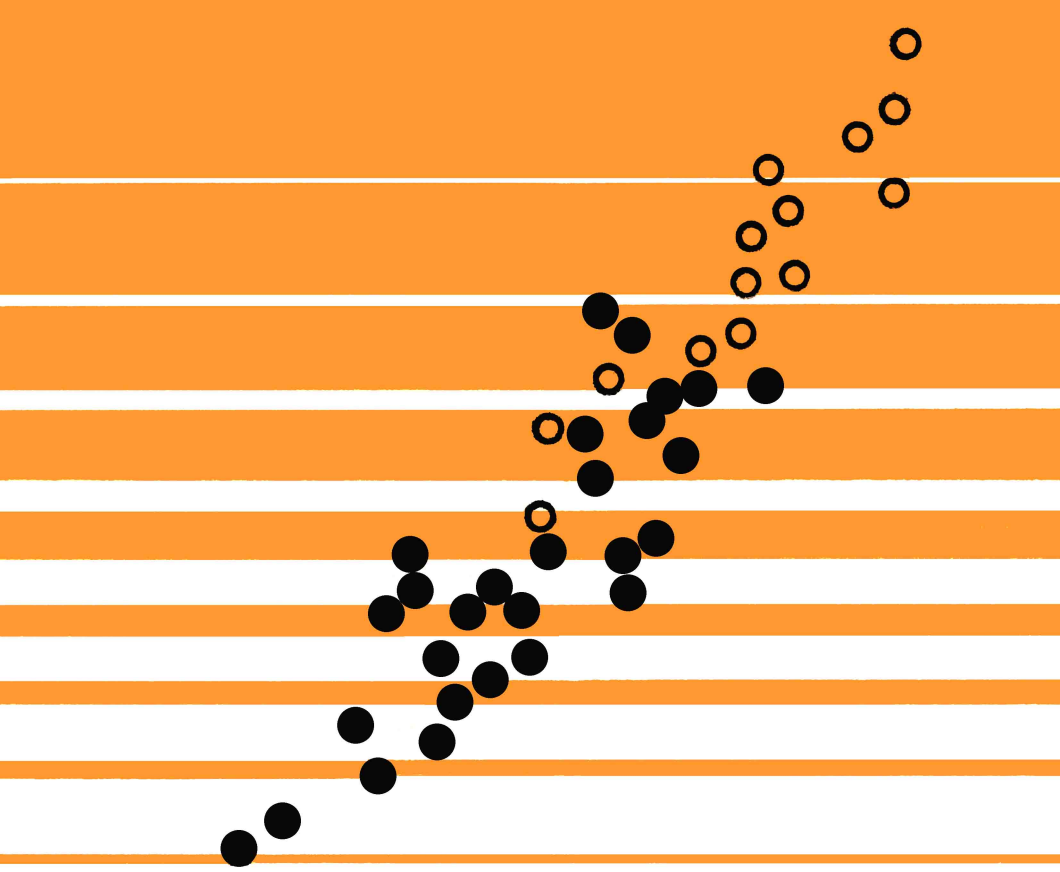


ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА

СВЕРДЛОВСК, 1980

УДК 599.323.4+591.52

Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.— 128 с.

В сборнике рассматриваются вопросы внутри- и межпопуляционной изменчивости животных. Обсуждаются закономерности географической, биотопической, вековой, сезонной, возрастной и других форм изменчивости животных, а также проявление их кариологической, одонтологической, краниологической, морфофизиологической изменчивости. Значительное внимание уделено методическим вопросам изучения изменчивости.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, специалистов в области популяционной экологии и морфологии и студентов биологических факультетов.

Ответственные редакторы:
Л. Н. Добринский, Ю. Л. Вигоров

©УНЦ АН СССР, 1980.

В $\frac{21008-989}{055(02)7}$ 17—1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

Г. В. БЫКОВА, Э. А. ГИЛЕВА, В. Н. БОЛЬШАКОВ

КАРИОСИСТЕМАТИКА *CLETHRIONOMYS ALTICOLA* (RODENTIA, MICROTINAE)

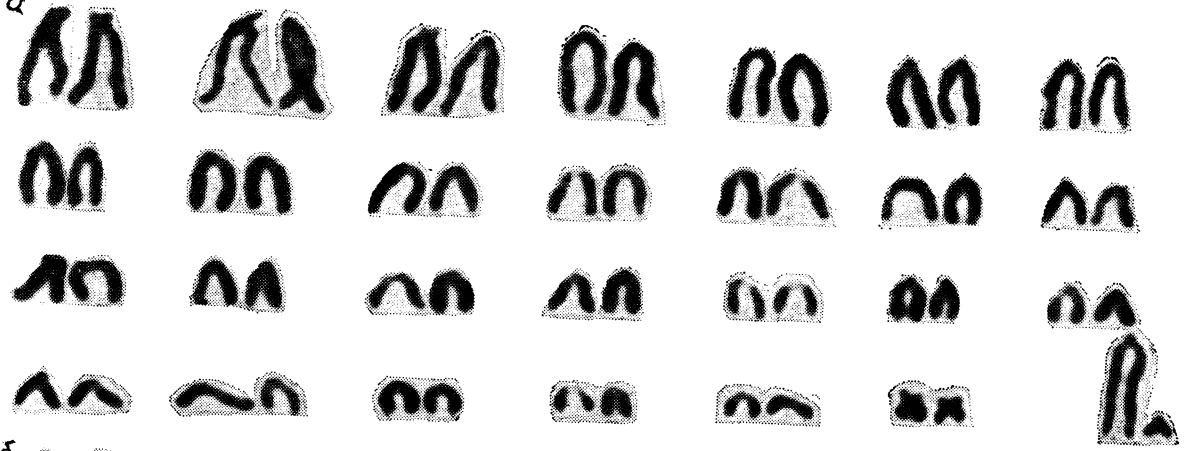
Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость *C. frater, C. glareolus, C. rufocanus* и *C. rutilus*

Систематика близких родов *Clethrionomys* Tiles. (рыжие лесные полевки) и *Alticola* Blanf. (азиатские горные полевки) и филогенетические связи между ними продолжают вызывать разногласия между исследователями (Гептнер, Россолимо, 1968). В этой связи до сих пор не использовался цитотаксономический анализ, хотя описанию хромосомных наборов ряда видов *Clethrionomys* посвящено немало работ (Král и др., 1972; Орлов, 1974; Воронцов и др., 1978).

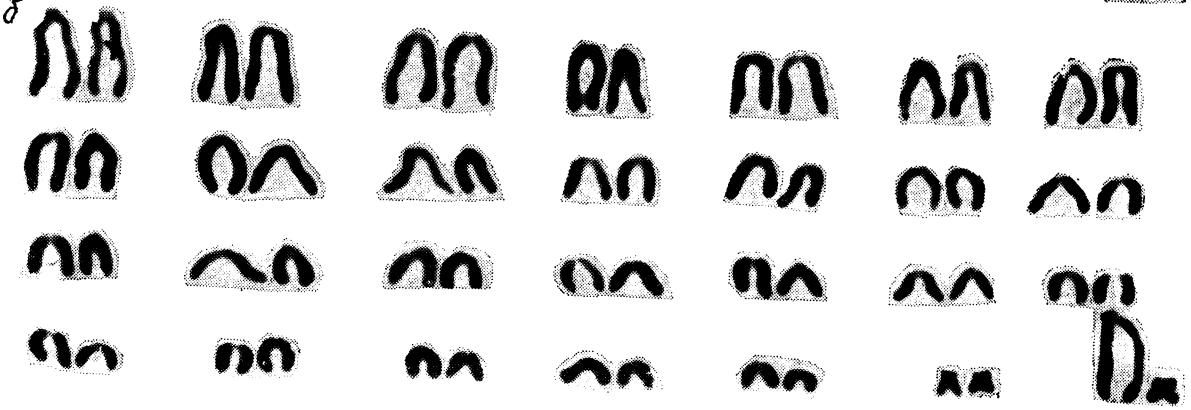
Среди азиатских горных полевок ранее были изучены кариотипы только у двух подвидов серебристой полевки (Ляпунова, Фишер, 1969; Большаков и др., 1972). В лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в течение нескольких лет ведется систематическое исследование ряда видов *Clethrionomys* и *Alticola*, в том числе их хромосомных наборов. Получены данные по кариологии трех подвидов *Alticola roylei*, двух подвидов *A. macrotis* (номинального и *A. m. vinogradovi*), *A. strelzovi* и *A. lemminus*. Здесь отметим только, что у всех изученных форм (кроме *A. lemminus* с Чукотки) $2n=56$, $NF_{♀}=58$, среди аутосом 52 акроцентрика и два малых метацентрика.

Общность строения кариотипов всех видов рода *Clethrionomys*, в том числе при дифференциальной окраске хромосом, отмечена многими авторами (последний обзор см. у Н. Н. Воронцова и др., 1978). На фоне такой устойчивости хромосомных наборов внутри рода особенный интерес представляет обнаруженная у целого ряда видов географическая изменчивость формы *Y*-хромосомы, подробно описанная Н. Н. Воронцовым с соавторами (1978). В этой связи представляет интерес сопоставление данных по возможно большему числу точек отлова.

а



б



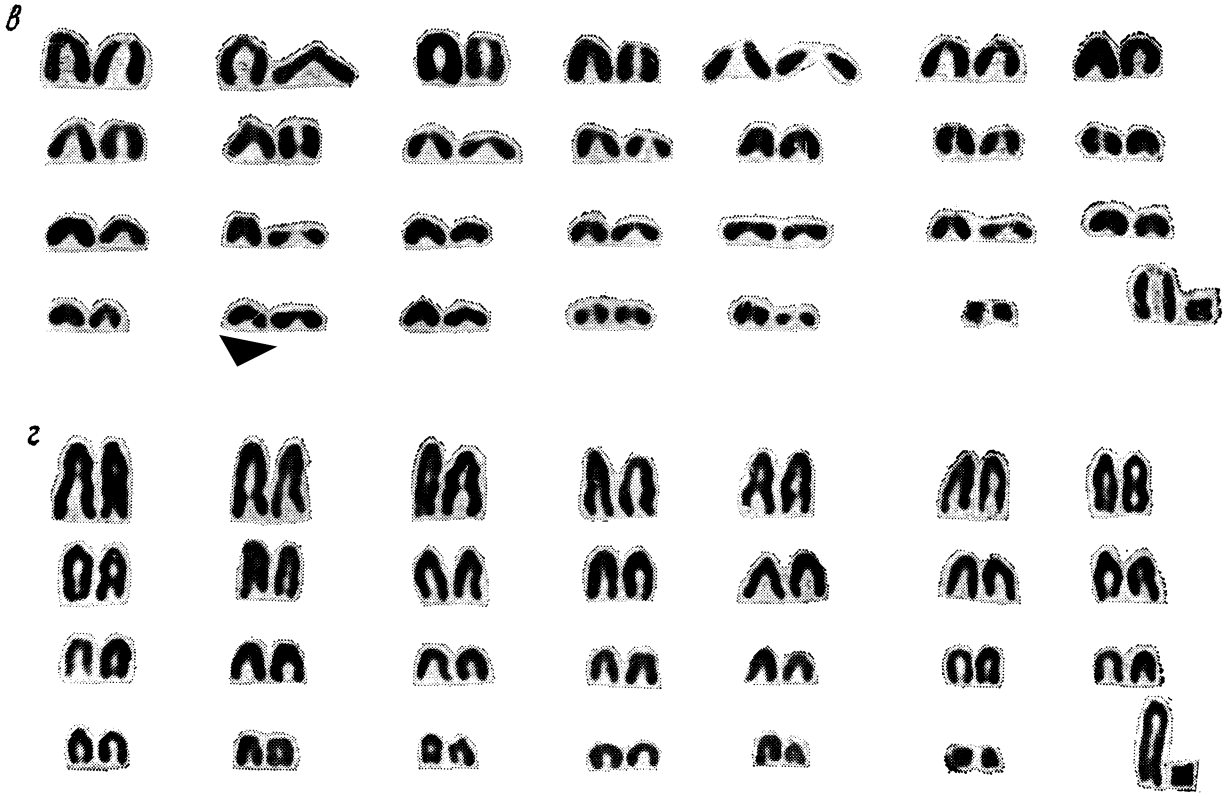


Рис. 1. Кариограммы самцов полевок *C. rufocanus rufocanus* (*а*), *C. rutilus rutilus* (*б*), *C. glareolus suecicus* (*в*), *C. frater* (*г*).

Настоящее сообщение посвящено хромосомным наборам красной, красно-серой и рыжей полевок, отловленных в различных районах Урала и прилежащих к Уралу территорий, а также тянь-шаньской лесной полевки.

