

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Уральский филиал

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

Н.С.ГАШЕВ

ЭКОЛОГИЯ УРАЛЬСКОЙ СЕВЕРНОЙ ПИЩУХИ

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

Научный руководитель -
член-корреспондент АН СССР
профессор С.С.ШВАРЦ

Свердловск
1969

Работа выполнена в Салехардском научно-исследовательском стационаре Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР в 1961-1968 гг.

Диссертация объемом 117 страниц машинописного текста состоит из предисловия и десяти глав (с заключением). Приводится список использованной литературы, включающий 135 названий на русском и 14 на иностранном языках. В работе 28 таблиц и 77 рисунков.

Защита диссертации состоится на заседании Объединенного ученого совета при Институте экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР 1969 г.

Автореферат разослан 1969 г.

Отзывы и замечания просим присылать по адресу:
г.Свердловск, 8, ул. 8 Марта, 202, Институт экологии растений и животных УФАИ СССР.

Ученый секретарь
Объединенного ученого совета
кандидат биологических наук Г.С. Х р е н о в а

ПРЕДИСЛОВИЕ

Уральская географическая форма северной пищухи – один из наиболее слабо изученных объектов фауны млекопитающих Урала. Лишь в Зоомузее Ленинградского зоологического института АН СССР хранится четыре шкурки с черепами этих интересных зверьков, которые добыты в верховьях рек Сыни и Липина в 1926–1927 гг. К.К. Флеровым, работавшим на Полярном и Приполярном Урале в составе Северо-Уральской экспедиции АН СССР. Эту пищуху он впервые описал как уральский подвид северной пищухи и сообщил интересные данные, касающиеся отдельных сторон ее экологии (Флеров, 1927). С того времени новых сведений об уральской северной пищухе в научной литературе не появилось. Вместе с тем разрешение отдельных вопросов проблемы вида и в связи с этим углубление исследований в области популяционной экологии вызывают необходимость накопления новых данных, касающихся экологии различных форм животных и закономерностей их географической изменчивости. Особенно перспективны в этом отношении исследования различных географических форм широко распространенных видов животных в целях получения сопоставимых данных, проводимые по единой схеме, обуславливающей при сборе и обработке разнообразного материала использование аналогичных методов.

Наши исследования сводились к следующему:

1. Установить общие морфологические особенности изучаемой формы пищух и их таксономическое положение.
2. Определить современные границы ареала их на Урале и дать характеристику занимаемых биотопов.
3. Изучить характер питания и состав корма в различные сезоны года.
4. Изучить морфологию и изменчивость волосяного покрова.
5. Изучить биологию размножения пищух, закономерности роста и развития.
6. Изучить структуру популяции и определяющие ее факторы.
7. Основываясь на показателях ведущих морфофизиологических

признаков, дать морфофизиологическую характеристику пищух, обитающих на севере Урала.

8. Выявить роль пищухи в биоценозах горной лесотундры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены результаты обработки 323 экз. пищух, добытых на севере Урала с территории, ограниченной 68 и 64° с.ш., за период с 1961 по 1967 г., а также результаты стационарных наблюдений над ними в природе и неволе в течение шести лет (1963–1968). Для морфофизиологической характеристики пищух сбор и обработка материала произведены по общепринятой методике, детальное изложение которой (Шварц, 1958) освобождает нас от ее повторения. Морфологические особенности устанавливались путем непосредственного сравнения нашего материала с коллекциями пищух Ленинградского и Московского зоомузеев и сопоставления его с литературными данными. Для исследования скульптуры черепа и его частей сфотографированы черепа различных форм пищух в одинаковом масштабе в трех ракурсах (сверху, снизу, сбоку) и произведено сравнение этих фотоснимков. Ареал устанавливался путем экспедиционных исследований, анализа соответствующей литературы с привлечением опросных данных. При выяснении характера питания и состава кормов пищух, помимо непосредственных наблюдений над ними в природе и неволе, исследовано содержание 358 "стожков" и определен видовой состав растений. Строение, форма и расположение волос на шкурках исследовались при небольшом увеличении под бинокляром. Густота волосяного покрова, длина и толщина волос различных категорий определялись по методике Б.А.Кузнецова (1952). Количественная оценка размаха изменчивости окраски меха произведена по методу, разработанному в Институте биологии УФАН СССР (Покровский, Смирнов, Шварц, 1962). Замеры теплоотдачи шкурок выполнены Е.С.Некрасовым, сотрудником Уральского госуниверситета им. А.М.Горького, при помощи сконструированного им прибора. Ход линьки оценивался по разработанной нами двенадцатибалльной таблице. Для сравнения исследовано по десять шкурок зайца-беляка, белки обыкновенной, полевки Миддендорфа, ондатры и водяной полевки. Биология раз-

