу тела, индексам сердца, печени, почки, надпочечника в этот период не наблюдается. Различия между полами значительны только в период размножения.

Таблица I

Сезонная изменчивость длины и веса тела индексов сердца, печени, почки у зимующих особей красных полевок горно-лесного пояса Полярного Урала ($\frac{\text{самцы}}{\text{самки}}$)

Показатели	Сентябрь	Январь	Апрель	Июль
Вес тела	I8,5±0,4 / I7,4±0,4	I5,9±0,5 / I5,8±I,0	20,0±0,6 / I9,I±0,I	27,5±I,0 / 34,7±0,6
Длина тела	93±I,3 / 9I±I,I	9I±I,5 / 89±I,7	95±I,5 / 93±2,2	I03±2.3 / I05±I,0
Индекс сердца	7,I±0,I / 7,4±0,3	8,0±0,5 / 8,I±0,3	6,2±0,2 / 7,2±0,2	6,2±0,2 / 4,7±0,2
Индекс печени	62±2,0 / 6I±2,0	66±2,6 / 68±2,3	72±6,I / 7I±3,2	63±6,4 / 85±7,8
Индекс почки	6,9±0,2 / 6,8±0,2	6,3±0,3 / 5,9±0,2	6,3±0,2 / 6,0±0,2	7,6±0,4 / 6,2±0,3
Индекс надпочечника	0,I6±0,02 / 0,I4±0,0I	0,I6±0,0I / 0,I5±0,02	0,II±0,06 / 0,II±0,0I	0.I4±0,02 / 0,56±0,I4
Индекс семенника	0,I8±0,02	0,I4±0,02	2,I ±0,3	8,6 ±0,2

УП. ГАЗООБМЕН

Сохранение энергетического баланса организма, как основа всякой адаптации (Калабухов, 1946, 1950) может достигаться приспособительными морфофизиологическими изменениями, поведенческими реакциями, изменением теплоизоляционных свойств покровов, сдвигами в интенсивности обмена.

Проведенное нами изучение интенсивности потребления кислорода (регрессионный анализ) полевками: красной, красно-серой, узкочерепной, полевкой-экономкой, показало, что у красных полевок, обитающих в верхних поясах гор и тундровой зоне, наблюдается однонаправленность изменений коэффициентов регрессии "а", показывающего в данном случае, скорость изменения интенсивности обмена в зависимости от температуры. Наблюдается снижение его в подгольцовом поясе (-0,20±0,04) по сравнению с горно-лесным (-0,15±0,02) и так же в зоне тундры (-0,27±0,05) по сравнению с зоной тайги (-0,17±0,02), как у молодых животных (-0,13±0,020; -0,085±0,007), так и у старых (-0,16±0,018; -0,12±0,036) соответственно.

Зимой у красных полевок зависимость газообмена от температуры (от 2 до 20°С) описывается уравнением $y=-0,16x+5,34$ при коэффициенте корреляции -0,85. Критическая точка при 20-21°С.

Энергозатраты, рассчитанные по количеству потребленного кислорода показали, что при среднем весе 15,6±0,4 г и температурах 5-10; 10-15; 15-20°С они составляют соответственно: 11,5; 8,8; 6,4 ккал, а зимой при тех же температурах и среднем весе 14,0±1,3 г составляют 7,5; 5,5; 5,0 ккал в день.

У красно-серой полевки при температуре 5-25°С и среднем весе животных от 18 до 28 г интенсивность потребления кислорода с температурой описывается уравнением $y=-0,20x+6,14$ энергозатраты их составляют от 3,2 до 5,0 ккал.

У полевок экономок зависимость газообмена от температуры в различных возрастных группах популяции и при температурах от 4 до 28°С описываются следующим уравнением регрессии: для молодых животных до 35 г: $y=-0,15x+6,5$; для взрослых от 35 до 65 г: $y=-0,15x+6,0$ и для старых животных: $y=-0,11x+5,2$. Энергозатраты молодых полевок средним весом 27,6±0,9 г при темпера-

туре 10-15; 15-20°С составляли 14,0 и 11,4. У взрослых весом 42,6±1,1 г при температуре 5-10; 10-15; 15-20°С соответственно 23,3; 19,1; 16,2 ккал, у старых перезимовавших животных средним весом 71,0±1,1 г энергозатраты соответственно равны 29,4; 27,8 и 16,5 ккал.

У большой узкочерепной полевки изучение потребления кислорода в зависимости от температуры возрастных группах: 15,1±0,4; 19,8±0,3 и 39,7±1,1 описывается уравнением регрессии y=-0,13x+5,63 при температурах 4-23°С; y=-0,25x+7,27 (14-22°С) и y=-0,31x+8,24 (16-23°С), энергозатраты этих полевок в соответствующих группах при температуре 21-23°С составляют: 4,2; 3,4 и 5,0 ккал.

Таким образом, у особей красной полевки обитающих в верхних поясах гор Полярного Урала и в зоне тундры выявляется тенденция к более значительному повышению обмена в ответ на понижение температуры среды. Это, так же как и в случае с морфофизиологическими индикаторами может рассматриваться в качестве приспособительной реакции организма животных в экстремальных условиях среды.