Материал и методика

Были изучены кариотипы следующих форм рода *Clethrionomys*: *C. frater* Thom. с Тянь-Шаня (Заилийский Алатау) — 2♀♀, 4♂♂, *C. glareolus suecicus* Müller со Среднего Урала (окрестности г. Свердловска) — 2♀♀, 4♂♂ и с Южного Урала (1♀, 1♂ из Ильменского заповедника и 1♀, 3♂♂ из Оренбургской области, окрестности пос. Кувандык), *C. rufocanus rufocanus* Sundevall. из северо-западной Башкирии (гора Кукшик) — 7♀♀, 5♂♂ , *C. rutilus* Pall. с Южного Урала (2♀♀, 1♂ из Ильменского заповедника и 1♂ из Оренбургской обл.), с Полярного Урала (2♀♀) и из Южного Зауралья (Курганская область — 2♀♀, 7♂♂); *C. r. amurensis* Schrenk с Сахалина (1♀, 2♂♂); три самца, полученные от скрещивания ♀ *C. r. rutilus* и ♂ *C. r. amurensis*.

Хромосомные препараты костного мозга и семенников получали по общепринятым методикам. На кариограммах, составленных по микрофотографиям, измеряли все хромосомы набора и затем рассчитывали относительную длину каждой хромосомы в $^0/_{00}$ (отношение длины хромосомы к суммарной длине всех хромосом набора). Таким образом было обработано по 8 кариограмм для красной и красно-серой полевок, 9 — для рыжей и 21 — для тянь-шаньской лесной полевки. Были использованы только кариограммы самок.

Результаты и их обсуждение

У тянь-шаньской полевки, как указывали В. Н. Орлов, Е. П. Крюкова (1975) и Н. Н. Воронцов с соавторами (1978), 56 хромосом. Среди них 52 акроцентрических и 2 малых метацентрических аутосомы, а также пара половых хромосом (рис. 1, *г*).

X-хромосома — крупный акроцентрик; *Y* — самый малый элемент набора, который имеет форму субметацентрика, что не согласуется с данными В. Н. Орлова и Е. П. Крюковой (1975), которые отмечают у *C. frater* из окрестностей г. Алма-Аты акроцентрическую *Y*-хромосому. По-видимому, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Таким образом, у этого вида $2n=56$; $NF_{♀}=58$, $NF_{♂}=59$. Другими словами, тянь-шаньская лесная полевка имеет хромосомный набор, сходный с теми, что были описаны для рода *Clethrionomys*: рыжей, красно-серой, красной, *C. gapperi* и *C. occidentalis* (Král и др., 1972; Hsu Benirschke, 1969, 1970). Все изученные нами формы рыжей, красно-серой и красной полевок

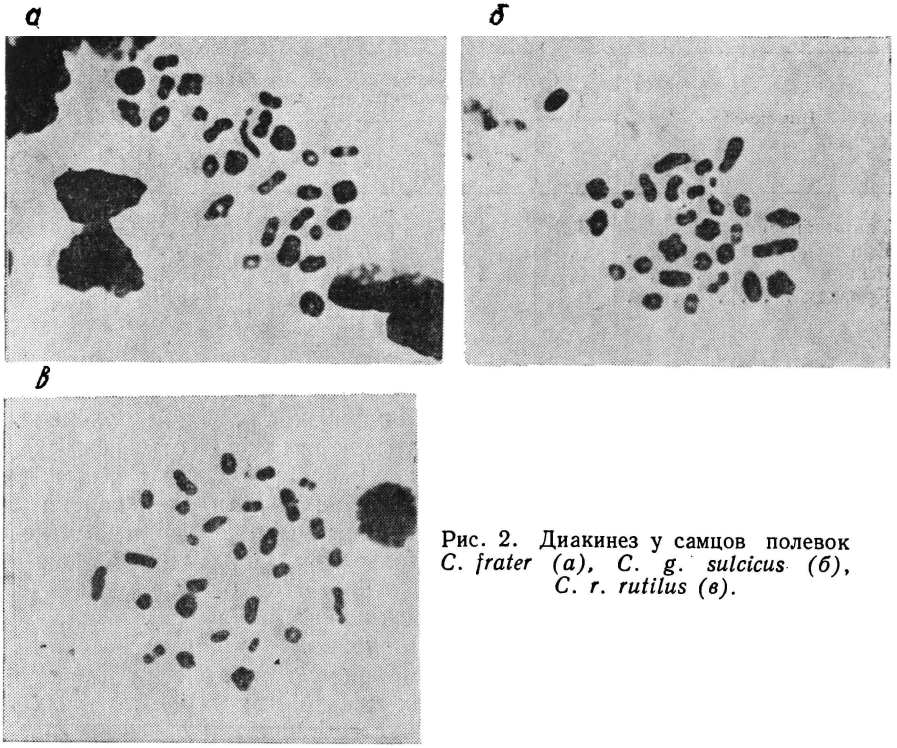


Рис. 2. Диакинез у самцов полевок *C. frater* (*а*), *C. g. sulcicus* (*б*), *C. r. rutilus* (*в*).

также имеют 52 акроцентрических и 2 малых метацентрических аутосомы, *X* — крупный акроцентрик и *Y* — самую малую хромосому набора (см. рис. 1, *а* — *в*).

В мейозе всех изученных форм наблюдается 27 аутосомных бивалентов и бивалент, образованный половыми хромосомами, которые ассоциированы в диакинезе конец к концу (рис. 2). Лишь в строении *Y*-хромосомы наблюдаются различия как между видами, так и на внутривидовом уровне.

У самок же всех четырех видов европейских лесных полевок кариотип одинаковый как по числу хромосом, так и по форме. Поэтому для более детальной характеристики хромосомных наборов было проведено сравнение относительных размеров хромосом. Весь интервал значений относительной длины был разбит на пять классов и с помощью критерия χ^2 сравнивалось распределение хромосом по этим классам между всеми четырьмя видами попарно (см. таблицу). В целом это распределение сходно у разных видов, однако при попарном сравнении в некоторых случаях выявлены достоверные различия. Возможно, они объясняются перераспределением хроматина внутри кариотипов путем реципрокных траслокаций, так как суммарная длина хромосом в ка-

Распределение хромосом тянь-шаньской лесной, красно-серой, рыжей и красной полевок по относительной длине

Вид полевки	Среднее количество хромосом в наборе, имеющих относительную длину, ‰				
	≥28,0	27,9—22,0	21,9—16,0	15,9—11,0	≤10,9
Тянь-шаньская лесная	3,3	12,0	15,3	21,4	4,0
Красно-серая	6,6	7,5	13,0	20,1	8,8
Рыжая	4,7	10,9	14,6	19,8	6,0
Красная	5,1	9,0	15,0	19,6	7,3

риотипах исследованных форм оказалась одинаковой. Из таблицы видно, что рыжая и особенно тянь-шаньская лесная полевки отличаются от остальных двух видов меньшим количеством самых мелких и самых крупных хромосом в наборе; число же хромосом средней длины соответственно увеличено. Для большей наглядности результаты были представлены в виде фенограммы, при составлении которой χ^2 был использован, как критерий дистанции между видами (рис. 3). Интересно, что полученная фенограмма в целом соответствует сложившимся на основе классических методов систематики представлениям о филогенетических связях в роде *Clethrionomys*. Так, красно-серая полевка может считаться наиболее обособленной, так как помимо существенных морфологических отличий, она не дает гибридов ни с одним из остальных видов этого рода (Орлов, 1968). Видовая самостоятельность тянь-шаньской лесной и рыжей полевок показана убедительно, однако их близость не вызывает сомнений — еще недавно они рассматривались как конспецифичные подвиды. Красная и рыжая полевки скрещиваются в эксперименте, но гибридные самцы бесплодны (Spannhof, 1960).

Как указывалось ранее, в роде *Clethrionomys* наблюдаются различия в строении *X*-хромосомы (Воронцов и др., 1978). У всех изученных нами самцов красной полевки *Y*-хромосома представляла собой малый метацентрик или, может быть, субметацентрик (из-за малых размеров трудно точно оценить положение центромеры).

Рыжая полевка из всех исследованных районов Урала имела *Y*-хромосому мета- или субметацентрической формы. У изученной

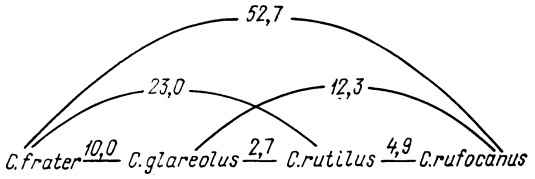


Рис. 3. Родственные связи в роде *Clethrionomys*, оцененные путем сравнения распределения хромосом по относительной длине с помощью критерия χ^2.

же нами формы *C. rufocanus rufocanus* из северо-западной Башкирии *Y*-хромосома оказалась акроцентрической. Этот факт противоречит предположению Н. Н. Воронцова с соавторами (1978) о том, что для всех континентальных популяций *C. rufocanus* характерна метацентрическая *Y*-хромосома.

Таким образом, у всех широко распространенных видов *Clethrionomys* наблюдается сходная изменчивость формы *Y*-хромосомы. Вряд ли это результат конвергенции; более вероятно, что у общего предка этих форм уже имелась гетероморфная *Y*-хромосома.

Интересно, что у единственного экземпляра *C. rutilus* из Оренбургской области (где этот вид очень редок) во всех исследованных клетках присутствовала одна крупная субметацентрическая хромосома (при $2n=56$). Однако делать вывод о своеобразии кариотипа красной полевки в этой популяции преждевременно.

Заключение

Полученные нами данные подтверждают высокую стабильность кариотипов в роде *Clethrionomys*. Предварительные результаты, полученные при исследовании всех форм рода *Alticola*, встречающихся в Советском Союзе, свидетельствуют о большом сходстве хромосомных наборов европейских лесных и азиатских горных полевок. Вместе с тем эти роды близки в кариологическом отношении к другим представителям трибы Clethrionomyini (Громов, 1972): *Dolomys* (Dulič и др., 1971) и *Eothenomys* (Гуральник, 1969). Близость, а часто и полное сходство кариотипов *Alticola*, *Clethrionomys*, *Dolomys* и *Eothenomys* подтверждает существование тесных филогенетических связей между этими родами и происхождение их от общего предка, а также свидетельствует о необычайно низкой для грызунов скорости эволюции хромосомных наборов.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н., Гилева Э. А., Михалев М. В., Покровский А. В. Экспериментальное изучение биологической специфики гоби-алтайской полевки.— Докл. АН СССР, 1972, т. 202, № 5, с. 1216—1218.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Иваницкая Е. Ю. и др. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщение 1. Географическая изменчивость строения *Y*-хромосомы у полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Microtinae).— Генетика, 1978, т. 8, с. 1432—1446.

Гептнер В. Г., Россолимо О. Л. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевок рода *Alticola* Blanford, 1881.— В кн.: Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М.: Изд-во МГУ, 1968, с. 53—93.

Громов И. М. Надвидовые систематические категории в подсемействе полевок (Microtinae) и их вероятные родственные связи.— В кн.: Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 8—33.

Гуральник П. И. Хромосомный набор и систематика млекопитающих.— В кн.: Итоги науки. Зоология. М.: ВИНИТИ, 1969, с. 107—147.

Лянунова Е. А., Фишер Т. Б. Хромосомный набор *Alticola argentatus* Severtzov.— В кн.: Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск, 1969, с. 130.

Орлов В. Н. Становление изолирующих механизмов у полевок рода *Clethrionomys*.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968, т. 1, с. 184—194.

Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.

Орлов В. Н., Крюкова Е. П. Кариотип *Clethrionomys frater* и внутривидовые различия формы *Y*-хромосомы у лесных полевок.— В кн.: Систематика и цитогенетика млекопитающих: Материалы Всесоюз. симпозиума. М.: Наука, 1975, с. 26.

Dulic B., Savic I., Soldatovic B. The chromosomes of two rodent species, *Dolomys bogdanovi* and *Glis glis*.— Caryologia, 1971, vol. 24, N 3, p. 299—305.

Hsu T. C., Benirschke K. An atlas of mammalian chromosomes. Berlin; Heidelberg; N. Y.: Springer — Verlag, 1969, vol. 3, p. 119; 1970, vol. 4, p. 171—172.

Kral B., Lehmann von E., Zejda J. Die Hybriden zweier Unterarten der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus* Schreb.).— Zool. listy, 1972, vol. 21, N1, p. 43—61.

Spannhof L. Histochemische Untersuchungen zur Sterilität bei männlichen Säugenbastarden (Artkreuzungen der Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus*, *Cl. rutilus*).— Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. Zool. Anz., 1960, vol. 23, Supplementband.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

Н. Г. СМИРНОВ, И. Е. БЕНЕНСОН

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ M_1 ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA TERRESTRIS* L.) МЕТОДОМ КАНОНИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Настоящая работа — продолжение поиска удобных и объективных количественных методов оценки изменчивости рисунка жевательной поверхности зубов полевок. В предыдущей публикации на эту тему (Смирнов, Васильев, 1979), было показано, что вариации формы жевательной поверхности M_1 водяной полевки не образуют дискретных устойчивых морфотипов, а являются непрерывными в пределах единого типа строения. Там же были предложены изменения и индексы, достаточно полно позволяющие характеризовать рисунок жевательной поверхности передней непарной петли (рис. 1):

1. Внешний угол — угол нависания внешнего выступающего зубца передней непарной петли над основной осью зуба.
2. Внутренний угол — угол нависания внутреннего выступающего зубца передней непарной петли над основной осью зуба.
3. Индекс вытянутости передней непарной петли — отношение наибольшей длины к наибольшей ширине петли.
4. Индекс асимметричности передней непарной петли — отношение длин перпендикуляров, составляющих наибольшую ширину петли.
5. Угол наклона параконида — угол отклонения длинной оси передней непарной петли от основной оси зуба.

