РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи
УДК 591:5999.323.4

Бобрецов Анатолий Васильевич

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЗАПАДНОГО СКЛОНА СЕВЕРНОГО УРАЛА И ПРИЛЕГАЮЩИХ РАВНИН

03. 00. 08—зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург — 1994

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных УрО РАН и Печоро-Илычском государственном биосферном заповеднике

Научный руководитель — академик РАН,
доктор биологических наук,
профессор
Большаков В. Н.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор,
Малеева А. Г.
доктор биологических наук,
Пястолова О. А.

Ведущая организация — Уральский государственный
педагогический университет

Защита состоится «29» XI 1994 г. в 12^00 часов на заседании специализированного совета Д 002. 05. 01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук в Институте экологии растений и животных УрО РАН, по адресу: 620219, г. Екатеринбург ГСП-511, ул. 8 Марта 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан «28» X 1994 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук М. Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность темы. Изучение и сохранение биологического разнообразия является одним из приоритетных направлений современной биологии (Чернов, 1991; Большаков и др., 1993). Острота решения данной проблемы обусловлена все усиливающимися антропогенным воздействием на природные комплексы. В связи с этим особое значение приобретают эколого-фаунистические исследования. Особенно важным становится изучение тех компонентов фауны, которые играют важную и специфическую роль в функционировании экосистем. Мелкие млекопитающие, имеющие широкое распространение и высокую численность, в этом отношении представляют несомненный интерес. Однако фауна и экология этой группы животных на Урале изучена очень неравномерно (Большаков, Бердюгин, 1986). Северный Урал до сих пор остается одним из слабо исследованных районов, особенно его северная половина. Интерес к фауне данного региона определяется и тем, что здесь расположен Печоро-Илычский биосферный заповедник, который выполняет важную роль эталона естественных ненарушенных экосистем.

Цели и задачи. Основная цель работы — изучение современного состояния фауны мелких млекопитающих и структуры их сообществ Северного Урала и прилегающих равнин. При этом решались следующие задачи:

1. Установление видового состава мелких млекопитающих и особенностей их распространения в пределах региона.

2. Изучение структуры сообществ этой группы животных и их ландшафтной специфики.

3. Характеристика различных видов по важнейшим эколого-популяционным параметрам.

4. Анализ особенностей размножения, поло-возрастной структуры, обилия и морфологии горных и равнинных популяций широкораспространенных видов на примере красной полевки — доминирующего вида Северного Урала.

Научная новизна. Уточнены границы распространения некоторых видов мелких млекопитающих на Северном Урале. Впервые описаны региональные и ландшадтные особенности структуры сообществ мелких грызунов и насекомоядных.

Собран большой фактический материал по экологии отдельных видов, в том числе и по таким малоизученным в регионе, как лесной лемминг и равнозубая бурозубка. Выявлены эколого-популяционные различия между равнинными и горными популяциями широкораспространенных видов на примере красной полевки — доминирующего вида Северного Урала.

Практическая значимость. Результаты работы могут быть использованы при составлении кадастров животных Урала, исторической реконструкции фауны и истории формирования современных ареалов мелких млекопитающих. Они имеют важное значение в качестве эталонных характеристик при сравнении с территориями, подверженными антропогенному воздействию. Полученные данные позволяют также расширить представление о путях приспособления мелких млекопитающих к горным условиям.

Апробация работы. Основные результаты исследований докладывались и обсуждались на 4 и 5 съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1986, 1990); 1 Всесоюзном совещании по биологии насекомоядных млекопитающих (Новосибирск, 1992) и на 2 Международной школе-семинаре «Экологические проблемы Европейского Севера» (Архангельск, 1992).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложения. Изложена на 195 страницах, иллюстрирована 28 рисунками и 64 таблицами. Список литературы включает 339 наименований.

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эколого-фаунистические исследования по мелким млекопитающим проводились на западном склоне Северного Урала и прилегающих равнинах, на стыке Уральской горной страны и Русской равнины. Этим объясняется очень большое разнообразие природных условий данного региона. По направлению с запада на восток на его территории четко выделяются

три ландшафтных района (Варсанофьева, 1940; Корчагин, 1940): равнинный, предгорный и горный. Первый из них характеризуется преобладанием сосновых лесов и болот, второй — ельников разных типов и третий — высотной поясностью, где среда обитания для мелких млекопитающих наиболее мозаична.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ РАБОТЫ

Материалом для настоящей работы послужили результаты полевых исследований, проведенных в бесснежный период 1984—1993 г.г. на территории Печоро-Илычского заповедника. Исследованями были охвачены все ландшафтные районы.

Для сбора и учета мелких млекопитающих использовали методы ловушко-линий и ловчих канавок (Кучерук, 1952; Кучерук и др. 1963; Новиков, 1953). Всего отработано 52600 ловушко-суток и 623 канавко-суток. Отловлено 12592 экземпляра мелких зверьков 17 видов, из них грызунов —8375 экз., насекомоядных —4217 экз. Просмотрены коллекции музея заповедника.

Относительная численность животных оценивалась по числу попаданий на 100 ловушко-суток и 10 канавко-суток. Вскрытие отловленных особей и их промеры проводили по общепринятой схеме. Визуально оценивали состояние генеративной системы (Тупикова, 1964). Среднюю плодовитость определяли по числу эмбрионов и плацентарных пятен.