ВЫВОДЫ

1. Изучением видового состава мелких млекопитающих высотных поясов Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зон установлено, что здесь обитает 4 вида насекомоядных (обыкновенная, средняя, арктическая и малая бурозубки), 9 видов полевок (красная, красно-серая, узкочерепная, водяная и темная полевки, полевка Миддендорфа, полевка-экономка, обский и копытный лемминги) и один вид мелких зайцеобразных (северная пищуха).

2. По особенностям размещения они могут быть распределены по группам:

а) виды, встречающиеся во всех высотных поясах и аналогичных ландшафтных зонах, достигающие там достаточно высокой численности (красная полевка и арктическая бурозубка);

б) типично лесные виды (темная полевка, обыкновенная бурозубка) на Полярном Урале не поднимающиеся в верхние пояса гор, а на равнинах не выходящие за пределы лесной зоны и отсутствующие в зоне тундры;

в) лесные виды (экономка, водяная полевка) в горах не выходящие за пределы горно-лесного пояса, на равнинах проникающие в тундровую зону (только по интразональным биотопам пойма р. Хадыта);

г) тундровые виды, типичные субаркты (узкочерепная полевка, полевка Миддендорфа, копытный и обский лемминги) не проникающие в лесную зону на равнинах, но заселяющие интразональные участки гор вплоть до Приполярного Урала;

д) типично горные виды (красно-серая полевка, северная пищуха) приуроченные, в своем распространении, только к горным биотопам (каменистые россыпи).

3. Наибольшая концентрация мелких млекопитающих изученного района наблюдается там, где в большей степени сказываются сглаживающее влияние растительности летом и снежного покрова зимой. Показано, что температурные пределы существования грызунов в Субарктике составляют примерно 15°С (от -8° зимой под снегом и до +7 летом в норах и убежищах).

4. Установлено, что у грызунов, обитающих в определенных высотных поясах и аналогичных ландшафтных зонах существенных морфологических различий не обнаруживается. У красной полевки (наиболее эвритопном виде мелких млекопитающих изучаемого района) у животных обитающих в верхних поясах гор, отмечены различия по окраске, длине тела и хвоста, что может рассматриваться, как адаптивные реакции популяции на различия условий существования.

5. В сроках начала размножения видов, приуроченных к определенным высотным поясам и ландшафтным зонам, существенных различий в сроках начала размножения нет.

У красной полевки наблюдается запаздывание начала размножения у особей обитающих в зоне тундры по сравнению с зоной тайги, что определяется более поздним началом весны в этом районе. Между особями обитающими в различных высотных поясах Полярного Урала значительных различий не обнаружено.

6. Отмечено, что в экстремальных условиях (верхние пояса гор Полярного Урала и тундровая зона Ямала) у широкораспространенных видов наблюдается снижение вариабельности основных морфофизиологических признаков, что является отражением

их стенотопности в этих районах.

7. Изучение интенсивности потребления кислорода красными полевками выявило некоторую тенденцию к большему повышению обмена с понижением температуры у особей из подгольцового пояса Полярного Урала и зоны тундры. При межвидовых сравнениях существенных различий не обнаружено (внутри-видовые различия перекрывают межвидовые).

Все выявленные закономерности показывают специфику адаптаций мелких млекопитающих к условиям гор и Субарктики.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Гемоглобин и поглощение кислорода у экономок и красных полевок на Южном Ямале. Сб. "Зоологические проблемы Сибири". Мат-лы IУ совещания зоологов Сибири. Новосибирск, 1972, стр. 55-56.

2. О микроклиматических условиях обитания мелких грызунов на севере Тюменской области. Сб. "Природные ресурсы Тюменской области". (Материалы совещания). г. Тюмень, 1973, стр. 31-32.

3. Сезонная изменчивость митотической активности и газообмена красных полевок Субарктики. В соавторстве с Т.С.Амстиславской. ж "Экология", № 4, 1974.

4. О некоторых особенностях газообмена красных полевок Субарктики в зимний период. Сб. "Вопросы биогеоценологии Крайнего Севера". т. I, Свердловск, 1974, стр. 23-24.

5. Двигательная активность полевки-экономки и красной полевки Субарктики. Сб. "Информационные материалы Института экологии растений и животных" (отчетная сессия зоол. лабораторий) Свердловск, 1975, стр. 7-8.

6. О "критической точке" у красных полевок Полярного Урала. Сб. "Информационные материалы Института экологии растений и животных" (отчетная сессия зоол. лабораторий). Свердловск, 1976, стр. 55-56.

7. К фауне землероек Полярного Урала. В соавторстве с Л.П.Шаровой. Там же, стр. 56-57.

8. Возрастная структура красной полевки на Полярном Урале. Сб. "Фауна, экология и изменчивость животных". Свердловск, 1976, стр. 30/31.

9. Условия зимовки мышевидных в лесотундре Приобья. ж. "Экология", № 4, 1976, стр. 96-98.

10. К экологии красной полевки Полярного Урала. Сб. "Биологические проблемы Севера". УП симпозиум. зоология (тезисы докладов). Петрозаводск, 1976.

11. Газообмен полевки-экономки в Субарктике. Сб. Салехардского н.-и. стационара. В печати.

12. Сезонная динамика морфофизиологических показателей красных полевок в Субарктике. Сб. Салехардского н.-и. стационара, В печати.

НС 12041 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 22/П-78 г. ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЪЕМ 1 ПЕЧ.Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 517

ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20