Анализ этих признаков у современных и голоценовых M_1 не дал ясной картины ни географической, ни вековой изменчивости. Это потребовало, с одной стороны, более внимательного рассмотрения несимметричности формы зубов правой и левой нижнечелюстных костей, а с другой — изучения использованных показателей не по отдельности, а в комплексе, применяя для этого методы многомерной статистики.

В данной работе использовано 606 рисунков M_1 из пяти географических точек, в двух из которых собраны не только современные зубы, но и зубы из отложений позднего голоцена. Весь

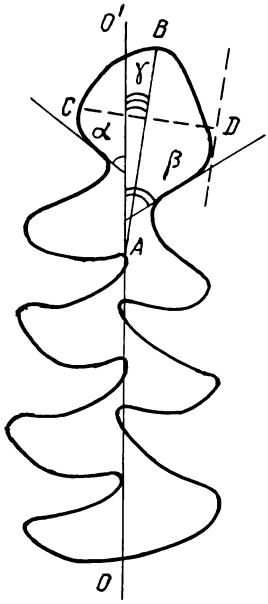


Рис. 1. Схема измерений параконида M_1 водяной полевки (по Н. Г. Смирнову, А. Г. Васильеву, 1979).

OO' — основная ось; AB — длинная ось параконида; *CD* — наибольшая ширина петли; α — внутренний угол; β — внешний угол; γ — угол наклона длинной оси параконида.

материал разделен на три группы по геологическому возрасту (первая группа — наиболее древняя — относится к началу позднего голоцена, вторая — промежуточная, третья — относится к настоящему времени). Для удобства каждую из точек сбора будем считать популяцией. Материал из каждой точки сбора подразделялся на правые (*d*) и левые (*s*) зубы. Таким образом, в работе фигурирует 20 элементарных выборок, нумерация которых в тексте и во всех таблицах и рисунках будет сохраняться в соответствии с приводимым списком.

1. Ямальская популяция (правые зубы); коллекция музея Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (музея ИЭРиЖ).

2. То же, левые зубы.

3. Каквинская популяция, правые зубы третьей группы сохранности; сборы из грота Каква I на р. Какве (Карпинский р-н Свердловской обл., восточный склон Северного Урала).

4. То же, левые зубы.

5. Уфимская популяция, правые зубы третьей группы сохранности; сборы из грота Араслановский IV на р. Уфе (Нязепетровский р-н Челябинской обл., западный склон Среднего Урала).

6. То же, левые зубы.

7. Бельская популяция, правые зубы третьей группы сохранности; сборы из грота Филин на р. Белой (Бурзянский р-н Башкирской АССР, западный склон Южного Урала).

8. То же, левые зубы.

9. Бельская популяция, правые зубы второй группы сохранности.

10. То же, левые зубы.

11. Бельская популяция, правые зубы первой группы сохранности.

12. То же, левые зубы.

13. Курганская популяция, правые зубы полевок, отловленных в Курганской области; коллекция музея ИЭРиЖ.

14. То же, левые зубы.

15. Багарякская популяция, правые зубы третьей группы сохранности; сборы из грота Зотинский I на р. Багаряке (Каслинский р-н Челябинской обл., среднее Зауралье).

16. То же, левые зубы.

17. Багарякская популяция, правые зубы второй группы сохранности.

18. То же, левые зубы.

19. Багарякская популяция, правые зубы первой группы сохранности.

20. То же, левые зубы.

Как и в проделанной ранее работе (Смирнов, Васильев, 1979), анализ средних значений изученных промеров и индексов, взятых по отдельности, не позволяет увидеть тенденций их изменения ни в пространстве, ни во времени.

Разделение зубов на правые и левые и их сравнение показало, что величина внешнего угла у правых зубов обычно больше, чем у левых (табл. 1). По остальным признакам каких-либо закономерных различий между зубами из правой и левой нижнечелюстной ветви не обнаружено.

Для установления степени взаимосвязанности изучаемых показателей проведен анализ парных корреляций. Связь промеров друг с другом оказалась довольно слабой, максимальный по абсолютной величине коэффициент корреляции, встреченный во всех выборках, равен —0,58. Статистически отличными от нуля оказались два-три коэффициента корреляции в каждой выборке (табл. 2) или всего 27 из 200 рассчитанных. Наиболее отчетливо и систематически выявлялась отрицательная связь между величиной внешнего угла и индексом вытянутости передней петли. Достаточно часто встречалась и достоверная отрицательная связь величины индекса асимметрии с углом наклона передней петли.

При рассмотрении корреляционных матриц всех 20 выборок в совокупности оказалось, что различия между корреляционными структурами могут быть объяснены случайными причинами. Это позволило принять гипотезу об их равенстве (и, в частности, об отсутствии разницы в корреляционной структуре правых и левых зубов).

Гипотеза о равенстве дисперсий для всех выборок также была принята на высоком уровне значимости.

Поскольку по отдельным признакам и корреляциям каких-либо систематических различий между географически удаленными или филетически связанными выборками не выявилось, естественна попытка поиска таких различий по всем признакам в совокупности. Удобным (и корректным в случае равенства корреляционных матриц и дисперсий) методом сравнения средних по комплексу признаков является канонический анализ (Андерсон, 1963; Blackith, Reyment, 1971; Rempe, 1972). Он позволяет

Таблица 1

Средние значения и среднеквадратичные отклонения признаков M_1 водяной полевки и исследованных выборок, $\bar{x}$ (s^2)

Выборка	n	Номер признака 1	2	3	4	5
Ямальская	19/19*	59,5 (18,3) / 58,9 (16,5)	43,8 (22,2) / 37,2 (13,9)	164,3 (10,3) / 149,7 (8,5)	118,5 (44,7) / 110,1 (35,9)	9,89 (4,0) / 9,74 (4,6)
Каквинская	77/73	72,3 (21,1) / 62,8 (16,3)	35,0 (28,6) / 41,2 (25,4)	162,9 (18,4) / 155,1 (14,5)	119,8 (50,0) / 114,3 (52,1)	10,5 (5,1) / 12,8 (4,3)
Уфимская	27/27	81,0 (26,5) / 71,3 (17,7)	32,9 (26,4) / 35,4 (16,5)	164,7 (16,1) / 161,6 (15,7)	136,9 (31,6) / 126,7 (30,9)	13,7 (4,2) / 13,2 (3,8)
Бельская III	30/29	73,0 (19,7) / 73,3 (17,7)	30,6 (17,8) / 40,0 (18,7)	159,6 (15,8) / 153,7 (13,7)	126,7 (24,2) / 132,0 (25,7)	13,0 (3,8) / 11,2 (3,2)
II	19/15	75,2 (27,2) / 71,8 (15,7)	38,5 (28,0) / 32,6 (16,5)	155,2 (13,3) / 156,9 (14,4)	133,6 (25,7) / 129,2 (29,9)	12,3 (4,3) / 10,9 (4,1)
I	19/28	70,0 (27,4) / 67,3 (16,5)	37,7 (27,7) / 36,3 (20,0)	146,6 (12,1) / 158,3 (10,5)	143,5 (32,3) / 129,5 (23,4)	10,2 (2,4) / 11,0 (3,4)
Курганская	20/19	76,0 (15,6) / 72,5 (11,8)	38,2 (24,7) / 34,6 (16,9)	157,6 (14,6) / 149,1 (12,4)	149,9 (32,5) / 130,7 (39,6)	11,5 (4,5) / 10,7 (4,0)
Багарякская III	22/28	78,5 (20,6) / 73,4 (19,6)	33,3 (13,5) / 37,2 (15,2)	148,4 (13,8) / 145,3 (10,0)	146,8 (33,6) / 132,8 (28,0)	11,2 (4,2) / 9,7 (4,4)
II	40/45	78,9 (24,1) / 68,9 (17,7)	37,9 (19,5) / 36,9 (12,2)	148,2 (10,9) / 155,4 (12,7)	145,5 (29,7) / 135,9 (26,9)	12,0 (3,5) / 11,5 (3,5)
I	25/37	82,4 (20,6) / 76,2 (25,0)	37,1 (26,5) / 36,5 (17,4)	151,1 (13,2) / 160,9 (14,9)	137,1 (31,6) / 134,2 (27,3)	12,2 (3,0) / 11,2 (3,4)

* В числителе — d, в знаменателе — s.

Таблица 2

Значения коэффициентов корреляций между признаками, характеризующими форму жевательной поверхности M_1 водяной полевки

Номер выборки	Коэффициенты корреляции между признаками					
	1—2	1—3	2—3	2—5	3—5	4—5
1	—	—	—	—	—	—0,48
2	—	—0,52	—	—	—	—
3	+0,25	—	—0,35	—	—	—0,58
4	—	—0,39	—	—	—	—0,54
5	—	—0,58	—	—0,47	—	—
7	—	—0,59	—0,39	—	—0,59	—0,42
8	+0,52	—0,54	—	—	—	—
12	—	—	—0,40	—	—	—
13	+0,48	—	—	—0,48	—	—0,55
15	—	—	—0,58	—	—	—
16	+0,46	—	—	—0,43	—	—
17	—	—0,33	—	—	—	—0,32
18	—	—	—	—	—	—0,56
20	—	—	—0,47	—	—	—

наглядно и достаточно строго описывать различия между изучаемыми выборками сразу по всей исследуемой совокупности признаков. Если бы для анализа использовались только два признака, то задача решалась бы просто: необходимо ввести систему координат, где по первой оси откладываются значения одного признака, а по второй — другого; точки плоскости характеризовали бы выборки по этим двум признакам, а расстояние между точками средних служило бы оценкой различий между выборками в пространстве этих двух признаков. Использование трех признаков требует представления объектов в трехмерном пространстве, что делает анализ весьма сложным. Графически представить различия между выборками, используя более трех признаков одновременно, нельзя. В то же время такая возможность очень ценна: она позволяет увидеть различия между выборками или оценить характер их сгруппированности на легко анализируемом двухмерном графике. Канонический анализ данных максимально выявляет различия между выборками. Применение этого метода сводится к следующим основным операциям.

В пространстве исходных пяти признаков находим такое направление, вдоль которого различия между средними максимальны относительно дисперсий выборок. После того, как найдено указанное направление (называемое первой канонической осью), в пространстве исходных признаков ищется второе направление таким образом, чтобы различия средних в плоскости, образованной этой новой осью и первой, были максимальны. При этом используются расстояния между средними, но не

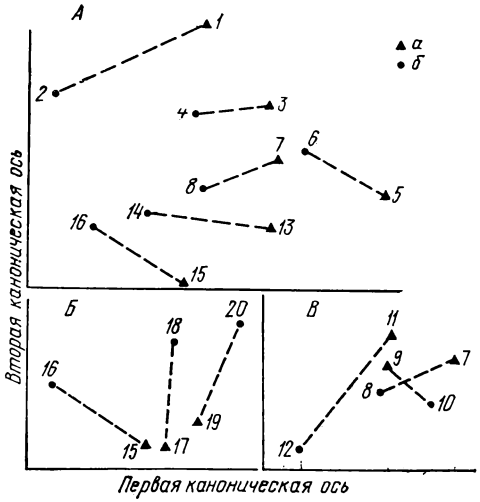


Рис. 2. Средние значения для выборок зубов M_1 водяной полевки в плоскости двух первых канонических осей современных (*А*), Багарякской (*Б*) и Бельской (*В*) популяций.
а — правые, *б* — левые.

обычные, а с учетом корреляций между признаками. Такое расстояние, называемое расстоянием Махаланобиса, более удобно в статистических расчетах и отличается от обычного тем, что учитывает дисперсию каждой выборки вдоль прямой, соединяющей их средние значения. Уже по самому способу выбора канонических осей ясно, что они упорядочены относительно изменчивости средних вдоль каждой из них. Можно количественно оценить долю изменчивости, приходящейся на каждую из осей; в нашем случае на долю первой приходится 45, а — второй 37% всей изменчивости. Ввиду того, что в этих двух направлениях сконцентрирована большая доля всех различий, расстояния между средними в плоскости двух первых канонических осей хорошо отражают расстояния Махаланобиса между средними в исходном пространстве признаков. Это соответствие позволило наглядно изучать взаимное расположение точек, выделять среди них группы и т. д.

На рис. 2 представлены средние значения для выборок зубов из современных популяций в пространстве двух полученных канонических осей. Анализ взаимного расположения точек позволяет придать каждой оси «смысл» факторов, обусловливающих изменчивость разной природы.