При определении возраста мелких млекопитающих учитывалась видовая специфика разделения их на видовые группы по различным признакам. Возраст лесных полевок определяли по степени развитости корней зубов (Тупикова и др., 1970), серых полевок — по комплексу признаков (Башенина, 1953; Ларина, 1974). О возрасте лесного лемминга судили по конфигурации и пропорциям черепа (Кошкина, Халанский, 1961). Для бурозубок возрастными критериями служили степень стертости зубов, развитие гребней и швов на черепе, стертость волосяного покрова на хвосте и лапах (Тупикова, 1964; Ивантер, 1975, 1976). На основании этих признаков были выделены три функционально-возрастные группы (Оленев, 1983, 1989): перезимовавшие, размножающиеся и неразмножающиеся сеголетки.

Для оценки структуры сообществ мелких млекопитающих использовали данные отлова канавками. Для расчетов индексов видового разнообразия применяли показатели, предложенные Л. А. Животовским (1980, 1991):

$M = (\sqrt{p_1} + ... \sqrt{p_m})^2$

где P_1.....P_m—частота видов в сообществе, m — число видов. Выравненность рассчитывали по формуле: $h = 1 - M/m$.

При характеристике биотопического размещения видов использовали количественную оценку верности биотопу (Ердаков и др., 1978). Коэффициент верности биотопам (КВБ) в конкретном регионе позволяет оценить экологическую валентность любого из сравниваемых видов.

Весь материал статистически обработан (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984). При множественных сравнениях использовали S—метод однофакторного дисперсионного анализа Шеффе (Шеффе, 1980).

Глава 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И СТРУКТУРЫ ИХ СООБЩЕСТВ

Видовой состав мелких млекопитающих западного макросклона Северного Урала представлен 20 видами, объединенными в три отряда: насекомоядные (8 видов), грызуны (11 видов) и мелкие зайцеобразные (1 вид). Ядро современных фаунистических комплексов составляют западно-палеарктические виды (обыкновенная бурозубка, рыжая и темная полевки). Участие восточных палеарктов (красная и красно-серая полевки, лесной лемминг, равнозубая и тундряная бурозубки) и транспалеарктов (средняя бурозубка, кутора, полевка-экономка и др.) практически равноценно. Однако с запада на восток наблюдается явная тенденция уменьшения доли западных видов и увеличения доли восточных. Если в равнинном районе удельный вес первой группы составляет 56,4%, то в горах их участие понижается до 45,9% ($F = 16,23$; $p < 0,05$). Это обусловлено как историческими причинами расселения видов, так и ландшафтными особенностями данного региона.

Территория западного склона Северного Урала характеризуется сравнительно высокой численностью мелких млекопитающих (табл. 1). Обилие зверьков в горном районе изме-

нялось в разные годы от 20,0 до 235,5 экз. на 10 к-с и составляло в среднем 150,3 экз., в предгорном — от 13,0 до 326 экз. (в среднем 135,8 экз. на 10 к-с). В пессимальных условиях равнинного района численность животных падает до 46,6 экз. на 10 к-с (2,0—73,8). Отмечено синхронное изменение численности многих видов.

Видовое разнообразие сообществ слагается из видового богатства и выравненности в распределении особей между видами (Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Hurlbert, 1971). Оно тем выше, чем больше видов включает сообщество и чем больше выравнены виды по обилию. Результаты анализа показали, что видовое разнообразие мелких млекопитающих на севере Русской равнины увеличивается к востоку, достигает максимального значения на западном склоне Северного Урала и затем вновь уменьшается в Зауралье (рис. 1). Такие изменения обусловлены более равномерным распределением видов в горных сообществах. Большая выравненность и высокая численность в данном случае определяются структурной сложностью среды, которая, как известно, увеличивается в горах (Пузаченко и др., 1983). Для мелких млекопитающих среда становится здесь более гетерогенноой вследствие того, что увеличивается общее разнообразие микроместообитаний, выравненность распределения их и, как следствие этого, расширяестя диапазон имеющихся ресурсов.

Сообщества Micromammalia на западном склоне Северного Урала полидоминантны. Число доминирующих из года в год видов (составляющих в населении 10% и более) насчитывает 3—4. Обычно же их количество в конкретные годы бывает большим за счет видов, имеющих непостоянную высокую численность. В равнинном районе доминируют обыкновенная и средняя бурозубки, красная полевка (табл. 1). На их долю приходится 56,5%. Сравнительно высока значимость малой бурозубки (6,2%). В некоторые годы повышается удельный вес темной полевки (27,1%; 1988) и лесного лемминга (38,7%; 1989). Очень редки равнозубая бурозубка и красно-серая полевка. В предгорной тайге, где условия для мелких зверьков более благоприятны, состав доминантов тот же, что и на равнине. Правда их суммарная доля понижается до 52,6%. Одновременно увеличивается значимость равнозубой бурозубки (5,1%), полевки-экономки (9,9%) и лесной мышовки (4,6%). Наблюдается значительное различие структуры мелких млекопитающих зональных и интразональных местообитаний. На плакорах удельный вес обыкно-