множения изучалась путем вскрытия пищух (315 экз.), добытых в различные сезоны, и исследования у них органов размножения, мазков из семенных канальцев и гистологических срезов яичников. Проведены многолетние наблюдения над пищухами в природе и неволе в период размножения. В целях установления сроков беременности, темпов роста и развития молодых осуществлен опыт разведения пищух в неволе и произведена биометрическая обработка новорожденных по мере их роста и развития. При определении возраста использован метод, основанный на возрастных изменениях микро-структуры нижней челюсти пищух и сроках смены молочных зубов (Гашев, 1966; Гашев, Бахмутов, 1968). Промеры частей тела и черепа выполнены по общепринятым схемам (Огнев, 1940; Виноградов, Аргиропуло, 1941). Для изучения гельминтофауны полной гельминтологической обработке подвергнуто 55 пищух. Видовой состав паразитических червей определен в гельминтологической лаборатории АН СССР, блох - в энтомологической лаборатории МГУ. Содержание витамина А в печени пищух определялось по методу, разработанному в Институте биологии УфАН СССР (Шварц, Смирнов, Кротова, 1956).

ОБЩИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Из-за отсутствия среди систематиков единого мнения определение таксономического положения различных форм пищух затруднено. При решении вопроса о систематическом положении пищух, обитающих на севере Урала, это усугубляется еще и тем, что описание их (Флеров, 1927) основано на незначительном материале (4 зверька), не отражающем всей полноты внутри- и межпопуляционной изменчивости. Учитывая это, а также принимая во внимание, что настоящая работа, по существу, экологическая и специальных исследований в области систематики не проводилось, с соответствующими комментариями приводим материал, могущий быть полезным при разработке систематики пищух. Путем анализа литературных данных и сравнения коллекционных материалов выясняется обоснованность доводов и целесообразность слияния алтайских и северных пищух в один вид. Исследуется изменчивость таксономических

признаков, наиболее часто используемых систематиками. Устанавливается степень сходства уральских пищух с различными формами северных и алтайских. Высказано предположение о возможных путях проникновения северной пищухи на Урал.

Исследования показали, что окраска меха как диагностический признак обесценивается ввиду широкого диапазона индивидуальной изменчивости цветовых вариаций шкурок пищух. В то же время результаты объективной оценки окраски волосяного покрова, полученные путем фотоколориметрирования шкурок и позволяющие улавливать сезонные различия в окраске меха зверьков даже в пределах популяций, как и интерьерные показатели, весьма полезные при диагностике различных форм пищух, в настоящее время не могут быть использованы из-за отсутствия в литературе соответствующих данных. Поэтому сравнение алтайских и северных пищух с пищухами, обитающими на севере Урала, проведено лишь по 20-ти признакам, преимущественно краниологическим (Огнев, 1940), с учетом варьирования их средних значений. При существенной разнице с алтайскими (в большинстве случаев не перекрываются лимиты даже наиболее изменчивых признаков), между сравниваемой формой и северными пищухами обнаруживается большое сходство как по значениям признаков, широко варьирующим, так и фиксированным в пределах 3% изменчивости (общая и основная длина черепа, кондлобазальная длина, ширина скул, ширина черепа позади скул и по линии слуховых отверстий, длина и высота нижней челюсти). Наиболее близка рассматриваемая нами форма оказалась к чукотской северной пищухе. Сопоставление этих пищух по средним значениям наиболее стабильных ($C < 3\%$) таксономических признаков показало меньшую разницу между ними, нежели между различными популяциями уральской пищухи. Незначительные различия между уральскими и чукотскими пищухами, преимущественно в скульптуре черепа, почти совпадают с отмеченными К.К.Флеровым (1927) и разнятся лишь в некоторых деталях. Череп уральской пищухи относительно шире, чем у чукотской. Скуловая ширина незначительно превышает ширину по линии слуховых отверстий. Передняя часть черепа более тупая, в связи с чем очертание его ближе к овалу, чем у чукотской пищухи, передняя часть черепа которой клиновид-

но заострена. Череп чукотской пищухи уже и более вытянут. Ширина по линии слуховых отверстий равна ширине скул. При взгляде сбоку линия, мысленно проведенная вдоль крыши черепа уральской пищухи, приближается к полусфере, тогда как у чукотской пищухи в области лобных костей имеется излом. Большое сходство уральских пищух с северными чукотскими по подавляющему большинству признаков и лишь незначительные морфологические различия при современном состоянии изученности пищух, вслед за К. И. Флеровым, позволяют считать их уральским подвидом северной пищухи. Для более правильного суждения о видовой принадлежности пищух, обитающих на севере Урала, необходима ревизия всех форм рода с использованием всего арсенала современных методов биологических исследований.