Обращает на себя внимание прежде всего то, что для каждой популяции точки, обозначающие средние правых зубов, всегда лежат правее точек соответствующих левых зубов. Если их соединить прямыми, то линии будут ориентированы примерно вдоль первой оси. Их положение не строго параллельно, но все же позволяет считать, что различия по первой оси обусловлены главным образом разницей в форме правых и левых зубов. Проекции на первую ось точек только правых или только левых зубов из разных популяций не совпадают. Это показывает, что по первой оси какая-то доля различий обусловлена скорее всего географической изменчивостью, хотя более ярко она заметна

при проектировании точек на вторую ось. Наблюдаемая упорядоченность средних на графике хорошо соответствует ландшафтному положению соответствующих популяций. Наиболее верхнее положение на графике занимает точка, характеризующая среднее для Ямальской популяции, ниже лежит точка для Каквинской популяции (североуральская тайга), еще ниже — для Уфимской популяции (южная тайга Среднего Урала) и еще ниже — для Бельской популяции (широколиственные леса Южного Урала). Точки, характеризующие средние Курганской и Багарякской популяций, находящихся в остепненных районах среднего Зауралья, расположены в самой нижней части графика.

На рисунке *Б* и *В* представлены средние для выборок зубов трех групп сохранности в Багарякской и Бельской популяциях. При рассмотрении этого субфоссильного материала нельзя придавать первой оси «смысл» фактора, обусловливающего различия между правыми и левыми зубами. Любопытно, что точки, характеризующие выборки зубов разного геологического возраста, не меняют положения относительно второй оси. Для Багарякской популяции наблюдается закономерное изменение положения точек для средних разного геологического возраста, поэтому первой оси можно было бы придать смысл фактора вековой изменчивости. Для Бельской популяции такого закономерного сдвига не наблюдается.

Учет третьей канонической оси не дает дополнительной информации для выявления какой-либо изменчивости.

Таким образом, качественные и простые статистические методы не позволили обнаружить на изученном материале никакой групповой изменчивости формы жевательной поверхности M_1 водяной полевки. Применение канонического анализа к этому же материалу выявило различия в форме правых и левых зубов и ярко выраженную ландшафтную изменчивость; вековая изменчивость проявилась не вполне отчетливо.

ЛИТЕРАТУРА

Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматгиз, 1963. 500 с.

Смирнов Н. Г., Васильев А. Г. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) для изучения популяционной изменчивости.— В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 54—63.

Blackith R. E., Reyment R. A. Multhiveriate morphometrics. London, N. Y.: Academic press, 1971. 412p.

Rempe V. An illustration of the principal ideas of MANONA.— Biometrics. 1972, vol. 28, p. 235—238.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

Н. М. ПРУШИНСКАЯ, В. Н. БОЛЬШАКОВ,
И. Е. БЕНЕНСОН, Э. А. ГИЛЕВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ДВУХ ПОДВИДОВ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА *DICROSTONYX TORQUATUS* PALL. (1779)

К числу морфологических признаков, наиболее часто используемых при изучении систематики и популяционной морфологии млекопитающих, относятся размеры и пропорции черепа. Изучение вариабельности краниологических показателей у копытных леммингов представляет интерес, так как географическая и внутрипопуляционная изменчивость их хромосомных наборов свидетельствует о том, что микроэволюционные процессы у этих грызунов протекают интенсивно. В течение долгого времени все копытные лемминги Америки и Евразии, за исключением гудзонского, объединялись систематиками в один, почти циркумполярный политипический вид (Rausch, 1953). При этом большинство авторов выделяли четыре палеарктических подвида. Два из них материковых: *D. t. torquatus* Pall., 1779 распространен к западу от р. Енисей до Мезенской губы и *D. t. chionopaes* G. Allen, 1919 населяет тундры восточнее р. Енисей до Чукотки включительно; два островных: *D. t. ungulatus* Baer, 1841 на Новой Земле и *D. t. vinogradovi* Ognev, 1948 на о-ве Врангеля (Огнев, 1948; Громов и др., 1963; Бобринский и др., 1965; Громов, Поляков, 1977). Ф. Б. Чернявский (1972) предлагал присвоить подвидовой ранг *D. torquatus* с Северной Земли. Американские исследователи насчитывали 6—12 неарктических подвидов *D. torquatus* (Hall, Kelson, 1959).

В последние годы, однако, цитогенетические исследования и гибридологические эксперименты позволили выделить по меньшей мере один новый вид среди копытных леммингов Старого Света (на о-ве Врангеля) и присвоить видовой статус не менее чем пяти американским формам (Козловский, 1974; R. Rausch, V. Rausch, 1972). Сейчас ясно, что систематика рода *Dicrostonyx* должна быть подвергнута серьезной ревизии. На основании цитотаксономических данных можно предполагать, что копытные лемминги, обитающие на азиатском материке, при-

надлежат к одному виду. От Урала до Чукотки обнаружены три хромосомные формы, число хромосом у которых варьирует от 45—46 до 57—60 за счет робертсоновских перестроек и разного количества *B*-хромосом (Гилева, 1973, 1975; Козловский, 1974). Такие различия в кариотипах обычно не препятствуют скрещиванию и не понижают фертильность гибридов, что и было показано в экспериментах по скрещиванию *D. t. torquatus* с Полярного Урала и *D. t. chionopaes* из Якутии (Покровский, Гилева, 1976).

Географическая изменчивость некоторых морфологических признаков у палеарктических копытных леммингов изучалась Ф. Б. Чернявским (1972). Была обнаружена изменчивость окраски меха клинального типа: по направлению к востоку рыжие тона в окраске спины заменяются каштановыми, усиливается крапчатость и теряется резкость продольной полосы на спине. Размеры черепа взрослых перезимовавших животных оказались практически одинаковыми у всех материковых форм.

Популяционная структура *D. torquatus* имеет ряд особенностей, связанных с необычным генно-хромосомным механизмом определения пола (Гилева, 1978). Кроме самок, имеющих две *X*-хромосомы (в дальнейшем они обозначены как самки *XX*), у *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* обнаружено много (около 40% в наших лабораторных колониях) фертильных самок с одной *X*-хромосомой (самки *XO*). У самцов *Y*-хромосома отсутствует, и конституция половых хромосом у них также может быть обозначена как *XO*. В потомстве самок *XO* и части самок *XX* наблюдается избыток дочерей (67 и 75% соответственно), что, по-видимому, объясняет преобладание самок, наблюдаемое в некоторых случаях в природных популяциях копытного лемминга (Дунаева, 1948; Чернявский, 1978). Есть основания полагать, что сходная система определения пола существует и для североамериканских представителей рода *Dicrostonyx* (R. Rausch, V. Rausch, 1972). Одним из подходов к изучению популяционно-экологического значения этой системы является сравнение морфологических и физиологических особенностей самок *XX* и *XO*, в том числе, их краниологических показателей.

В настоящем сообщении представлены результаты изучения размеров и пропорций черепа у самцов и самок *XX* и *XO* из лабораторных колоний *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* с учетом сезона рождения животных.

Материал и методика

Были исследованы черепа одновозрастных (трехмесячных) животных: 678 черепов *D. t. torquatus* и 529 — *D. t. chionopaes* из лабораторных колоний, содержавшихся в виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1972—1976 гг.

Таблица 1

Минимальное число наблюдений в группах животных, использованных для дисперсионного анализа

Пол с учетом конституции половых хромосом	Сезон рождения			
	Весна	Лето	Осень	Зима
	D. t. torquatus			
Самцы	51	55	73	61
Самки *XO*	29	36	27	43
Самки *XX*	68	64	65	74
	D. t. chionopaes			
Самцы	61	14	29	46
Самки *XO*	68	24	37	37
Самки *XX*	78	36	34	55

Тринадцать основателей колонии *D. t. torquatus* отловлены в восточных предгорьях Полярного Урала, колония *D. t. chionopaes* получена от шести животных с побережья губы Буор-Хая (море Лаптевых).

Измерения черепов проводили по общепринятой методике (Виноградов, Аргиропуло, 1941; Огнев, 1948; Бобринский и др., 1965). Изучено девять краниологических признаков: кондилобазальная длина, длина лицевой и мозговой частей черепа, длина верхней диастемы, длина верхнего ряда зубов, скуловая ширина, ширина черепа в области барабанных камер (наибольшая ширина черепа), ширина межглазничного промежутка и наибольшая высота черепа. Индексы вычисляли как отношение абсолютного значения признака к кондилобазальной длине.

Хромосомные препараты приготовляли из костного мозга бедренной кости по общепринятой методике.

С помощью дисперсионного анализа оценено влияние трех факторов: подвидовой принадлежности (фактор А), пола с учетом конституции половых хромосом (фактор В) — самцы, самки *XX* и самки *XO*, и сезона рождения животных (фактор С) на изменение средних значений изученных признаков и их индексов. Расчеты проводили по приближенной схеме (Плохинский, 1961; Шеффе, 1963), причем всем градациям изученных факторов был придан одинаковый вес.

Данные для одного и того же сезона, полученные в разные годы, были объединены. Таким образом, весь материал распределился на 24 группы. Из-за неполной сохранности черепов число наблюдений в группах варьировало, хотя и незначительно. В табл. 1 представлено минимальное число наблюдений в каждой из 24 групп. Одновременно эта таблица представляет и схему распределения материала для дисперсионного анализа.

Равенство дисперсий во всех группах для каждого признака и индексов проверялось с помощью критерия Бартлета (Андерсон, 1963). Гипотеза о равенстве дисперсий была принята для всех случаев при 5%-ном уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

Результаты дисперсионного анализа приведены в табл. 2. Из нее видно, что изученные факторы оказывают достоверное влияние на размеры черепа копытного лемминга. Лишь в трех случаях влияние не обнаружено: когда наибольшая высота черепа сходна у исследованных подвидов; ширина мозговой капсулы в области барабанных камер не различается у самцов и самок обоих хромосомных типов; для межглазничной ширины не выявлена сезонная изменчивость. Обнаружена также зависимость индексов всех изученных признаков от подвидовой принадлежности и сезона рождения животных; пол в сочетании с конституцией половых хромосом достоверно влияет лишь на индексы ширины. Кроме того, оказались достоверными двойные (АВ, ВС и АС) и тройное (АВС) взаимодействия для большинства признаков.

В табл. 3 и 4 приведены крайние значения Lim, средние арифметические значения и их ошибки $M \pm m$ и коэффициенты вариации C_v изученных признаков и их индексов, а также количество наблюдений в каждой из 24 групп животных.

Как видно из табл. 3 и 4, коэффициенты вариации всех изученных признаков колеблются от 3 до 7%; сходные оценки были получены для других видов грызунов в природных и лабораторных условиях (Яблоков, 1966). Во всех случаях (кроме межглазничного промежутка) коэффициент вариации абсолютного значения признака превышает коэффициент вариации его индекса, т. е. пропорции черепа более стабильны внутри изученных групп животных, чем его размеры.

Средние значения абсолютных размеров и индексов изученных признаков сравнивались попарно с помощью S-метода для выявления достоверных разниц (Шеффе, 1963). Затем для наглядности мы усреднили данные, полученные для каждой из 24 групп животных, тремя способами:

I — по факторам В и С (средние значения для каждого подвида);

II — по факторам А и С (средние значения для самцов и самок двух хромосомных типов);

III — по факторам А и В (средние значения для животных, родившихся в разные сезоны).

Эти величины для каждого типа усреднения сравнивались попарно также с помощью S-критерия. Усредненные величины и результаты их сравнения представлены в табл. 5, из которой видно, что большинство (шесть) промеров черепа у *D. t. chio-*

Таблица 2

Значения *F*-критерия, полученные в результате дисперсионного анализа краниологических признаков у копытного лемминга

Признак	Число степеней свободы остаточной дисперсии	Остаточная дисперсия	Факторы и их сочетания						
			A (1)	B (2)	C (3)	AB (2)	AC (3)	BC (6)	ABC (6)
Кондилобазальная длина	1180	1,25	49,2***	16,3***	25,1***	2,1	7,4***	2,1*	4,8***
Длина лицевой части черепа	1175	0,6 / 1,0	11,0*** / 95,6***	15,8*** / 2,4	29,3*** / 4,6***	1,6 / 0,8	9,2*** / 2,3	1,8 / 1,0	3,9*** / 1,0
Длина мозговой части черепа	1175	0,24 / 1,0	119,5*** / 94,2***	9,2*** / 2,6	9,7*** / 4,0***	2,6 / 1,4	2,4 / 3,0*	2,1* / 1,0	3,9*** / 0,8
Длина верхней диастемы	1176	0,34 / 1,4	208,1*** / 259,8***	10,7*** / 0,4	10,7*** / 10,3***	4,7*** / 4,1**	9,5*** / 4,1***	2,1* / 1,5	1,9 / 0,4
Длина верхнего ряда зубов	1175	0,11 / 0,9	153,1*** / 447,0***	15,4*** / 1,9	22,4*** / 0,6***	0,2 / 4,2**	2,3 / 1,0	1,1 / 4,2***	2,6** / 2,1*
Скуловая ширина	1156	0,76 / 3,5	4,8* / 181,9***	10,5*** / 13,5***	38,0*** / 8,8***	0,7 / 4,0**	8,4*** / 5,0***	2,3* / 2,5**	3,5*** / 1,2
Ширина в области барабанных камер	1156	0,42 / 2,8	97,2*** / 32,9***	2,7 / 4,4**	22,2*** / 3,5**	1,6 / 3,9**	11,1*** / 5,2***	3,6*** / 2,5**	3,0*** / 0,7
Межглазничная ширина	1180	0,045 / 0,7	637,5*** / 345,8***	7,8*** / 7,6***	0,7 / 10,0***	1,4 / 5,3***	1,8 / 1,4	2,1* / 1,7	1,7 / 1,9
Наибольшая высота черепа	1154	0,17 / 1,2	3,5 / 37,8***	7,3*** / 1,9	11,5*** / 4,3***	1,4 / 9,3***	5,3*** / 4,0***	2,0 / 1,2	2,8*** / 0,6

Примечания: 1. В скобках указано число степеней свободы. 2. Звездочками указан уровень значимости: * — $P \leq 0{,}05$; ** — $P \leq 0{,}025$; *** — $P \leq 0{,}01$. 3. В числителе — значения *F*-критерия и остаточной дисперсии для абсолютного значения признака, в знаменателе — для его индекса.