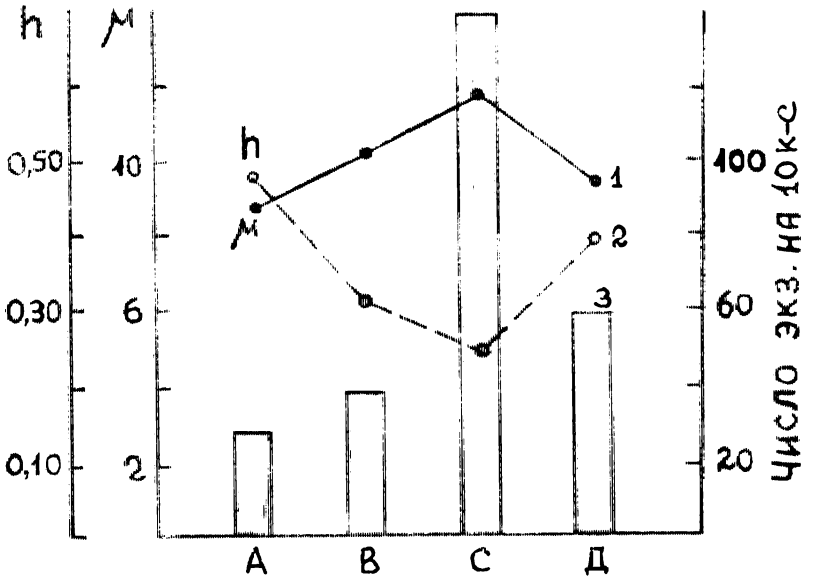

Рис. 1. Изменение индексов видового разнообразия (1), выравненности (2) и численности (3) мелких млекопитающих по направлению с запада на восток. Стационары: А — Вельский район Архангельской области (Куприянова, Наумов, 1983); В — Корткеросский район Республики Коми (Куприянова, Недосекина, 1986); С — Северный Урал (Печоро-Илычский заповедник); Д — Северное Зауралье (Рамазанова, 1984).

венной и средней бурозубок одинаков (24,3%), затем следуют красная полевка (18,9%) и лесной лемминг (11,7%). В пойме возрастает доля обыкновенной бурозубки (27,7%), обилие средней бурозубки и красной полевки уменьшается и составляет, соответственно, 6,3 и 7,2%. Второе место здесь занимает полевка-экономика — 15,4%. В горном районе доминируют 4 вида: обыкновенная и равнозубая бурозубки, красная и темная полевки, но их суммарное относительное значение при этом мало увеличивается (61,4%). Резко уменьшается численность рыжей полевки и лесного лемминга. Повышается обилие красно-серой и водяной полевок и крота. Различие в структуре сообществ высотных поясов заключается в изменении соотношения лесных и серых полевок и доли

Таблица 1

Структура сообществ мелких млекопитающих и их численность в разных ландшафтных районах Северного Урала (по данным отлова 50 — метровыми канавками II половина лета).

Вид	Ландшафтные районы								
	Равнина (225 к-с)			Предгорье (257 к-с)			Горы (141 к-с)		
	п	на 10 к-с	%	п	на 10 к-с	%	п	на 10 к-с	%
Обыкновенная бурозубка	371	16,5	35,3	921	35,8	26,4	499	35,4	23,6
Равнозубая бурозубка	2	0,09	0,2	179	7,0	5,1	336	23,8	15,9
Тундряная бурозубка	12	0,5	1,1	27	1,0	0,8	53	3,8	2,5
Средняя бурозубка	179	8,0	17,1	501	19,5	14,4	202	14,3	9,5
Малая бурозубка	65	2,9	6,2	67	2,6	1,9	71	5,0	3,4
Крошечная бурозубка	12	0,5	1,1	3	0,1	0,08	5	0,3	0,2
Водяная кутора	3	0,1	0,3	7	0,3	0,2	8	0,6	0,4
Европейский крот	8	0,4	0,8	69	2,7	2,0	79	5,6	3,7
Красная полевка	148	6,6	14,1	411	16,0	11,8	225	16,0	10,6
Рыжая полевка	54	2,4	5,1	238	9,3	6,8	63	4,5	3,0
Красно-серая полевка	1	0,04	0,1	31	1,2	0,9	28	2,0	1,3
Темная полевка	82	3,6	7,8	253	9,8	7,2	253	17,9	11,9
Полевка-экономка	3	0,1	0,3	345	13,4	9,9	184	13,0	8,7
Водяная полевка	—	—	—	1	0,04	0,02	40	2,8	1,9
Лесной лемминг	94	4,2	9,0	276	10,7	7,9	24	1,7	1,1
Лесная мышовка	16	0,7	1,5	161	6,3	4,6	49	3,5	2,3
Итого:	**1050**	**46,6**	**100,0**	**3490**	**135,8**	**100,0**	**2119**	**150,2**	**100,0**

средней бурозубки. В горно-лесном поясе серые полевки составляют 9,7%, лесные — 24,6%. Из них красная полевка входит в число доминантов (19,0%), как и средняя бурозубка (14,6%). В подгольцовом поясе удельный вес серых полевок увеличивается до 29,0%, а лесных — падает до 9,3%. Обилие средней бурозубки уменьшается (7,2%).