Исследования показали, что из известных форм северных пищух к уральской оказывается ближе северная чукотская. Факт этот, заслуживающий внимания и более тщательного изучения, в какой-то мере позволяет предполагать, что Западно-Сибирская низменность явилась непреодолимой преградой для проникновения на Урал с востока предков среднесибирской и ржавой северных пищух (Огнев, 1940), западная граница которых проходит вдоль Енисея. Обособившаяся на Урале северная пищуха могла попасть туда из центра возникновения исходных форм (Центральная Азия) по Казахстанскому междуречью со стороны Тянь-шаня или Алтая, отделившись от основной ветви предков современных пищух, которые в большей массе распространились вдоль осей горных хребтов (Насимович, 1964) на север - северо-восток и, заполнив определенные экологические ниши Средней и Восточной Сибири, дали начало современным формам. Обособившись от исходной формы в связи с сокращением ареала, о чем свидетельствуют палеонтологические данные (Виноградов, Громов, 1952), уральская северная пищуха сохранила сходство с чукотской, так как при близости экологических условий дальнейшее развитие их шло примерно в одинаковом направлении.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, БИОТОПЫ

Громадная протяженность ареала северных пищух, охватывающего различные географические районы и природные комплексы,

нашла свое отражение и в разнообразии заселяемых ими биотопов. Приведен перечень биотопов, наиболее свойственных пищухам. Привязанность к каменистому субстрату характерна для большинства форм северных пицух. Петрофильна и уральская форма. Дана краткая физико-географическая, а также геоботаническая характеристика Полярного и Приполярного Урала. Для выявления приемлемой рассматриваются различные схемы природных поясов Урала.

Северный предел ареала пицух на Урале ограничивается 68° с.ш. Найденная там небольшая колония располагается в зарослях кустарниковой ольхи с небольшой примесью рябины, по каменистым склонам, образующим долину р. Хадата-Юган. На территории колонии встречаются отдельных хилые деревья лиственницы. Травянистый покров беден. По мере продвижения на юг, когда начинает проследиваться вертикальная зональность в распределении растительного покрова и увеличивается разнообразие растительных группировок, достаточно отчетливо проявляется склонность пицух поселяться у границы лесного и подгольцового поясов на небольших россыпях камней с обязательным присутствием на них рябины. Самая южная из найденных нами колоний расположена в долине ручья Пындырма на уровне 64° с.ш. Небольшие колонии пицух имеются также в горной части Печоро-Ильчского заповедника, на склонах гор Сотчем-Ель-Из и Щука-Ель-Из. Вероятно, это южный предел современного ареала северной пицухи на Урале, так как в инвентарном списке млекопитающих бывшего госзаповедника "Денежкин Камень" (Чернявская, 1958), располагавшегося несколько южнее Печоро-Ильчского заповедника, северной пицухи нет. Не встречена она там и нами при исследовании питания куных (Гашев, 1965). Таким образом, современный ареал северных пицух на Урале может быть ограничен $61-68^{\circ}$ с.ш.

П И Т А Н И Е

Пицуха типичный фитофаг. Характерная ее особенность - заготавливать корм на зиму. Заготавливаются преимущественно вегетативные части растений. Для устройства "стожков" ежегодно используются одни и те же места. Начало заготовок совпадает с началом бутонизации растений. Массовый характер заготовки принима-

ют в период цветения и плодоношения целого ряда поедаемых пищухами растений. Устройство "стожков" продолжается с июля по октябрь, в чем принимают участие и пищухи-сеголетки. Приведен список поедаемых пищухами растений. Описаны последовательность заготовок, устройство "стожков" и соотношение видового состава растений в них осенью и весной. Одна семья пищух устраивает несколько "стожков", размеры и количество которых зависят от наличия и объема используемых для этих целей пустот среди камней, обеспечивающих защиту складываемых в них растений от атмосферных осадков и в то же время хорошо продуваемых. На семью приходится от 2 до 8 "стожков". Вес их колеблется в пределах 0,1 - 8 кг. Зимой пищухи прорывают в снегу норы к "стожкам". Весной, с появлением свежей зелени, они перестают посещать "стожки", так как к этому времени при активной "помощи" полевок, являющихся хлебниками пищух, запасы оказываются съеденными. Пищевых конкурентов пищухи практически не имеют. Содержание витамина А в их печени исключительно мало. Весной чаще обнаруживаются лишь следы его. Осенью у пищух в природных условиях содержание витамина А в печени, по нашим наблюдениям, не превышает 2,7%. Приведен химический состав растений, поедаемых пищухами. Дан список различных кормов, скармливаемых пищухам в неволе, с оценкой их поедаемости.

МОРФОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

Волосяной покров пищух, как и у большинства пушных зверей, состоит из волос пяти основных категорий: чувствующих (вибриссы), направляющих, остевых, пуховых и промежуточных. Длина вибрисс у взрослых зверьков не превышает 52 мм. Достоверных различий по длине вибрисс, как и по окраске волосяного покрова, между особями разного пола нет. Описаны форма, строение и окраска волос. Дано сравнение формы волос пищух с некоторыми другими видами животных. Произведен подсчет числа волос различных категорий на единицу площади летних и зимних шкурок. Среднее число промежуточных волос на 1 см² площади шкурок зимой и летом не превышает 1100 шт. Пуховых волос на 1 см² зимних шкурок около 10 тыс., летних - около 6 тыс. Хотя зимний мех почти вдвое гуще летнего,

по густоте волосного покрова он во многом уступает типичным субарктикам, а также многим северным формам широко распространенных видов млекопитающих. Невелики и теплоизоляционные свойства шкурок пищух. Теплоотдача летних шкурок колеблется в пределах 0,242 - 0,245, а зимних в пределах 0,226-0,230 $\frac{\text{кал}}{\text{см}^2 \cdot \text{сек} \cdot \text{град}}$.

Окраска меха почти не отличается от описанной К.К.Флеровым (1927). В результате колориметрирования выявлены достоверные сезонные различия в окраске шкурок по показателю оттенка (зимний мех 140,6 \pm 1,1; летний 147,5 \pm 1,0 ед). Различия по близине оказались недостоверными (зимний мех 6,6 \pm 0,36; летний 7,0 \pm 0,33 ед.). Мех взрослых пищух претерпевает две сезонных линьки - весеннюю и осеннюю. Сеголетки также линяют дважды. Весенняя линька начинается в июне и иногда продолжается и в августе, а осенняя заканчивается к началу октября. Сроки линьки северных пищух, несмотря на обширность их ареала, очень близки (крайние даты укладываются в пределы внутривидовой изменчивости). Приведена схема весенней, осенней и ювенильной линек. Дана оценка хода линьки по 12-балльной таблице. Шкурки пищух как пушно-меховое сырье ценности не представляют.

РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ, РОСТ

Биология размножения северных пищух изучена слабо. Нередко для одних и тех же физико-географических районов в отношении числа ежегодных выводков и количества щенят в них приводятся противоречивые данные (дан анализ литературы). Совершенно не изучена в этом плане уральская северная пищуха. Это послужило поводом для постановки эксперимента, в результате которого получен приплод в неволе, установлены сроки беременности пищух и прослежен рост и развитие молодых животных.

На севере Урала сроки размножения пищухи варьируют в зависимости от экологической обстановки в разные годы. Однако их средние значения за ряд лет сопоставимы со сроками размножения некоторых южных форм вида. Исследуется влияние погодных условий и света на сроки размножения. Брачные игры начинаются еще под снегом в мае. Внешние проявления гона мало заметны. Жестоких

драк между самцами не происходит. В период гона максимальная длина семенников (16 мм) в сравнении со стадией покоя возрастает более чем в 5 раз, а средний вес одного семенника (0,328 г) почти в 22 раза. Примерно в 8,5 раз увеличивается в это время и вес яичников, приближающийся к 0,017 г. Средняя продолжительность сроков размножения около двух месяцев. Беременность длится около месяца (28 дней). В течение года у рассматриваемой формы пищух бывает лишь один выводок с 2-5 детенышами. Эмбриональная смертность в благоприятные годы невысока (около 5,5%), но может быть значительной (до 25%) в неблагоприятные годы. Детеныши рождаются с относительно густым, но коротким волосным покровом. Вес новорожденных первые сутки 8-8,5 г. При рождении у них уже прорезавшиеся резцы и предкоренные, на пальцах черные коготки, глаза и слуховые проходы закрыты. У щенят, родившихся в неволе, на пятые сутки открылись слуховые проходы, на седьмые - восьмые они прозрели. На четырнадцатые - впервые вышли из гнезд. На шестнадцатые - проявляли полную самостоятельность: таскали и грызли веточки, пили воду, пробовали свистеть. На девятнадцатые сутки по весу (37-42 г) и размерам тела (109-113 мм) они уже не отличались от зверьков, впервые выходящих из гнезд в природных условиях. Показан ход роста различных частей тела. Молодые ранних пометов достигают размеров взрослых в год своего рождения. У поздно родившихся зверьков к осени рост приостанавливается и продолжается весной следующего года. Половой зрелости молодые достигают в год своего рождения, однако в размножении участвуют лишь со следующего года.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Исследование структуры популяций различных животных представляет не только теоретический, но и практический интерес, так как способствует выявлению механизмов, обеспечивающих существование популяций как единого биологического комплекса на фоне изменяющихся условий среды.