Таблица 3

Изменчивость кондилобазальной длины черепа у двух подвидов копытного лемминга

Сезон	*D. t. torquatus*				*D. t. chionopaes*			
	n	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	*n*	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %
Самцы								
Весна	53	26,0—33,0	28,01±0,18	4,54	61	25,9—30,6	28,56±0,13	3,53
Лето	56	26,0—30,2	28,72±0,11	2,93	15	25,9—30,0	28,43±0'32	4,26
Осень	77	26,6—30,4	28,37±0,11	3,51	30	27,4—31,5	30,13±0,18	3,16
Зима	67	26,1—31,2	28,51±0,12	3,48	46	26,7—31,5	29,27±0,17	3,88
Самки *XO*								
Весна	30	26,3—32,0	28,77±0,22	4,14	68	26,0—30,9	28,59±0,13	3,70
Лето	37	25,7—30,6	28,74±0,19	3,92	25	27,6—31,9	29,49±0,20	3,33
Осень	29	26,3—31,0	28,80±0,25	4,58	38	27,2—33,3	29,50±0,21	4,40
Зима	46	25,5—31,3	29,28±0,18	4,21	36	26,1—33,0	29,63±0,26	5,16
Самки *XX*								
Весна	70	26,0—30,1	28,06±0,13	3,85	79	25,7—30,6	28,20±0,11	3,52
Лето	65	26,0—30,5	28,30±0,12	3,28	37	25,0—31,8	28,94±0,22	4,53
Осень	67	26,2—31,4	28,74±0,13	3,57	35	26,0—32,5	29,41±0,26	5,10
Зима	80	25,6—30,6	28,68±0,11	3,41	56	25,3—31,9	28,75±0,18	4,66

Пол с учетом хромосомной конституции	Сезон	Длина лицевой части черепа						
			Размеры			Индексы, %		
		n	Lim, мм	M ± m, мм	C_v, %	Lim	M ± m	C_v
								D. t.
Самцы	в	53	16,4—21,0	18,23±0,12	4,63	63,1—67,5	65,09±0,14	1,57
	л	56	17,0—20,0	18,70±0,08	3,23	61,9—66,9	65,12±0,13	1,51
	о	77	16,7—20,0	18,44±0,09	4,10	62,8—67,6	65,00±0,12	1,66
	з	67	17,0—20,3	18,55±0,09	4,06	60,7—68,6	65,07±0,15	1,90
Самки *XO*	в	30	17,0—20,4	18,64±0,15	4,30	63,3—66,4	64,80±0,15	1,23
	л	36	16,6—20,1	18,74±0,12	3,97	63,6—67,7	65,16±0,14	1,31
	о	29	16,6—20,3	18,78±0,18	5,08	63,1—66,9	65,20±0,22	1,76
	з	46	16,3—20,4	19,12±0,12	4,26	62,4—67,8	65,30±0,16	1,69
Самки *XX*	в	68	16,9—19,5	18,26±0,08	3,77	62,8—66,9	65,09±0,11	1,37
	л	64	16,9—19,8	18,48±0,08	3,52	61,4—67,6	65,28±0,16	1,90
	о	66	16,7—20,2	18,71±0,09	3,84	63,2—66,4	65,09±0,10	1,30
	з	80	17,0—20,0	18,72±0,08	3,70	61,2—67,5	65,29±0,12	1,60
								D. t.
Самцы	в	61	16,7—19,5	18,32±0,09	3,93	62,3—66,6	64,16±0,11	1,28
	л	15	17,2—19,6	18,36±0,22	4,48	62,9—66,9	64,59±0,30	1,76
	о	30	17,6—20,6	19,52±0,13	3,54	61,5—65,8	64,78±0,15	1,24
	з	46	16,8—20,4	18,82±0,13	4,50	62,5—67,3	64,29±0,14	1,46
Самки *XO*	в	68	16,5—20,2	18,42±0,09	3,85	62,1—66,9	64,44±0,10	1,33
	л	25	17,8—21,0	19,09±0,14	3,63	63,3—67,3	64,73±0,18	1,38
	о	38	17,4—21,0	19,13±0,14	4,41	62,6—68,9	64,86±0,21	1,96
	з	37	16,0—21,4	19,16±0,18	5,50	61,3—66,4	64,65±0,17	1,61
Самки *XX*	в	79	16,5—19,7	18,18±0,08	3,90	61,9—66,5	64,47±0,11	1,48
	л	37	15,7—20,4	18,64±0,15	4,85	62,2—66,6	64,44±0,15	1,37
	о	35	16,6—21,0	19,04±0,17	5,16	62,2—66,5	64,77±0,17	1,50
	з	56	16,0—20,5	18,61±0,12	4,92	62,5—68,2	64,74±0,16	1,86

Пол с учетом хромосомной конституции	Сезон	Длина диастемы						
			Размеры			Индексы, %		
		n	Lim, мм	M ± m, мм	C_v, %	Lim	M ± m	C_v
								D. t.
Самцы	в	53	9,3—13,6	10,34±0,10	6,60	34,10—41,2	36,90±0,18	3,49
	л	55	9,4—11,4	10,61±0,06	3,88	35,5—39,6	36,97±0,12	2,35
	о	77	9,3—11,4	10,34±0,06	4,89	33,9—39,9	36,46±0,13	3,15
	з	67	9,5—11,7	10,38±0,06	4,72	34,0—39,9	36,41±0,15	3,41
Самки *XO*	в	30	9,0—11,6	10,70±0,10	4,84	34,2—40,6	37,21±0,21	3,03
	л	36	9,3—11,7	10,65±0,10	5,29	34,3—40,5	37,01±0,23	3,62
	о	29	9,0—11,5	10,55±0,12	5,92	34,2—38,0	36,61±0,18	2,59
	з	46	9,4—11,8	10,78±0,08	5,18	34,8—38,6	36,83±0,14	2,49
Самки *XX*	в	70	9,1—11,7	10,41±0,06	5,08	33,1—39,6	37,09±0,16	3,54
	л	64	9,0—11,7	10,60±0,07	4,99	32,1—40,0	37,43±0,16	3,50
	о	67	9,3—11,8	10,54±0,06	4,93	33,0—39,3	36,67±0,14	3,02
	з	80	9,1—11,8	10,48±0,06	4,99	32,6—41,3	36,53±0,14	3,38

Таблица 4

черепа у копытного лемминга

n	Длина мозговой части черепа					
	Размеры			Индексы, %		
	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
torquatus						
53	8,9—12,0	9,78±0,08	5,70	32,5—36,9	34,91±0,14	2,94
56	9,0—10,9	10,02±0,03	4,17	33,1—38,1	34,88±0,13	2,81
77	9,0—11,0	9,93±0,05	4,16	32,4—37,2	35,02±0,12	2,95
67	9,0—11,0	9,96±0,06	4,78	31,4—39,3	34,94±0,15	3,52
30	9,3—11,6	10,13±0,09	4,78	33,6—36,7	35,20±0,15	2,27
36	8,3—10,9	10,03±0,08	4,74	32,3—36,4	34,87±0,14	2,34
29	9,2—11,0	10,02±0,10	5,31	33,1—36,9	34,80±0,22	3,31
46	9,0—11,6	10,16±0,09	5,70	32,2—37,6	34,70±0,16	3,18
68	8,9—11,1	9,80±0,06	5,17	33,1—37,2	34,91±0,11	2,55
64	8,8—10,9	9,84±0,06	5,01	32,6—38,6	34,75±0,15	3,47
66	9,2—11,5	10,04±0,05	4,28	33,6—36,8	34,91±0,10	2,43
80	8,6—11,2	9,96±0,05	4,66	32,5—38,8	34,71±0,12	3,00
chionopaes						
61	9,0—11,1	10,22±0,06	4,17	33,4—37,7	35,80±0,11	2,42
15	8,7—10,7	10,07±0,15	5,49	33,1—37,1	35,41±0,30	3,21
30	9,8—11,5	10,61±0,07	3,67	34,2—38,5	35,22±0,15	2,28
46	9,7—11,3	10,46±0,06	3,91	34,0—37,5	35,77±0,12	2,31
68	9,0—11,3	10,15±0,05	4,39	33,0—37,9	35,51±0,11	2,58
25	9,6—11,0	10,40±0,09	4,21	32,7—36,7	35,28±0,18	2,56
38	8,9—12,3	10,35±0,11	6,28	31,1—37,4	35,07±0,21	3,67
37	9,3—11,6	10,47±0,10	5,72	33,6—38,7	35,35±0,17	2,95
79	9,1—11,2	10,02±0,05	4,31	33,5—38,1	35,52±0,11	2,68
37	9,3—11,4	10,29±0,08	4,96	33,4—37,8	35,56±0,15	2,48
35	9,1—12,3	10,36±0,11	6,09	33,5—37,8	35,24±0,17	2,80
56	9,0—11,6	10,17±0,07	5,43	32,5—37,5	35,37±0,15	3,07

n	Длина верхнего зубного ряда					
	Размеры			Индексы, %		
	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
torquatus						
53	6,1—7,4	6,83±0,04	4,45	21,2—26,2	24,42±0,15	4,36
56	5,8—7,6	6,82±0,04	4,72	19,8—25,4	23,75±0,14	4,31
77	5,9—7,7	6,82±0,04	5,36	21,6—26,3	24,04±0,11	3,88
67	6,2—8,1	6,97±0,05	5,48	22,1—27,6	24,45±0,13	4,34
30	5,9—7,9	6,87±0,07	5,84	20,8—25,6	23,88±0,17	3,90
36	5,9—7,5	6,89±0,06	5,24	21,5—25,7	23,96±0,15	3,60
29	6,4—8,1	7,07±0,07	5,51	22,0—27,4	24,56±0,23	5,05
46	6,2—7,7	7,02±0,04	4,13	22,6—25,7	24,00±0,12	3,34
68	5,9—7,6	6,79±0,04	5,08	21,9—28,5	24,19±0,14	4,62
64	6,2—7,4	6,77±0,04	4,63	21,2—26,1	23,91±0,14	4,67
66	6,3—8,2	6,90±0,04	5,05	22,6—28,1	23,99±0,12	4,08
80	6,3—7,8	6,99±0,03	4,44	21,3—26,8	24,36±0,10	3,83

Пол с учетом хромосомной конституции	Сезон	Длина диастемы						
		n	Размеры			Индексы, %		
			Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
								D. t.
Самцы	в	61	9,8—12,2	10,79±0,07	4,86	35,4—41,1	37,76±0,14	2,89
	л	15	10,2—12,0	10,99±0,15	4,96	36,9—40,5	38,66±0,33	3,17
	о	30	10,5—12,6	11,52±0,11	5,22	35,5—41,4	38,21±0,24	3,44
	з	46	9,7—12,5	11,09±0,10	5,78	35,1—40,1	37,88±0,17	3,05
Самки *XO*	в	68	9,6—12,2	10,88±0,07	5,31	35,4—40,4	38,05±0,14	3,03
	л	25	9,0—12,2	11,25±0,14	6,16	32,4—39,7	38,14±0,31	4,01
	о	38	10,1—13,1	11,20±0,11	5,96	36,2—40,2	37,98±0,18	2,83
	з	37	9,3—13,3	11,25±0,13	6,92	34,4—40,3	37,95±0,20	3,11
Самки *XX*	в	79	9,5—12,0	10,63±0,06	5,37	34,4—40,3	37,69±0,12	2,92
	л	37	8,8—12,4	11,07±0,12	6,79	34,8—40,1	38,23±0,21	3,25
	о	35	9,4—13,2	11,18±0,13	6,91	36,2—42,7	37,99±0,23	3,54
	з	56	8,6—12,5	10,81±0,09	6,22	34,0—42,4	37,59±0,19	3,82