Приведенные в данной главе результаты позволяют заключить, что ландшафтные особенности региона оказывают существенное воздействие на структуру сообществ мелких млекопитающих, которая в большей степени определяется спецификой организации экосистем.

Глава 4. ОЧЕРКИ ЭКОЛОГИИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Приводятся данные по распространению, численности и биотопическому размещению отдельных видов насекомоядных и грызунов. Рассматриваются особенности размножения и поло-возрастной структуры популяции этих видов.

ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА — Sorex araneus (2126 экз.).

Наиболее многочисленный вид мелких млекопитающих, занимает в уловах во всех районах первое место. Средняя многолетняя численность составляет в равнинном районе 16,5 экз. на 10 к-с с колебаниями от 0 до 35 особей, в предгорном — 35,8 экз. (4,0 — 130,0), в горном — 35,4 экз. (2,0—82,0). Типичный эвритоп, однако анализ КВБ позволяет выделить луга и травянистые ельники в качестве оптимальных для данного вида в этом регионе. Начало размножения приходится на третью декаду мая, сроки окончания сильно варьируют по годам (21.08—15.09). Величина выводка составляет в среднем 6,9±0,2 (1—13). Плодовитость выше в горах (7,6±0,27), чем в предгорьях (6,4±0,26). Отмечена прямая связь между размером выводка и численностью. Среди взрослых зверьков в целом преобладают самцы (56,7%; $X^2=8,97$; $p\leqslant0,01$), но их доля в течение лета изменяется. К концу лета они составляют 16,7%. Среди молодых наблюдается стойкое преобладание самцов.

РАВНОЗУБАЯ БУРОЗУБКА — Sorex isodon Turov (545 экз.).

Распространение этого вида на Урале имеет мозаичный характер. Отсутствует в южной половине Северного Урала

(Шарова, 1992), но севернее, в пределах Печоро-Илычского заповедника,, распространена довольно широко. Численность ее возрастает от равнины (0,09 экз. на 10 к-с) к горам (23,8), где занимает второе место среди землероек (28,6%). Относительно стенотопна. Максимальный показатель обилия — 52,5 экз. на 10 к-с (1992 г.) Особенностью биотопического размещения на Урале является приуроченность ее, кроме травянистых темнохвойных лесов, к открытым травянистым стациям. Репродуктивный период заканчивается несколько раньше (24.05—9.08), чем у других видов бурозубок. Плодовитость очень высокая — 7,6±0,28 (7—9). За лето приносит два помета. Сеголетки в размножении не участвуют (0,02%). Годовые изменения возрастного состава связаны с плотностью вида. В годы высокой численности взрослые составляют в конце лета 4,4%, в годы низкой — 23,7%. Соотношение полов, как у взрослых, так и сеголеток в среднем за весь период исследований было сбалансированным. Однако в годы высокой численности среди последних преобладали самки ($X^2=7,04$; $p\leqslant0,01$). У перезимовавших также отмечено некоторое превалирование этой половой группы.

ТУНДРЯНАЯ БУРОЗУБКА — Sorex tundrensis Merriam (107 экз.).

Обычный вид. Доля ее составляет в среднем по заповеднику 2,5% среди мелких млекопитающих. Средняя численность на равнине — 0,5 экз. на 10 к-с; в предгорьях — 1,0 экз.; в горах — 3,8. Наибольшее обилие отмечено в подгольцовом поясе — 13,6 экз. на 10 к-с. Анализ КВБ позволяет говорить об индифферентности вида к выбору биотопов. Сведения по размножению очень фрагментарны. Возрастная структура популяции отличается сравнительно большой долей взрослых животных (20,6%), что свидетельствует о низкой интенсивности размножения вида.

СРЕДНЯЯ БУРОЗУБКА — Sorex caecutiens Laxm. (1022 экз.).

Один из фоновых видов верхнепечорской тайги. По численности уступает лишь обыкновенной бурозубке. Наибольшее обилие этого вида характерно для предгорной тайги (19,5 экз. на 10 к-с). Максимальная численность (99,0 экз.) отмечена здесь в ельнике плакорном В горах заселяет все высотные пояса, но ее доля уменьшается от горно-лесного к горно-тундровому. Средняя бурозубка более стенотопна,

явно предпочитает плакорные местообитания. В течение периода размножения (27.05—22.08) приносит не менее двух пометов. Средний размер выводка равен 6,5±0.47 (2-10). Выявлена обратная связь между численностью и плодовитостью. За весь период поймано только три половозрелых сеголетка (0,3%). В годы высокой численности доля взрослых составляла 8,6%, в годы падения обилия — возрастала до 19,6%. В среднем соотношение полов среди перезимовавших несколько уклонялось в пользу самок. Среди сеголеток превалировали самцы (54,2%; $X^2 = 6,08$; $p \leqslant 0,05$).

МАЛАЯ БУРОЗУБКА — Sorex minutus L. (215 экз).

Сравнительно малочисленна. По характеру биотопического размещения похожа на равнозубую бурозубку. Но все же этот вид можно в большей степени, чем других бурозубок, отнести к числу индифферентных видов, способных успешно существовать в различных биотопах. Величина выводка (п=4) колебалась от 5 до 9 (в среднем 6,5). Сеголетки появляются поздно — 10.07 (1990г.), в размножении практически не участвуют (1,1%). Среди обеих возрастных групп преобладали самцы.