Топографическая структура

В связи с приуроченностью пищух к каменистым россыпям,

вкрапленными в горный ландшафт Урала отдельными изолированными пятнами, ареал пищухи приобрел характер "сложного кружева". Живут они отдельными колониями, нередко разобщенными меж собой многими десятками километров как пригодной, так и непригодной для поселений территории, или естественными преградами (реки, открытые пространства тундр, сплошные массивы горной тайги и пр.). В связи с этим вероятность взаимообмена между некоторыми колониями ничтожно мала, и их можно рассматривать как замкнутые популяции. Колония складывается из отдельных семей, состоящих из родительской пары зверьков и их потомства. Семейные участки разобщены территорией, свободной от поселения. Расстояние между ними не менее 120 м. Размеры семейных участков колеблются в пределах 400-600 м². Границы их маркируются (следы мочи на камнях и предупреждающий свист) и активно защищаются от пельцеев. В то же время индивидуальные участки в пределах семейных перекрываются, не вызывая осложнений во взаимоотношениях между зверьками. Описан опыт совместного содержания пищух, отловленных на одном и разных семейных участках. Число последних в разных колониях различно (в среднем от 1,2 до 4 участков на I га территории колонии), хотя в уже сложившихся колониях число их по годам не меняется. Численность зверьков на территории семейных участков колеблется около оптимальной величины (2-6 экз.), значение которой для каждого участка определяется наличием мест, пригодных для устройства "стожков". Зверьки очень "привязаны" к своим участкам. Поэтому массовых миграций пищух не наблюдается даже в конце летнего периода, когда большая часть их покидает родительские гнезда и разбивается на пары. Поселяются молодые зверьки рядом с родителями. Когда площадь каменистых россыпей, на которых расположен участок родителей, слишком мала и мест для устройства "стожков" нет, что бывает в исключительных случаях, молодянок вынужден выселяться на соседние гряды камней. Зверьки поздних пометов зимуют вместе с родителями и кормятся на одних с ними "стожках", в устойчиве которых принимают активное участие.

Возрастная структура

Анализ возрастной структуры популяций немислим без установления возраста составляющих их отдельных особей или выявле-

ния возрастных групп. Учитывая это, мы прежде всего попытались выяснить надежность каждого из уже существующих методов определения возраста пищух. Изложена суть методов и критическая оценка их. Выяснено, что ни одним из рассмотренных методов с уверенностью определить возраст пищух нельзя, тогда как при пользовании ими в комплексе, с учетом интерьерных особенностей зверьков, удастся довольно точно определять перезимовавших зверьков и сеголеток. Установлено, что у первых при одинаковых размерах тела вес сердца и почек, как правило, больше, чем у вторых. Вес тимуса у добытых в одни и те же сроки животных оказывается большим у сеголеток. При равных размерах нижней челюсти вес ее в воздушно-сухом состоянии у сеголеток меньше. Анализ данных возрастных изменений комплекса экстерьерных, краниологических и интерьерных признаков требует много времени и определенных навыков, но может быть с успехом использован лишь для отделения сеголеток от зимовавших особей. Поэтому для выявления возрастных групп мы воспользовались значительно менее трудоемким, но не менее точным методом, основанным на сроках смены молочных зубов и возрастных изменениях микроструктуры нижней челюсти (Гашев, 1966). Излагается суть метода. Выделено три возрастных группы. К первой отнесены зверьки с молочными зубами ($n = 50$), ко второй - сеголетки, закончившие смену молочных ($n = 62$). Третью возрастную группу составляют зимовавшие зверьки ($n = 201$). Соотношение зверьков различных возрастных групп в разные годы не одинаково, что обусловлено непостоянством условий внешней среды. В 1961-1963 гг. соотношение сеголеток и зимовавших, соответственно, 1:1; 1:1,7 и 1:1,97, тогда как в 1964 - 1966 гг. на одного зимовавшего зверька приходилось 0,2; 0,03 и 0,18 сеголеток. Имея в виду, что соотношение прибылых и взрослых зверьков отражает общее состояние естественных популяций животных (Шварц, 1959; Смирнов, 1959, 1967), естественно считать, что экологическая обстановка в три предыдущих года для пищух складывалась более благоприятно, чем в течение трех последующих. Это хорошо согласуется с данными фено- и метеонаблюдений за эти годы. Средняя продолжительность жизни уральских северных пищух не превышает двух лет, и в течение года у них лишь один выводок, поэтому возрастная структура популяций их чрезвычайно проста.