Пол с учетом хромосомной конституции	Сезон	Скуловая ширина						
		n	Размеры			Индексы, %		
			Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
								D. t.
Самцы	в	51	16,5—21,6	18,41±0,14	5,26	61,5—70,2	65,77±0,27	2,94
	л	55	17,0—21,0	18,94±0,12	4,46	62,0—71,4	65,82±0,29	3,20
	о	75	16,9—20,5	18,75±0,10	4,54	60,1—71,1	66,02±0,21	2,79
	з	61	17,2—21,0	18,74±0,11	4,54	61,6—70,2	65,62±0,23	2,71
Самки *XO*	в	29	17,1—21,2	18,80±0,21	5,76	62,1—69,4	65,42±0,38	3,06
	л	37	17,1—21,3	19,23±0,17	5,28	63,4—71,6	66,88±0,33	2,93
	о	29	17,3—20,8	19,04±0,19	5,19	61,7—70,1	66,12±0,34	2,70
	з	43	17,0—20,8	19,18±0,13	4,37	62,0—71,8	65,79±0,28	2,79
Самки *XX*	в	70	16,5—21,0	18,31±0,11	5,15	61,5—71,4	65,24±0,23	2,91
	л	65	17,0—20,5	18,82±0,10	4,06	62,0—70,2	66,49±0,24	2,92
	о	66	17,0—21,5	19,16±0,12	5,02	60,6—73,4	66,69±0,28	3,37
	з	75	17,1—20,6	18,98±0,09	4,14	62,1—70,6	66,19±0,20	2,60
								D. t.
Самцы	в	61	16,9—19,8	18,31±0,69	3,86	60,4±68,0	64,12±0,20	2,48
	л	14	17,0—19,8	18,11±0,21	4,24	60,3±67,6	63,30±0,47	2,68
	о	30	17,6—20,6	19,35±0,12	3,43	60,7—67,6	64,24±0.28	2,34
	з	46	16,7—20,6	18,78±0,12	4,33	61,0—69,3	64,16±0,28	2,89
Самки *XO*	в	68	16,6—20,0	18,23±0,09	4,21	60,1—69,6	63,78±0,21	2,75
	л	25	17,5—20,4	18,84±0,14	3,72	60,3—67,0	63,92±0,37	2,86
	о	38	18,0—21,5	19,23±0,14	4,52	61,1—70,7	65,18±0,32	3,01
	з	37	17,0—22,0	19,18±0,18	5,57	60,7—69,8	64,73±0,35	3,23
Самки *XX*	в	78	16,3—20,1	18,19±0,09	4,41	60,1—69,0	64,53±0,20	2,73
	л	37	16,3—20,8	18,84±0,17	5,28	60,8—68,7	65,09±0,28	2,62
	о	35	16,5—21,0	19,27±0,17	5,25	62,5—68,8	65,56±0,32	2,82
	з	55	17,1—20,9	18,68±0,11	4,29	61,4—69,6	65,04±0,25	2,79

n	Длина верхнего зубного ряда					
	Размеры			Индексы, %		
	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
chionopaes						
61	6,0—7,2	6,50±0,04	4,60	21,4—25,1	22,78±0,11	3,62
15	5,6—7,2	6,47±0,09	5,27	21,1—24,6	22,78±0,22	3,68
30	6,2—7,4	6,80±0,06	4,32	20,6—25,0	22,58±0,14	3,40
46	5,9—7,1	6,64±0,04	4,22	21,0—24,2	22,69±0,11	3,14
68	5,6—7,2	6,55±0,04	4,51	20,6—25,0	22,93±0,12	4,17
25	6,2—7,5	6,76±0,06	4,12	20,7—24,6	22,92±0,19	4,07
38	6,2—7,6	6,81±0,06	4,90	21,0—25,8	23,10±0,16	4,17
37	5,6—7,3	6,83±0,06	5,19	21,2—25,2	23,07±0,16	4,14
79	5,9—7,1	6,56±0,03	4,25	21,1—25,6	23,29±0,10	3,99
37	5,6—7,2	6,54±0,06	5,29	20,3—24,6	22,61±0,16	4,31
35	5,9—7,3	6,70±0,06	4,87	20,3—24,6	22,79±0,15	3,80
56	6,0—7,4	6,69±0,04	4,66	21,4—26,1	23,31±0,13	4,10

n	Ширина в области барабанных камер					
	Размеры			Индексы, %		
	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
torquatus						
52	12,5—16,1	14,04±0,09	4,51	47,7—54,2	50,17±0,20	2,84
55	9,6—15,4	14,12±0,11	5,76	33,1—53,1	49,18±0,36	5,44
74	12,7—15,4	14,22±0,07	4,17	46,9—53,6	50,15±0,17	2,90
63	12,7—16,0	14,31±0,08	4,42	46,4—53,5	50,19±0,18	2,88
30	12,5—15,4	14,10±0,12	4,48	46,3—52,1	49,01±0,24	2,69
37	13,0—15,2	14,24±0,10	4,11	47,1—53,7	49,54±0,24	2,93
28	12,6—15,4	14,12±0,14	5,26	45,3—52,0	49,09±0,32	3,39
45	13,0—16,5	14,47±0,11	4,87	45,2—54,6	49,49±0,26	3,54
70	12,3—16,3	13,99±0,08	4,46	46,4—55,4	49,85±0,21	3,45
64	13,0—15,2	14,12±0,07	3,86	44,6—54,0	49,91±0,22	3,58
65	12,6—16,2	14,40±0,09	4,97	47,3—57,9	50,10±0,20	3,20
76	13,0—15,8	14,32±0,06	3,77	47,4—52,4	49,95±0,16	2,68
chionopaes						
61	12,9—16,1	14,40±0,08	4,32	48,1—54,9	50,42±0,20	3,10
15	12,4—15,1	14,19±0,17	4,57	46,7—52,5	49,92±0,43	3,25
29	14,0—16,1	15,33±0,10	3,46	49,0—53,1	50,95±0,21	2,16
46	12,0—15,8	14,56±0,11	4,90	44,8—54,3	49,75±0,26	3,44
68	13,0—16,2	14,29±0,08	4,53	47,1—54,0	49,99±0,19	3,06
24	13,4—15,8	14,94±0,12	3,79	46,4—53,4	50,59±0,33	3,17
37	13,5—16,5	15,04±0,11	4,24	48,0—55,6	51,10±0,31	3,64
37	12,7—15,9	14,73±0,12	4,80	46,5—54,1	49,74±0,30	3,11
79	13,1—15,8	14,19±0,06	3,83	45,2—54,1	50,35±0,17	3,05
36	12,7—17,0	14,70±0,14	5,54	47,8—54,8	50,83±0,29	3,41
34	13,2—16,7	14,88±0,14	5,39	48,3—54,1	50,67±0,27	3,10
55	12,6—16,3	14,37±0,10	4,88	44,8—53,9	50,02±0,26	3,75

Пол с учетом хромосомной конституции	Сезон	Межглазничная ширина						
		n	Размеры			Индексы, %		
			Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
								D. t.
Самцы	в	53	3,5—4,6	4,06±0,03	5,47	12,3—16,5	14,52±0,13	6,37
	л	56	3,5—4,5	4,03±0,03	5,86	12,1—15,9	14,02±0,11	5,76
	о	77	3,4—4,7	4,02±0,03	6,34	11,8—17,2	14,19±0,11	6,86
	з	67	3,6—4,5	4,02±0,03	5,22	12,3—16,4	14,11±0,10	5,46
Самки *XO*	в	30	3,6—4,6	3,99±0,04	5,32	12,1—15,2	13,88±0,12	4,63
	л	37	3,6—4,4	4,03±0,04	6,10	12,5—15,7	14,04±0,13	5,60
	о	29	3,5—4,5	3,97±0,05	6,25	11,9—17,1	13,81±0,21	7,90
	з	46	3,6—4,4	4,01±0,02	3,88	12,2—15,0	13,72±0,10	4,95
Самки *XX*	в	70	3,5—4,4	3,91±0,03	5,60	12,3—15,5	13,94±0,09	5,44
	л	65	3,3—4,5	3,96±0,03	6,20	11,9—16,0	14,00±0,11	6,48
	о	67	3,5—4,5	3,96±0,03	5,59	11,8—15,5	13,80±0,10	5,76
	з	80	3,6—4,8	3,97±0,03	6,14	12,2—16,0	13,85±0,10	6,61
								D. t.
Самцы	в	61	3,9—4,6	4,32±0,02	3,61	14,0—16,8	15,14±0,09	4,41
	л	15	4,0—4,5	4,22±0,03	3,00	14,1—16,2	14,86±0,17	4,22
	о	30	4,0—4,6	4,37±0,03	4,09	13,1—15,7	14,50±0,12	4,64
	з	46	4,1—4,6	4,35±0,02	2,94	13,8—16,0	14,88±0,08	3,73
Самки *XO*	в	68	4,0—4,7	4,30±0,02	3,80	13,2—16,5	15,06±0,08	4,09
	л	25	3,6—4,9	4,31±0,05	5,69	11,8—16,3	14,64±0,20	6,52
	о	38	3,9—4,6	4,36±0,03	3,80	13,2—16,0	14,80±0,12	5,13
	з	37	3,6—4,7	4,31±0,04	5,60	11,6—17,2	14,58±0,18	7,33
Самки *XX*	в	79	3,7—4,7	4,26±0,02	4,84	13,2—16,7	15,10±0,08	4,70
	л	37	3,8—4,7	4,34±0,03	4,68	12,7—17,3	15,02±0,16	6,33
	о	35	3,7—4,9	4,31±0,04	4,95	12,7—16,8	14,68±0,16	6,25
	з	56	3,7—4,8	4,23±0,03	4,91	13,1—16,7	14,73±0,10	5,27

Примечание. Принятые сокращения: в — весна, л — лето, о—осень, з — зима.

nopaes превышает соответствующие показатели у *D. t. torquatus*. Однако скуловая ширина и длина верхнего ряда зубов у *D. t. chionopaes* меньше, а по наибольшей высоте черепа достоверных различий нет. Таким образом, можно утверждать, что у *D. t. chionopaes* череп несколько крупнее, но различия невелики; в основном 0,5—5% от большего из сравниваемых значений признака. Только в случае межглазничного промежутка разница более значительна: у *D. t. chionopaes* череп в среднем на 0,3 *мм* (7,5%) больше, чем у *D. t. torquatus*. Пропорции черепа у сравниваемых подвидов также слегка различаются (на 0,7—5,7%); индексы длины лицевой части черепа и верхнего ряда зубов, скуловой ширины и наибольшей высоты черепа у *D. t. torquatus*

n	Наибольшая высота черепа					
	Размеры			Индексы, %		
	Lim, *мм*	$M \pm m$, *мм*	C_v, %	Lim	$M \pm m$	C_v
torquatus						
53	9,0—11,2	9,76±0,06	4,34	33,2—36,7	34,85±0,12	2,59
56	9,0—10,5	9,87±0,04	3,33	31,4—36,9	34,40±0,16	3,43
73	9,1—11,3	9,88±0,05	4,20	33,0—38,9	34,83±0,16	3,84
63	9,0—11,0	9,93±0,05	3,73	32,1—37,0	34,80±0,16	3,61
30	9,0—11,3	9,86±0,09	4,76	32,3—37,1	34,28±0,18	2,78
37	9,1—10,5	9,85±0,06	3,83	32,9—36,6	34,29±0,16	2,72
27	9,3—11,5	9,87±0,09	4,62	32,9—37,5	34,25±0,21	3,19
43	8,9—10,9	10,00±0,07	4,80	32,2—37,6	34,22±0,15	2,92
70	8,4—10,9	9,70±0,05	4,14	31,7—37,6	34,60±0,15	3,63
65	8,7—10,4	9,78±0,04	3,56	31,4—37,6	34,57±0,15	3,55
66	9,1—11,0	9,91±0,06	4,48	31,8—37,8	34,47±0,14	3,20
74	8,9—11,0	9,88±0,05	4,18	31,5—36,8	34,47±0,13	3,16
chionopaes						
61	8,8—10,8	9,79±0,05	3,68	31,9—37,0	34,30±0,13	2,84
15	8,5—10,0	9,67±0,12	4,85	32,8—36,4	34,01±0,23	3,00
29	9,2—10,9	10,16±0,08	4,06	30,6—36,1	33,76±0,22	3,47
46	9,0—10,5	9,85±0,06	3,90	31,5—36,3	33,68±0,16	3,19
68	8,9—11,0	9,83±0,05	4,23	32,2—36,5	34,39±0,13	3,06
24	9,4—10,9	10,12±0,08	3,85	32,3—36,2	34,26±0,22	3,09
37	9,3—11,4	10,09±0,06	3,82	32,0—36,6	34,28±0,18	3,10
37	8,6—11,1	9,99±0,09	5,50	31,9—37,0	33,72±0,19	3,32
79	8,9—10,6	9,66±0,04	3,65	32,4—36,8	34,27±0,12	3,17
36	8,6—11,2	9,99±0,08	4,74	33,0—36,8	34,55±0,18	3,04
34	8,5—11,1	10,01±0,08	4,76	32,0—36,9	34,09±0,21	3,50
55	8,5—11,0	9,73±0,06	4,58	31,6—36,0	33,85±0,15	3,26

больше, чем у *D. t. chionopaes*, а по остальным индексам картина обратная.

Достаточно четко выявляются бóльшие размеры черепа у самок *XO*; абсолютные значения краниометрических показателей у них во всех случаях больше, чем у самок *XX*, и в пяти случаях — чем у самцов (на 1—2,4%). Самки *XX* по всем промерам, кроме межглазничной ширины, не отличаются от самцов. Индексы показателей длины и ширины практически одинаковы у самок обоих хромосомных типов; они различаются только по некоторым относительным показателям ширины черепа, причем отличия не превышают 1,6%.