КРОШЕЧНАЯ БУРОЗУБКА — Sorex minutissimus Zimm. (21 экз).

Северная граница обитания на Урале проходит по Северному Уралу, где она отлавливалась на горе Чистоп (Шарова, 1992). Нами найдена севернее, на горе Яны-Пупуньер. Средняя многолетняя численность в заповеднике составляет 0,3 экз. на 10 к-с. Более высокое обилие отмечено в равнинном районе (0,6 экз.), где его максимальные показатели достигали 2,0 экз. на 10 к-с. Один из самых политопных видов. Сведения по экологии крайне фрагментарны. Перезимовавшие зверьки в среднем составили за летний период 28,5%. Среди обеих возрастных групп преобладали самцы, их доля среди взрослых достигала 71,4%.

ВОДЯНАЯ КУТОРА — Neomys fodiens Pennant (22 экз.).

Этот вид составляет в сборах землероек 0,7%, что соответствует аналогичному показателю для северной половины Урала (Шарова, 1992). Средняя многолетняя численность — 0,3 экз. на 10 к-с. Максимальное обилие отмечено в горах

— 2,5 экз. на 10 к-с. Типичный стенотоп, заселяет прибрежные местообитания. В высотные пояса гор проникает вдоль ручьев. На Яны-Пупуньер впервые для Северного Урала, отмечена и в подгольцовом поясе.

СЕВЕРНАЯ ПИЩУХА — Ochotona hyperborea Pall.

Отмечена в Печоро-Илычском заповеднике только на севере горного района. Южная граница распространения этого вида проходит на Урале, видимо, по широте р. Укъю. Большинство находок зверьков и следов их деятельности было приурочено к нижним частям каменистых россыпей, граничащих с мохово-кустарниковой или травянистой растительностью. Реже пищухи встречались в пределах горно-лесного пояса.

ЛЕСНАЯ МЫШОВКА — Sicista betulina Pall. (279 экз.).

В пределах заповедника встречается повсеместно. В среднем по региону на ее долю приходится в общих сборах 3,4%. Наиболее обычна в предгорном районе (4,6%). Обилие вида составляет здесь 6,3 экз. на 10 к-с (максимум—23,0 экз.). На Северном Урале мышовка — выраженный преферентный вид, тяготеет к пойменным биотопам. В горах населяет горно-лесной и подгольцовый пояса. Средний размер выводка ($n=5$) составил $5,8 \pm 0,41$ (5—7). За лето приносит один помет. В период активного гона (июнь) в уловах преобладают самцы (71,9%), а в период затухания размножения (август) они составляют уже 27,8%. Среди сеголеток превалируют самцы ($X^2=5,39$; $p \leqslant 0,55$).

КРАСНАЯ ПОЛЕВКА — Clethrionomys rutilus Pall. (3636 экз.).

Один из доминирующих видов мелких млекопитающих. Средняя многолетняя численность в регионе — 6,1 экз. на 100 л-с и 12,6 на 10 к-с. При относительно высоком обилии заселяет практически все биотопы. Наиболее оптимальные стации — ельники зеленомошные плакорные. В некоторые годы отмечено зимнее размножение. Сроки начала репродукции по годам варьируют (9,04—2,06), окончание приходится на конец августа — начало сентября. Величина выводка у взрослых составляет в среднем $6,7 \pm 0,05$; у сеголеток — $5,9 \pm 0,05$. Перезимовавшие самки приносят за сезон два-три помета. Первые сеголетки появляются в уловах в третьей декаде июня. К сентябрю взрослая часть популяции

вымирает (3,6%). Среди обеих возрастных групп достоверно преобладают самцы. Отмечена четкая зависимость соотношения полов с фазами цикла численности.

РЫЖАЯ ПОЛЕВКА — Clethrionomys glareolus Schreb. (1951 экз.).

Печоро-Илычский заповедник — северо-восточная периферия ареала данного вида. Наблюдается закономерное снижение доли рыжей полевки по направлению на восток. Если на равнине она составляет среди грызунов 31,9%, в предгорьях — 26,1%, то в горах только 10,3%. Средняя численность по заповеднику составляет 3,4 экз. на 100 л-с, 45,7 экз. на 10 к-с. Более плотно заселен предгорный район — 4,8 экз. на 100 л-с (максимум — 37,0 экз.). В горы поднимается вплоть до тундрового пояса. Это характерный вид пойменных лесных метообитаний. Репродуктивный период с 22.04 по 4.09. Средняя плодовитость взрослых составляет 6,2±0,09 (2—9), сеголеток — 4,7±0,12 (2—7). Число пометов у перезимовавших — два, реже — три. Сеголетки чаще всего появляются в середине июня. Их участие в размножении (от 3,2 до 44,4%) имеет выраженную связь с уровнем численности. Возрастной состав вида характеризуется большей долей взрослых особей (35,7%), по сравнению с красной полевкой. Среди обеих возрастных групп преобладают самцы.

КРАСНО-СЕРАЯ ПОЛЕВКА — Clethrionomys rufocanus Sund. (252 экз.).