В течение трех лет популяции полностью обновляются. Ведущая роль в воспроизводстве принадлежит зверькам, зимовавшим впервые.

Половая структура

Половая структура популяций уральской северной пищухи подвижна и, как показали исследования, претерпевает значительные изменения не только в различные годы, но и в одни и те же месяцы разных лет. Однако, по данным многолетних наблюдений, соотношение полов в популяциях близко 1:1, хотя, как и у многих диких млекопитающих, в благоприятные годы проявляется тенденция к преобладанию самцов, особенно на ранней стадии постнатального развития.

Еще в 1954 г., основываясь на данных Д.И.Асписова (1940) по размножению зайца-беляка в Татарии и на собственных наблюдениях, В.П.Теллов высказал предположение, что в годы, благоприятные для размножения животных, самцов рождается больше, а в неблагоприятные годы среди новорожденных преобладают самки. Это предположение многократно подтверждено последующими работами (Барабаш-Никифоров и Формозов, 1963; Кубанцев, 1964, и др.). Не исключено, что аналогичная закономерность проявляется и у исследуемой нами пищухи, хотя утверждать это, ввиду малого числа прибылых, добытых при неблагоприятных условиях, мы не можем.

Морфофизиологическая характеристика

Исследование интерьерных признаков и их изменчивости представляет несомненный интерес для изучения путей приспособления животных к различным условиям среды. Пищухи в этом плане не исследовались, и сравнительных данных в литературе нет. Поэтому мы ограничиваемся лишь выявлением "норм изменчивости" (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968) ведущих морфофизиологических показателей (сердца, печени, почек, надпочечников, тимуса) и установлением биологической специфики уральских северных пищух. Рассмотрена возрастная и сезонная, внутри- и межпопуляционная изменчивость интерьерных показателей. Проведено сравнение пищух по относительному весу внутренних органов с типичными субарктиками (лемминг) и субарктическими формами животных широко распространен-

ных видов (красная полевка, полевка-экономка, белка обыкновенная, заяц-беляк). Учитывая зависимость целого ряда интерьерных показателей от размеров тела, изменчивость веса внутренних органов рассмотрена на фоне изменчивости весовых размеров тела животных.

Сердце у пищухи небольшое (у взрослых зверьков не превышает 0,5 г). Относительный вес его (5,4%) ниже, чем у многих млекопитающих сопоставимых размеров, с ними соседствующих. Изменчивость веса сердца особей разного пола невелика и у самок ($C = 13,6\%$) несколько выше, чем у самцов ($C = 11,7\%$). Общее направление сезонной изменчивости веса его у зверьков обоего пола во многом сходно.

Печень также невелика ($M = 4,8$ г). Изменчивость ее индекса (59,1%) сопоставима с изменчивостью индекса сердца пищух и у взрослых самок составляет 14,5, а у самцов 13,7%. Сезонные различия веса печени у пищух противоположного пола незначительны.

Из всех сравниваемых форм животных почка у пищух наиболее крупная ($M = 0,12$ г), что указывает на повышенный обмен веществ. Индекс почки у взрослых самцов и самок, соответственно, 10,3 и 17,0%. Изменения веса почек взрослых самок при одинаковой направленности отличаются от сезонной изменчивости веса почек самцов лишь большими масштабами. Обусловлено это более высокой нагрузкой на организм самок, связанной с рождением и выкармливанием молодняка.

Средний вес надпочечников у взрослых самцов около 0,013, у самок - 0,017 г. Сравнение сезонной изменчивости веса надпочечников пищух с изменением его у животных субарктических популяций широко распространенных видов и типичных субарктов показывает, что у пищух он колеблется в более узких пределах ($C = 32-36\%$). Относительно невысок и индекс надпочечников (0,171%), хотя изменчивость его несколько выше, чем предыдущих органов. В отличие от них изменчивость индекса надпочечников у самок ($C = 31,4\%$) меньше, чем у самцов ($C = 35,2\%$).

Вес тимуса пищух, увеличивающийся по мере роста животных, в течение первого года жизни может достигнуть более 0,260 г. К осени вес его сначала стабилизируется, затем снижается и весной оказывается значительно меньшим, чем в позднесенних про-

бах. Однако с возобновлением роста перезимовавших зверьков вес тимуса начинает нарастать. Участие в размножении молодых животных не ведет к инволюции его. Это говорит о том, что не участие в размножении тормозит нарастание веса тимуса, а связанная с ним нагрузка на организм. В отличие от грызунов тимус у пищух сохраняется в развитом состоянии в течение большей части жизни.