Зависимость размеров черепа копытного лемминга от сезона

Таблица 5

Размеры (*мм*) и пропорции (%) черепа копытного лемминга

Тип усреднения	Минимальное число наблюдений	Длина: кондилобазальная	Длина: лицевой части черепа	Длина: мозговой части черепа	Длина: верхней диастемы	Длина: верхнего зубного ряда	Ширина: скуловая	Ширина: в области барабанных камер	Ширина: межглазничного промежутка	Наибольшая высота черепа
I										
D. t. torquatus	678 / 672	28,58	18,62 / 65,12	9,97 / 34,88	10,48 / 36,84	6,88 / 24,12	18,96 / 66,00	14,20 / 49,72	3,99 / 13,99	9,86 / 34,50
D. t. chionopaes	529 / 527	29,07	18,77 / 64,58	10,30 / 35,42	11,06 / 38,01	6,65 / 22,90	18,70 / 64,47	14,64 / 50,36	4,31 / 14,83	9,91 / 34,10
P		***	*** / ***	*** / ***	*** / ***	*** / ***	* / ***	*** / ***	*** / ***	— / ***
II										
1. Самцы	407 / 405	28,75	18,62 / 64,76	10,13 / 35,24	10,76 / 37,41	6,71 / 23,43	18,67 / 64,88	14,40 / 50,09	4,17 / 14,53	9,86 / 34,33
2. Самки *XO*	311 / 309	29,10	18,88 / 64,89	10,21 / 35,10	10,83 / 37,47	6,85 / 23,55	18,96 / 65,23	14,49 / 49,82	4,16 / 14,32	9,95 / 34,21
3. Самки *XX*	489 / 485	28,63	18,58 / 64,90	10,06 / 35,12	10,72 / 37,40	6,74 / 23,56	18,70 / 65,60	14,37 / 50,22	4,12 / 14,39	9,83 / 34,36
P 1—2		***	*** / —	— / —	— / —	*** / —	*** / ***	— / —	— / ***	** / —
1—3		—	— / —	— / —	— / —	— / —	— / ***	— / —	*** / **	— / —
2—3		***	*** / —	*** / —	** / —	*** / —	*** / —	* / ***	* / —	*** / —

III										
1. Весна	362/359	28,36	18,34/64,68	10,02/35,31	10,53/37,45	6,68/23,58	18,38/64,81	14,17/49,97	4,14/14,61	9,77/34,45
2. Лето	236/233	28,77	18,67/64,89	10,11/35,12	10,80/37,74	6,71/23,32	18,69/65,25	14,38/50,00	4,15/14,43	9,88/34,35
3. Осень	277/275	29,16	18,94/64,95	10,22/35,04	10,90/37,32	6,85/23,51	19,13/65,64	14,66/50,34	4,16/14,30	9,98/34,28
4. Зима	332/332	29,02	18,83/64,89	10,20/35,14	10,80/37,20	6,86/23,65	18,92/65,26	14,46/49,86	4,15/14,31	9,90/34,12
P 1—2		***	***/—	—/—	***/*	—/—	***/—	***/—	—/—	**/—
1—3		***	***/**	***/**	***/—	***/—	***/***	***/—	—/***	***/—
1—4		***	***/—	***/—	***/—	***/*	***/—	***/—	—/***	***/***
2—3		***	***/—	—/—	—/***	***/*	***/—	***/—	—/—	—/—
2—4		—	—/—	—/—	—/***	***/***	—/—	—/—	—/—	—/—
3—4		—	—/—	—/—	—/—	—/*	*/—	***/***	—/—	—/—

Примечание. Звездочками указан уровень достоверности различий: * — $P < 0,05$; ** — $P \leqslant 0,025$; *** — $P \leqslant 0,01$; прочерк — отсутствие достоверных различий; в числителе дроби — абсолютные значения признаков, в знаменателе — их индексы.

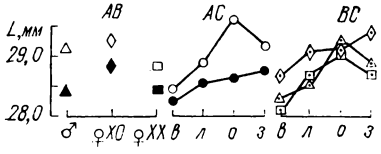


Рис. 1. Кондилобазальная длина черепа *L* у копытного лемминга при одновременном действии двух факторов (данные для разных градаций третьего фактора усреднены).

АВ. АС. ВС — типы усреднений (объяснения см. в тексте); *черное* — *D. t. torquatus*, *светлое* — *D. t. chionopaes*, *светлое с точкой* — для обоих видов; *треугольник* — самцы; *ромб* — самки *XO*, *квадрат* — самки *XX*, *кружок* — сезон; в — весна, л — лето, о — осень, з — зима.

рождения зверьков проявляется в основном в том, что у осенних и зимних животных черепа крупнее, чем у весенних и летних (различия невелики — 1—4%). Сезонные различия в пропорциях черепа у копытного лемминга наблюдаются в первую очередь за счет уменьшения индексов показателей длины черепа и скуловой ширины, а также повышения индекса межглазничного промежутка у животных, родившихся весной, по сравнению со зверьками других сезонов рождения. Однако и здесь различия составляют не более 1—4%.

Необходимо подчеркнуть, что, хотя изменения размеров черепа копытного лемминга под влиянием всех трех изученных факторов и достоверны (благодаря большому числу наблюдений), масштаб их невелик, и различия между подвидами имеют тот же уровень, что внутрипопуляционные (сезонные, половые, связанные с разной конституцией половых хромосом). Только различия по ширине межглазничного промежутка достигают межпопуляционного уровня. Пропорции черепа у сравниваемых подвидов варьируют примерно в той же степени, что и абсолютные размеры. Остальные два фактора (пол с учетом хромосомной конституции и сезон рождения) влияют на относительные размеры черепа незначительно, изменяя их не более чем на 4%.

Как упоминалось нами, в результате дисперсионного анализа были обнаружены достоверные взаимодействия между тремя изученными факторами. Другими словами, эти факторы модифицируют влияние друг друга на краниологические признаки копытного лемминга, что проявляется в неаддитивности их действия. Для иллюстрации двойных взаимодействий на рис. 1 и 2 представлены изменения средних значений размеров и пропорций черепа для разных сочетаний изученных уровней двух факторов; данные для разных градаций третьего фактора усреднены. Соответствующие значения *F*-критерия, характеризующие значимость взаимодействий, приведены в табл. 2.

На рис. 1 и 2, иллюстрирующих взаимодействие АВ, представлены размеры черепа и их индексы у самцов и самок *XX* и *XO* каждого из изученных подвидов (данные для животных, родившихся в разные сезоны, усреднены). Из рис. 1 и 2 и табл. 2 видно, что взаимодействие факторов А и В недостоверно для всех промеров черепа, кроме длины диастемы; следовательно,

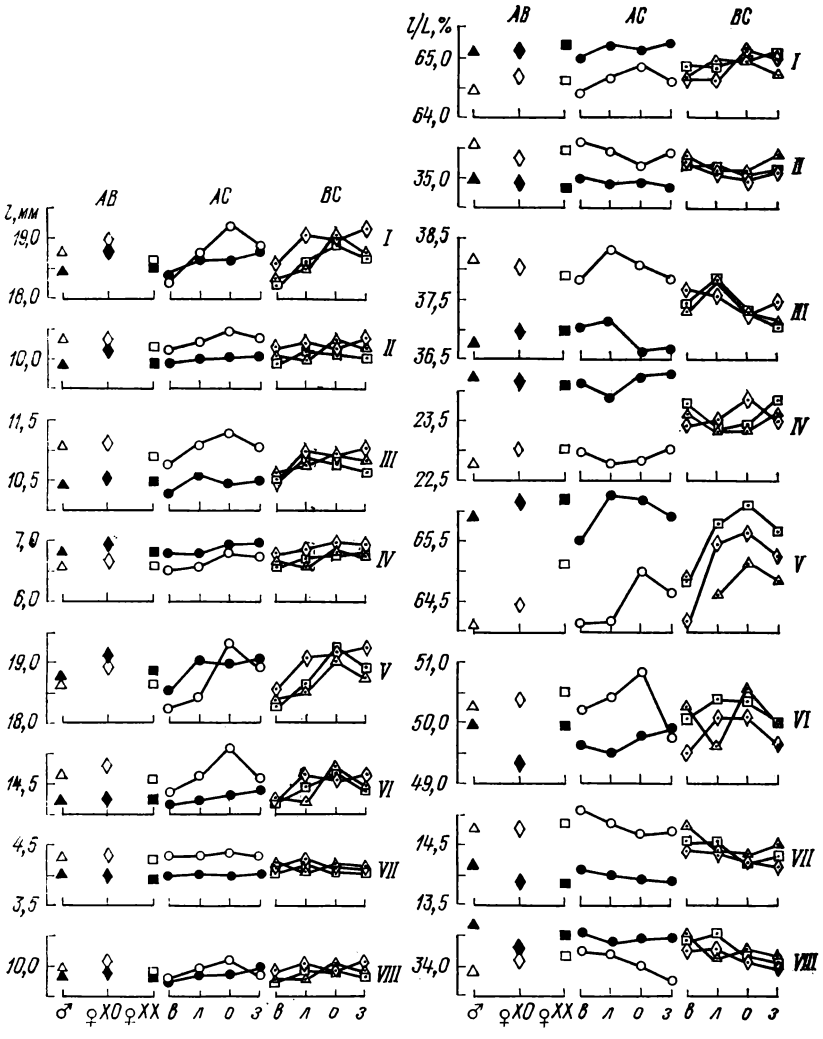


Рис. 2. Абсолютные (l) и относительные (l/L) размеры черепа копытного лемминга при одновременном изменении двух факторов (данные для разных градаций третьего фактора усреднены).

I — длина лицевой части черепа, *II* — длина мозговой части черепа, *III* — длина диастемы, *IV* — длина верхнего ряда зубов, *V* — скуловая ширина, *VI* — ширина в области барабанных камер, *VII* — межглазничная ширина, *VIII* — наибольшая высота черепа; остальные усл. обозначения те же, что на рис. 1.

соотношение размеров черепа у самцов и самок двух хромосомных типов — *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* — в основном одинаково. В случае индексов взаимодействие АВ большей частью достоверно; это свидетельствует о разной выраженности различий в пропорциях черепа самцов и самок *XX* и *XO* у сравниваемых подвидов.

На рис. 1 и 2, иллюстрирующих взаимодействие АС, представлены размеры черепа *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes*, родившихся в разные сезоны, при этом данные для самцов и самок *XX* и *XO* усреднены. Видно, что сезонная зависимость большинства краниологических показателей у *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* различна. У *D. t. torquatus* череп достигает максимальных размеров зимой, а у *D. t. chionopaes* — осенью. Кроме того, животные первого подвида, родившиеся летом и осенью, как правило, сходны по краниологическим характеристикам, в то время как у второго наблюдается непрерывное увеличение черепа с весны до осени. Сезонная динамика индексов длины мозговой части черепа и диастемы, скуловой ширины, ширины в области барабанных камер и высоты черепа также несколько различается у сравниваемых подвидов. Следует отметить сходство сезонной динамики почти всех изученных признаков; по-видимому, это явление объясняется высокой коррелированностью большинства краниологических показателей у полевок (Канеп, 1966).

У сравниваемых подвидов различна также сезонная динамика индексов мозговой части черепа, диастемы, скуловой ширины и ширины в области барабанных камер, а также наибольшей высоты черепа. Для *D. t. chionopaes* характерны более резкие сезонные изменения этих пропорций черепа, чем для *D. t. torquatus*.

На рис. 1 и 2, отражающих взаимодействие факторов В и С (пол с учетом хромосомной конституции — сезон рождения), приводятся абсолютные значения признаков и их индексы у самцов и самок *XX* и *XO* (данные по подвидам усреднены). Взаимодействие ВС значимо для шести промеров, что свидетельствует о различиях в сезонной динамике краниометрических показателей у самцов и самок разного хромосомного типа. У самцов и самок *XX* эта динамика сходна, а у самок *XO* несколько различается: у животных первых двух групп череп достигает максимальных размеров осенью, в то время как у самок с одной *X*-хромосомой — зимой. В случае индексов взаимодействие ВС достоверно только для длины верхнего зубного ряда, скуловой ширины и ширины в области барабанных камер.

Заключение

Изложенные данные свидетельствуют прежде всего о несколько больших размерах черепа у *D. t. chionopaes* из Якутии, чем у *D. t. torquatus* с Полярного Урала. Поскольку размеры

черепа и тела жестко коррелированы, следует ожидать, что и длина тела у якутских леммингов больше. Вполне вероятно, что более крупные размеры якутских *D. t. chionopaes* по сравнению с *D. t. torquatus* могут быть объяснены на основании правила Бергмана: место, где были отловлены основатели лабораторной колонии *D. t. chionopaes*, находится на 3,5° севернее точки отлова *D. t. torquatus*. Существование некоторой экологической дифференциации сравниваемых форм подтверждается также различиями в сезонной динамике ряда их краниологических показателей. Необходимо, однако, отметить, что, по данным С. И. Огнева (1948), копытные лемминги номинального подвида крупнее, чем относящиеся к *D. t. chionopaes*. Противоречие между этими данными и нашими результатами может объясняться несколькими причинами. Прежде всего, С. И. Огневым были изучены особи *D. t. torquatus* из районов, более северных, чем Полярный Урал. Кроме того, в его распоряжении было всего лишь 16 леммингов, относящихся к подвиду *D. t. chionopaes*,— выборка, которая вряд ли может считаться репрезентативной. Для решения вопроса об относительных размерах *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes* требуется более обширный материал из природных популяций.