В горном районе заповедника составляет среди грызунов 10,5%. Основные стации обитания — нижние части склонов гольцов. Здесь она доминирует среди полевок (63,1%). Численность вида к западу падает: в предгорьях ее доля среди грызунов достигает 0,7%, на равнине — 0,3%. Начинает размножаться несколько позднее, чем другие виды полевок. Величина выводка у взрослых самок — 6,1±0,24 (4—10), у сеголеток — 4,9±0,21. Перезимомавшие зверьки дают за лето два помета. Среди обеих возрастных групп соотношение полов близко 1:1.

ЛЕСНОЙ ЛЕММИНГ — Myopus schisticolor (421 экз.).

Доля лесного лемминга в сборах мелких млекопитающих составляет 5,8%, среди грызунов — 13,3%. Это довольно высокие показатели. Численность (в среднем 5,2 экз. на 10

к-с) испытывает по годам резкие колебания. Наибольшее обилие зверьков отмечено в 1988 г. в предгорном районе — 31,0—91,0 экз. на 10 к-с (в среднем 54,7 экз.). Лесной лемминг доминировал во всех биотопах. В 1989 г. его численность в этом районе упала в 2 раза, а в последующие два года он отсутствовал в уловах. Во время вспышек численности вида наблюдается миграции зверьков, которые плывут через реки, довольно много их встречается в желудках рыб. Такие передвижения леммингов, сопровождающиеся массовой элиминацией, служат своеобразным механизмом регуляции численности вида (Вольперт, Шадрина, 1992). Сроки начала и окончания размножения 13.05 и 19.08. Средняя величина выводка у взрослых составляет 5,6±0,34, что существенно выше, чем на большей части ареала. Перезимовавшие приносят за сезон два помета. Доля размножающихся сеголеток невелика (8%). Видимо, столь малый показатель объясняется тем, что в уловах присутствуют в основном мигранты. Среди обеих возрастных групп преобладали самки ($p \leqslant 0,01$). Только у взрослых в июле доля самцов достигла 75,0%, что объясняется большей подвижностью самцов во время пика размножения, чем самок.

ПОЛЕВКА-ЭКОНОМКА — Microtus oeconomus Pall. (921 экз.).

Встречается повсеместно, уступает по численности темной полевке. Доля экономки в общих уловах составляет в среднем 8,0%, среди грызунов — 17,8%. Более плотно заселяет предгорный район — 13,4 экз. на 10 к-с (максимум — 92,0 экз.). В подгольцовом поясе гор занимает третье место среди грызунов (21,2%). Предпочитает увлажненные биотопы. В пределах равнинного и предгорного районов приурочена в основном к поймам рек. В обычные годы размножение начинается во второй половине мая; заканчивается в конце августа. Средняя плодовитость у взрослых самок составляет 7,5±0,16 (5—10), у сеголеток — 5,7±0,17 (2—8). Перезимовавшие дают за лето 2—3 выводка. Первые молодые появляются в уловах во второй половине июня. Большая часть прибылых первых выводков участвуют в размножении. Соотношение полов у обеих возрастных групп смещено в пользу самцов ($p \leqslant 0,05$).

ТЕМНАЯ ПОЛЕВКА — Microtus agrestis L. (867 экз.).

В горном районе заповедника доминирует среди мелких млекопитающих (11,9%) и занимает первое место среди

грызунов (31,5%). Однако по направлению на запад ее значимость падает (табл. 1). Численность вида в горах составляет от 4,0 до 77,0 экз. на 10 к-с (в среднем 17,9 экз.). В разных районах биотопическое размещение характеризуется своими особенностями. В горном районе наиболее плотно заселяет подгольцовые луга (22,4%) и горные тундры. Отмечено зимнее размножение (21.02). Начало репродуктивного периода зависит от хода весны и уровня численности (30.04—29.05), заканчивается в конце августа. Размер выводка составляет у взрослых 6,5±0,20 (4—9), у сеголеток — 5,0±0,21 (2—8). Первые приносят за сезон до трех пометов, сеголетки появляются в уловах с середины июня. Значительная часть прибылых первых выводков участвует в размножении (в среднем 55,0%). Среди взрослых соотношение полов близко 1:1, у сеголеток преобладают самцы (58,1%; $X^2=19,4$; $p\leqslant 0,001$).

Глава 5. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (НА ПРИМЕРЕ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ) РАЗНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ РАЙОНОВ.

Известно, что горные популяции широкораспространенных видов по сравнению с равнинными имеют определенные экологические и морфологические различия (Большаков, 1972). На примере красной полевки — доминирующего вида мелких млекопитающих Северного Урала рассмотрены особенности численности, размножения, половозрастной структуры и экстерьерных признаков зверьков, населяющих разные ландшафтные районы.

Показано, что по направлению к горам происходит увеличение среднего обилия полевок (табл. 2). Максимальная численность достигает при этом в равнинных ельниках 14,3 экз. на 100 л-с, в предгорных — 24,6 экз., в горных — 28,0. Последняя величина является, по-видимому, пороговым уровнем обилия для красной полевки верхнепечорской тайги. Численность зверьков во всех районах изменяется в общем синхронно. Эти изменения носят циклический характер. Продолжительность цикла на северном Урале в среднем 4 года (Тестов, 1987). Особенности в динамике численности в разных районах проявляются только в некоторые фазы цикла и обусловлены экологической обстановкой года. Амплитуда колебаний численности в равнинной и предгорной тайге в об-

щем сходна (62—80 раз), в горных лесах несколько меньше (56 раз).