Изучение сезонной изменчивости морфофизиологических признаков пищухи, отражающих интенсивность ее обмена веществ и напряженность энергетического баланса, показывает, что у исследуемого вида, в противоположность огромному большинству других видов мелких млекопитающих (особенно в условиях Субарктики), отсутствуют резкие сезонные изменения в рассматриваемых показателях. Это объясняется стабильностью микроклиматических условий обитания пищухи, сглаживающих громадные колебания элементов климата Полярного и Приполярного Урала. Сезонные изменения отдельных показателей связаны преимущественно не с изменениями климатических условий, а со стадией жизненного цикла популяций. Это особенно наглядно проявляется в увеличении интерьерных показателей в период беременности и при повышенной двигательной активности пищух во время заготовок корма. Исследования межпопуляционных различий по интерьерным признакам показали, что различия в изменчивости индексов многих интерьерных показателей пищух между изолированными популяциями менее существенны, нежели изменчивость хронографическая в пределах одной популяции. Это свидетельствует о том, что фенотипические особенности отдельных популяций могут быть менее стабильными, чем признаки, фиксированные в очень узких рамках изменчивости, что связано с относительной стабильностью условий среды и стабильностью реакций животных на ее изменения.

РОЛЬ ПИЩУХИ В БИОЦЕНОЗАХ ГОРНОЙ ЛЕСОТУНДРЫ

При незначительной численности северных пищух на Урале (менее 10 экз. на 1 га территории колонии) и относительно высокой продуктивности горных биоценозов заметного вреда растительному покрову они не причиняют. Нет у них и пищевых конкурентов.

Основные враги - ласка и горноста́й. Если пищуха, обладая небольшой массой тела и будучи малочисленной, не оказывает существенного влияния на энергетический баланс биоценозов горной лесотундры Урала, то роль ее в поддержании природных очагов инфекции при наметившемся уже сейчас интенсивном освоении уральского Севера может быть значительной. По далеко не полным данным, паразитофауна исследуемых пищух состоит из пяти форм гельминтов и пяти видов блох. Из гельминтов наиболее многочисленны *Cephaluris andrejevi* Schultz, 1948, зараженность которыми при интенсивности инвазии I-72 экз. в одном хозяине в отдельные годы превышает 49%. Впервые эти нематоды найдены у пищух Горно-Алтайской области. Не менее многочисленными оказались и *Eugenuris schumakovitschi* Schultz, 1948. Процент зараженности ими пищух при интенсивности инвазии I-20 экз. в 1966 г. достигал 41,5. Несколько реже встречаются *Lablostomum vesicularis* Gvosdev, 1956. Наиболее высокая зараженность пищух ностодами *Alveococcus multilacinaris* Leuckart, 1863, и *Taenia tenuicollis* Rudolphi, 1819 (32,7%), наблюдалась в 1963 г.

Из блох для уральской северной пищухи обычна *Amphalium gunatus* J. et R., 1923. Она же и наиболее многочисленна. *A. gunatus* - один из основных видов блох монгольской пищухи, обеспечивающих сохранение инфекции в природных очагах чумы в зимнее время в Монгольской Народной Республике. Остальные виды блох, найденные на пищухах по I экз. и им не свойственные, видимо, перешли на пищух с других животных, что в природе случается часто.

Исследования показали, что уральская северная пищуха подвержена стойким глистным инвазиям и, являясь переносчиком паразитов - потенциальных носителей всевозможных инфекций, может оказывать серьезное влияние на структуру биоценозов горной лесотундры Урала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что обособившаяся на севере Урала пищуха - одна из наиболее мелких

форм. Подтверждено большое сходство ее с северной чукотской пищухой по абсолютному большинству таксономических признаков, при незначительной разнице в скульптуре черепа. Уральская северная пищуха — горный зверек. Ее излюбленные станции — небольшие россыпи камней, расположенные поблизости от воды по склонам возвышенных грив и горных массивов, среди зарослей кустарников у верхней границы заходящего на склоны леса. Современный ареал пищухи ограничен 61–68° с.ш.

Основные биологические особенности северной пищухи на Урале связаны не столько с общими климатическими условиями, сколько с микроклиматическими. Наиболее существенные экологические и морфофизиологические особенности ее сводятся к следующему. Размножение начинается в начале мая, а разгар его совпадает с появлением первых проталин. Плодовитость значительно ниже родственных форм. Даже при благоприятной экологической обстановке среднее число детенышей в выводке не превышает 3,5. Заканчивается размножение в июле–августе. Таким образом, фенология размножения исследуемых пищух не отличается существенно от других форм вида. Молодые ранних пометов заканчивают рост в год своего рождения. Поздно родившиеся зверьки приостанавливают рост к моменту ухода под снег, не достигнув размеров взрослых животных. Весной следующего года рост их возобновляется. Максимальных размеров тела пищухи достигают в возрасте 5–II месяцев. Закономерности роста животных оказываются связанными с размерами тимуса (весенний скачок его). Половой зрелости рано родившиеся зверьки достигают в год своего рождения, однако в размножении участвуют лишь на следующий год. Различий в интенсивности размножения зверьков в возрасте до I года и старших возрастов нами не установлено. Весной при благоприятной экологической обстановке в размножении участвуют все животные.

По характеру питания пищух следует отнести к наиболее специализированным растительноядным животным, способным поддерживать нормальную жизнедеятельность на кормах низкой калорийности. Этому способствует развитие кишечника, длина которого в 10,9 раза превышает длину тела. Слепая кишка составляет 122% длины

тела. Описаны корма, кормовой режим и поведение пищух, связанное с заготовкой кормов.

Определение густоты волсяного покрова и теплопроводности шкурок указывает на отсутствие у уральской северной пищухи специальных приспособлений, направленных на сохранение тепла.

Пространственная структура этой пищухи своеобразна. Живут они небольшими колониями, вкрапленными в горный ландшафт Урала отдельными пятнами. Несмотря на то, что колонии нередко разбросаны многими десятками километров, абсолютной изоляции между ними нет. Об этом свидетельствует поимка пищух вне колоний в биотопах, где они обычно не встречаются. Колебания численности не достигают такого размаха, как у полевок, но различия в численности в разные годы в зависимости от экологических условий могут быть существенными. Особенно неблагоприятно на численности пищух отражаются плохие погодные условия, определяющие состояние кормов.

Соотношение полов у пищух близко 1:1.

Уральская северная пищуха представляет типичную горную жизненную форму. Обитание на Крайнем Севере почти не отразилось на ее экологических и морфофизиологических особенностях. Помимо внешних проявлений жизнедеятельности об этом свидетельствует и развитие основных морфофизиологических показателей. Ни участие в размножении, ни сезонная периодичность жизнедеятельности (в том числе такие энергоемкие процессы, как линька) не связаны с заметными изменениями морфофизиологических показателей. В этом отношении пищуха является поистине уникальным зверьком. Даже в период размножения вес печени самок существенно не отличается от веса печени самцов. Характерное для большинства млекопитающих повышение веса надпочечников в период размножения выражено слабо. У большинства млекопитающих при похолодании вес надпочечников увеличивается, у пищух осенью происходит снижение их веса. Обращает на себя внимание ничтожное варьирование интерьерных показателей (значительно ниже, чем у других млекопитающих), что свидетельствует об однородности условий существования. Различий между отдельными популяциями по интерьерным показателям практически нет, тогда как в разные годы, даже в пределах одной и той же популяции, они могут быть.

Единственной биологической особенностью уральской северной пищухи, которая может быть связана с ареалом ее распространения, является пониженная плодовитость и соответственное снижение затрат энергии, что в условиях Субарктики имеет существенное значение.

Основные положения диссертации опубликованы в следующих работах:

1. Питание куных рода *Martes* на Северном Урале. - Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 3.
2. Уральская пищуха. - Природа, 1966, № 1.
3. О напряженности энергетического баланса уральской популяции северной пищухи. - Тр. Всесоюзного совещания. Свердловск, 1966 (Ин-т биол. УФАИ СССР).
4. О развитии тимуса северной пищухи уральской популяции. - Тр. Всесоюзного совещания. Свердловск, 1966 (Ин-т биол. УФАИ СССР).
5. К определению возраста северной пищухи. - Бюлл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 71, вып. 6.
6. Размножение уральской пищухи (*Ochotona hyperborea uralensis* Flerov) в неволе. Предварительное сообщение. - Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 3.
7. О находках северной пищухи на Урале. - Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 4.
8. Размножение уральской северной пищухи в неволе. - Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, вып. 2. Свердловск, 1968.
9. Приготовление замороженных срезов костной ткани на ультратонком микротоме. - Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 6 (в соавторстве с В.А.Бахмутовым).
10. О морфофизиологическом единстве изолированных популяций млекопитающих. - Третья зоологическая конференция Белорусской ССР. Минск, 1968. (Тезисы докл., в соавторстве с С.С.Шварцем,

В.Н.Большаковым и О.А.Пястоловой).

II. Новые данные о распространении позвоночных животных на Урале и в Зауралье. - Материалы отчетной сессии лаборатории позвоночных животных, вып. 2. Свердловск, 1968 (в соавторстве с А.З.Амстиславским, В.Е.Береговым, В.Н.Добринским и др.).