Характерной особенностью воспроизводства мелких млекопитающих является высокая лабильность репродуктивных показателей, отражающая специфику приспособления этой группы животных к меняющимся условиям обитания (Шварц и др., 1957; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Bujalska, 1975; Wiger, 1979 и др.). Размножение красной полевки в равнинном и предгорном районах начинается в одинаковые сроки, в верхних поясах гор — несколько позднее. Однако конкретные даты наступления и окончания репрдуктивного периода зависят от хода весны, состояния кормовой базы и численности. Поэтому в отдельные годы между районами наблюдаются различия и это в большей степени относится к равнинному, где продолжительность размножения увеличена.

Средняя величина выводка увеличивается по направлению к горам (табл. 2). Наблюдаются достоверные различия по этому показателю между красными полевками равнинного и горного районов, как перезимовавшими ($t=2,16$; $p<0,05$ при d. $f=164$), так и сеголетками ($t=2,54$; $p\leq0,05$ при d. $f=155$). Распределение самок с определенным размером выводка близко к симметричному у полевок горного района. Этот показатель вместе с высокой величиной выводка говорит о стабилизации средней плодовитости у горных полевок на довольно высоком уровне. Сравнительно велик коэффициент асимметрии только у самок равнинного района. Видимо это вызвано относительно небольшой емкостью среды обитания, в которой высокоплодовитые особи «невыгодны».

Таблица 2

Изменение относительной численности и репродуктивных показателей в разных ландшафтных зонах заповедника

Показатели	Районы		
	Равнина	Предгорье	Горы
Средняя численность, II половина лета (особей на 100 л-с)	5,1±0,81	9,9±1,58	17,1±4,63
Величина выводка:			
перезимовавшие	6,2±0,18	6,7±0,11	7,0±0,13
сеголетки	5,7±0,19	5,8±0,10	6,3±0,17
Коэффициент асимметрии распределения числа эмбрионов	+0,45±0,31	+0,06±0,21	—0,13±0,23
Среднее количество самок (%) с числом выводков: один	38,5	19,3	15,4
два	61,5	74,1	69,3
три	—	6,4	15,4
Доля половозрелых самок-сеголетков в годы подъема численности (%)	50,6	80,1	90,0

В годы быстрого подъема численности интенсивность размножения особенно возрастает в горах. Число самок, приносящих по три помета, увеличивалось здесь, по сравнению с предгорным районом, в два раза, а на равнине за все годы таковых не отмечено. Скорость полового созревания сеголеток у лесных полевок находится в обратной зависимости от плотности (Тупикова, Коновалова, 1971; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Тестов, 1993; Krebs, Myers, 1974). В горных ельниках, где уровень численности полевок более высокий, заметна четкая регулирующая роль участия молодых в размножении. На пике обилия сеголетки не созревали, тогда как в период депресии доля половозрелых молодых животных достигала 76,0%. В равнинной тайге они ежегодно присутствовали в уловах (9,2—66,7%). Количество половозрелых сеголеток уменьшается от равнины к горам, но одновремен-

но увеличивается удельный вес среди них размножающихся самок.

Возрастной состав популяции красной полевки в разных ландшафтных районах по годам сильно изменяется. Эти изменения, имея в целом однонаправленный характер, тесно связаны с особенностями размножения полевок в разные фазы цикла и поэтому в некоторые годы различаются по районам. Так, в 1988 г. в равнинной тайге доля перезимовавших составляла 9,8%, в горной — 35,1%. На следующий год при стабилизации численности на высоком уровне на равнине происходит увеличение числа взрослых зверьков (21,8%) и половозрелых сеголеток (30,0%). В горах же относительное значение первых остается прежним, а вторые совсем исчезают в уловах.

Сооотношение полов в старшей возрастной группе в равнинном и горном районах приближается 1:1, в предгорном наблюдается значимое преобладание самцов (65,0%; $X^2=37,14$; $p\leqslant0,001$). Среди половозрелых сеголеток происходит существенное увеличение доли самок в горах (63,2%; $p\leqslant0,01$) и предгорьях (59,2%; $p\leqslant0,05$).

Таким образом у горных популяций красной полевки при относительно высокой ее плотности наблюдается четко выраженная популяционная авторегуляция численности, тогда как у полевок равнины ее роль понижается.

Связь морфологических признаков животных с различными экологическими условиями хорошо известна. В работе подробно изложены особенности изменчивости экстерьерных признаков у красной полевки разных ландшафтных районов. Для анализа были взяты только перезимовавшие особи. Из шести изученных признаков самцов ($n=289$) и самок ($n=245$) половой диморфизм был выражен у четырех. Самки были существенно тяжелее самцов (на 14,6%; $p\leqslant0,001$), превышали их по длине тела (на 4,0%, $p\leqslant0,01$) и длине хвоста (3,7%; $p\leqslant0,01$). При этом они мало различались по длине ступни и индексу хвоста. Исходя из этого ландшафтную изменчивость принаков рассматривали отдельно по половым группам.

Полевки горного района имели достоверно большую массу тела: самцы — $30,8\pm0,25$; самки — $35,7\pm0,47$ ($p\leqslant0,01$). Длина тела была существенно ниже у животных предгорного района, тогда как зверьки равнины и гор по этому признаку мало различались. Наблюдается явная тенденция увеличения

длины хвоста, как у самцов, так и у самок, по направлению к горам. У полевок равнинных биотопов она составляет, соответственно, 37,6 и 38,3 мм, тогда как в горах достигает 38,5 и 40,2 мм ($p \leqslant 0,05$). Поэтому зверьки равнинного района относительно короткохвосты ($p \leqslant 0,01$), по сравнению с горными и предгорными, различия между которыми малозначимы. По индексу ступни достоверно отличались только самцы равнинных местообитаний, имеющие меньшие размеры.

Таким образом, у красной полевки разных ландшафтных районов выявлены определенные экологические и морфологические особенности. Одни из них имеют закономерную направленность от равнины к горам и обусловлены экогеографическими факторами, другие связаны с экологическими условиями конкретных ландшафтов.

ВЫВОДЫ

1. Фауна мелких млекопитающих Северного Урала и прилегающих равнин представлена 20 видами, большинство из которых широко распространены в данном регионе. Исключение составляет небольшая группа петрофильных видов (северная пищуха и красно-серая полевка), тесно связанная с высотными поясами гор. Ядро современных фаунистических комплексов составляют западно-палеарктические виды, но их относительное значение по направлению к горам падает и возрастает доля восточно-палеарктических элементов.

2. Видовое разнообразие насекомоядных и грызунов и их суммарная численность увеличивается от равнинного района к горному, что обусловлено большей гетерогенностью среды и расширением диапазона имеющихся ресурсов в последнем из них. Вследствие этого в том же направлении происходит выравнивание количественных соотношений видов в сообществах.

3. Структура сообществ мелких млекопитающих разных ландшафтных районов полидоминантна и специфична. Основными доминирующими из года в год видами в равнинном и предгорном районах являются обыкновенная и средняя бурозубки, красная полевка. В горном районе в их число, кроме выше перечисленных, входят равнозубая бурозубка и темная полевка.

4. Широкораспространенные виды мелких млекопитающих обладают рядом экологических приспособлений, которые за-

ключаются в особенностях биотопического размещения, воспроизводства и структуры их популяций, позволяющих им успешно осваивать данную территорию. Обыкновенная бурозубка при ее значительной эвритопности явно предпочитает травянистые стации. Средняя бурозубка, как и красная полевка—типичные обитатели плакорных лесных местообитаний. Рыжая полевка предпочитает пойменные леса. У близких видов серых полевок темная — наиболее плотно заселяет более сухие биотопы.

5. Такие, относительно редкие на большей части Урала и и малоизученные виды, как лесной лемминг и равнозубая бурозубка, на западном склоне Северного Урала становятся обычными. У лесного лемминга отмечены регулярные вспышки численности, во время которых он занимает одно из первых мест в условах мелких млекопитающих, с последующим отсутствием его в течение нескольких лет. Высокое обилие зверьков достигается за счет увеличения темпов репродукции, преобладания самок и возрастания подвижности особей, которое сопровождается заметными миграциями. Обилие равнозубой бурозубки, многочисленной в горно-лесном и подгольцовом поясах гор, уменьшается по направлению к равнине.

6. Горные и равнинные популяции красной полевки отличаются рядом экологических и морфологических особенностей. Первые из них характеризуются высоким уровнем численности, имеют большую среднюю плодовитость, число пометов на одну самку и более лабильную половозрастную структуру. У полевок горного района четко выражены популяционные механизмы регуляции плотности. В пессимальных условиях равнинного района их значение снижается. Морфологическая дифференциация заключается в увеличении массы тела и длины хвоста у животных горных местообитаний.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАНЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Бобрецов А. В. Динамика численности лесных полевок верхнепечорской тайги / / iU съезд ВТО: Тез. докл.—М., 1985.— С. 167—169.

Бобрецов А. В. Биология лесного лемминга в Печоро-Илычском заповеднике / / Экология редких, малоизученных и хо-

зяйственно важных животных Европейского Северо-Востока СССР. — Сыктывкар, 1989. — С. 80—83.

Бобрецов А. В. Особенности экологии лесного лемминга на Верхней Печоре / / U съезд ВТО: Тез. докл. — М., 1990. — Т. 2. — С. 61—62.

Бобрецов А. В. Видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих средней тайги Европейского Севера / / Вторая междунар. шк. — семинар «Экологические проблемы Европейского Севера». — Архангельск, 1992. — С. 129—131.

Бобрецов А. В. Вспышка численности лесного лемминга (Myopus schisticolor Lilll) в верхнепечорской тайге / / Экология. — 1992.—N 6.—С. 74—76.

Бобрецов А. В. Видовой состав, распространение и численность землероек на западном макросклоне Северного Урала / / 1 Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих: Тез. докл. — М., 1992.—С. 12—14.

Бобрецов А. В. Экология обыкновенной бурозубки в верхнепечорской тайге / / Там же. С. 7—9.

Бобрецов