Нужно подчеркнуть, что различия в размерах черепа у исследованных подвидов невелики, и в целом наши данные подтверждают вывод о стабильности краниологических характеристик *D. torquatus*, к которому пришел Ф. Б. Чернявский (1972) на основании анализа животных из природных популяций от Ямала до Чукотки. Хотя популяции, из которых происходили основатели наших лабораторных колоний, удалены на 2500 *км*, уровень различий между ними по кондилобазальной длине, показателям высоты и ширины черепа не превышает степени изменчивости, наблюдавшейся внутри колонии. Только в случае межглазничного промежутка различия между подвидами заметно превышают внутрипопуляционную изменчивость этого признака.

Несомненный интерес представляют различия в размерах и некоторых пропорциях черепа у самок *XX* и *XO*. У высших млекопитающих самки *XO* обнаруживают серьезные морфофизиологические дефекты, в том числе заметное уменьшение размеров. Меньшую жизнеспособность самцов млекопитающих часто связывают с отсутствием у них одной *X*-хромосомы (Штерн, 1965). Однако самки *XO* копытного лемминга, нормальные по изученным фенотипическим признакам, имеют более крупные черепа, чем самки *XX* и самцы. Бóльшие размеры черепа (а, следовательно, и тела) могут, по-видимому, объяснять некоторое селективное преимущество самок *XO* по сравнению с самками *XX*, которое наблюдалось при виварном разведении обоих подвидов *D. torquatus*. Сходный характер краниологических различий между самками *XX* и *XO* у *D. t. torquatus* и

D. t. chionopaes позволяет предполагать, что генетические системы, определяющие появление самок двух хромосомных типов, в общем одинаковы у изученных подвидов и имеют сходное экологическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматгиз, 1963. 500 с.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 440 с.

Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. Фауна СССР. Млекопитающие. Определитель грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 242 с.

Гилева Э. А. *В*-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus torquatus* Pall. (1779).— Докл. АН СССР, 1973, т. 213, № 4, с. 952—955.

Гилева Э. А. Кариотип *Dicrostonyx torguatus chionopaes* Allen и необычный механизм определения пола у палеарктических копытных леммингов.— Там же, 1975, т. 224, № 3, с. 697—700.

Гилева Э. А. Уникальная система определения пола у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (*Mamalia, Rodentia*) и ее значение для популяции.— Тезисы докладов XIV Международного генетического конгресса. М., 1978, ч. 1, с. 252.

Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). М.: Наука, 1977, т. 3. вып. 8. 504 с.

Громов И. М., Гуреев А. Д., Новиков Т. А. и др. Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, ч. 1. 639 с.

Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал.— Труды Института географии АН СССР, 1948, т. 41, с. 78—144.

Канеп С. В. Корреляционная структура черепа некоторых серых полевок.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1966, с. 229—237.

Козловский А. И. Кариологическая дифференциация северо-восточных подвидов копытных леммингов.— Докл. АН СССР, 1974, т. 219, № 4, с. 981—984.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т. 6. 559 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. 364 с.

Покровский А. В., Гилева Э. А. Хромосомные наборы и гибридизация двух подвидов копытного лемминга.— В кн.: Проблемы генетики и селекции в Западно-Сибирском регионе. Тюмень, 1976, с. 21—22.

Чернявский Ф. Б. О характере географической изменчивости некоторых видов млекопитающих северо-восточной Сибири (Клинальная изменчивость и концепция вида).— Ж. общ. биологии, 1972, т. 33, вып. 4, с. 437—450.

Чернявский Ф. Б. Популяционные циклы сибирского и копытного леммингов на о. Врангеля.— Тезисы докладов II териологического конгресса. М., 1978, с. 210—212.

Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Физматгиз, 1963. 625 с.

Штерн К. Основы генетики человека. М.: Медицина, 1965. 690 с.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.

Hall E. R., Kelson R. R. The mammals of North America. N. Y.: Ronald Press, 1959, vol. 2.

Rausch R. L. On the status of some Arctic mammals.— Arctic, 1953, vol. 6, N 2, p. 91—148.

Rausch R. L., Rausch V. K. Observations on chromosomes of Dicrostonyx torquatus stevensoni Nelson and chromosomal diversity in varying lemmings.— Säugetierkunde, 1972, Bd 37, N 6, S. 372—384.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА · 1980

К. И. БЕРДЮГИН

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГРЫЗУНОВ — ОБИТАТЕЛЕЙ КАМЕНИСТЫХ РОССЫПЕЙ УРАЛА

Территориальные взаимоотношения грызунов в каменистых россыпях Урала изучались на двух стационарах: на Южном Урале в июне — августе 1975 г. (гора Кукшик) и на Северном — в июне — августе 1976 г. (гора Красная) у фоновых видов, населяющих изучаемые местообитания (у красно-серой, красной и рыжей полевок). В работе был использован широко известный метод мечения и повторных отловов в живоловки (Наумов, 1951; Никитина, 1965; Hayne, 1949). Живоловки на площадках мечения расставлялись линиями вдоль кромки одного или нескольких языков курумов через 5 *м* одна от другой в зависимости от задач исследования.

Из-за небольших размеров курумов мы ограничились небольшими площадками мечения (0,065÷0,15 *га*) и помещали живоловки на сравнительно близком расстоянии друг от друга.

Проверялись живоловки на обоих стационарах первоначально дважды в сутки (около 9 и 19 *ч*), но затем — только утром, так как грызуны вечером практически не ловились. Но каждый месяц в течение нескольких дней проводились контрольные осмотры ловушек по вечерам, результат оставался прежним. Вполне возможно, что это было также вызвано спецификой изучаемого местообитания.

При дальнейшей обработке определяли индивидуальные участки у зверьков, ловившихся четыре раза и более. Таких животных мы относили к группе оседлых. Особи, ловившиеся на площадке три раза и менее, считались мигрантами. К мигрантам относились «истинные мигранты», по терминологии Н. А. Никитиной (1970), и сменяющие свой индивидуальный участок, и другие, но не «вселенцы» и «выселенцы» на площадке мечения, которых мы считали оседлыми. Авторы приводят различные критерии разделения этих двух групп (от 2 до 20 отловов), никак не обосновывая их. Наш критерий основывается на характере перемещений грызунов по площадке, а именно: проход особи через площадку без продолжительных задержек на ней (по вре-

мени это не более трех-четырех дней) позволяет отнести таких зверьков к мигрантам (Наумов, 1951). Наш критерий допускает отклонения в бóльшую сторону, если перемещения по площадке при четырех и даже пяти отловах являются в сущности таким проходом (без петель и возвратов). Низкая величина критерия, видимо, обусловлена небольшими размерами площадки мечения (для выяснения возможностей поселения на ней полевкам в большинстве случаев достаточно одного дня, а на бóльших площадках увеличивается это время, а также и количество поимок мигрантов). Косвенным подтверждением правильности выбора критерия явилось сдвинутое в сторону преобладания мигрантов соотношение между этими группами, тогда как при заниженном критерии скорее следовало бы ожидать сдвига в обратную сторону.

В связи с протяженным характером языков россыпей и приуроченностью оседлых полевок к одному языку размеры индивидуальных участков определялись длиной участка россыпи, используемого каждой особью, т. е. наибольшим расстоянием между ловушками, в которые отлавливалась данная особь (Hayne, 1949; Sanderson, 1966). Наш метод аналогичен методу расчета индивидуальных участков для водяной полевки, у которой еще сильнее выражена «одномерность» занимаемой территории (Pelikan, Holišova, 1969; Zejda, 1972). В то же время мы считаем возможным сравнивать свои данные с данными других авторов, измерявших площадь индивидуальных участков, так как курумы, на которых мы проводили свою работу, примерно одинаковы по своей ширине (в среднем 10 *м*). Вследствие постоянства ширины россыпей линейные размеры участков в нашем случае пропорциональны площади индивидуальных участков, установленных другими авторами.

Из-за недостаточности материала мы не рассматриваем изменение размеров индивидуальных участков в разных возрастных и половых группах. Мы также понимаем, что жизнедеятельность полевок не может ограничиваться только курумами из-за явной скудности растительного покрова, а следовательно и пищевых ресурсов. Вероятнее всего, это «жилая» часть. Пищевая же деятельность полевок сосредоточена на участках, покрытых растительностью. Кроме теоретических предположений, на это указывают и некоторые факты, полученные нами при использовании для мечения прижизненного красителя (родамина С, родамина 6Ж). Из-за неотработанности методики применения красителей нам не удалось получить этим способом хороший материал, но все же можно отметить несколько бесспорных случаев сравнительно далеких и в то же время кратковременных (один день) выходов полевок со своей россыпи и возвращения обратно. При этом зверькам приходилось пересекать линию живоловок и две линии давилок, где они не попадались. Тогда как

по возвращении они «благополучно» продолжали ловиться на своей россыпи. На основании наших данных трудно сказать, насколько характерны такие выходы для изучаемых животных: являются ли они постоянными или это «разведывательные рейды» (Шилов, 1977; Burt, 1943). Кроме этого, нами отмечен ряд попаданий окрашенных зверьков на близлежащих линиях давилок. Все это свидетельствует в пользу высказанного нами предположения. Но в таком случае полученные размеры индивидуальных участков оказываются явно заниженными. Тем не менее мы считаем возможным сравнивать свои данные с данными других авторов, если они получены методом повторных отловов в живоловки, так как полагаем, что подобный недостаток является систематической ошибкой этого метода. Наличие такой ошибки доказывается сравнением результатов, полученных при отлове живоловками и более прямым способом — наблюдением за зверьками с радиоактивной меткой (Карулин и др., 1973, 1974 а, б; Никитина и др., 1977).

Всего нами отловлено и помечено на Северном Урале 15 красно-серых и 30 красных полевок, на Южном — 134 красно-серых и 29 рыжих. Многие исследователи разделяют популяции грызунов данного вида по отношению отдельных особей к населяемой популяцией территории на оседлых и мигрантов. Соотношение этих двух групп — важная характеристика состояния популяции, имеющая большое значение для выяснения динамики численности (Наумов, 1951). В нашей работе мы также попытались выделить эти две группы, несмотря на немногочисленный материал, и проследить динамику соотношения оседлых и мигрантов в течение лета. Полученные нами данные приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, у разных видов и в разное время соотношение оседлых и мигрантов существенно отличается. Так, на Северном Урале у красной полевки доля мигрантов достоверно больше, чем у красно-серой ($t=2{,}18$). На Южном Урале у последней процент мигрантов в течение лета был в целом намного выше, чем на Северном, и только в период с 27 июня по 4 августа сравнялся с ним. В общем же процент мигрантов, установленный нами, достаточно велик по сравнению с данными большинства других авторов (Никитина, 1970), хотя и у них колебания этого показателя велики.

К сожалению, почти нет материалов по мигрантам и оседлым у красно-серой полевки. По данным Е. Н. Смирнова (1972), доля оседлых у этого вида может колебаться от 30 до 90%, причем увеличение количества мигрантов связывается с уменьшением численности полевок. Козакевич, наоборот, показал на примере рыжей полевки, что с увеличением численности популяции растет как доля, так и абсолютное число мигрантов (Kozakiewicz, 1976). Таким образом, связь величины этой группы с общей численностью популяции далеко не однозначна. В нашем

Таблица 1

Соотношение оседлых и мигрантов в популяциях грызунов каменистых россыпей на Южном и Северном Урале

Вид полевки	Период отлова	Колич., %	
		оседлых	мигрантов
	Северный Урал, гора Красная		
Красная	Июль — август	20,0	80,0
Красно-серая	» »	53,3	46,7
	Южный Урал, гора Кукшик		
Красно-серая	I	22,6	77,4
	II	21,7	78,3
	III	50,0	50,0
	IV	23,5	76,5
Рыжая	Июль — август	31,0	69,0

Примечание. Время работ на горе Кукшик здесь и в других таблицах было разбито на четыре периода для выявления динамики пространственных показателей: I—5—26 июня, II—27 июня — 14 июля, III—24 июля — 4 августа, IV—5—18 августа. С 15 по 24 июля отловы не проводились.

случае также не прослеживается однозначной зависимости интенсивности миграционных процессов от численности. Как было показано (Бердюгин, 1979б), на Южном Урале в засушливом 1975 г. в течение всего лета наблюдалось снижение численности красно-серых полевок. Высокую подвижность населения этого вида мы связываем в первую очередь с неблагоприятными условиями среды. Это подтверждается следующими факторами: 1) прибылые зверьки к размножению в этом году так и не приступили; 2) перезимовавшие закончили размножение к началу июля. В III периоде наступила некоторая стабилизация населения, вероятно, обусловленная окончанием размножения. Эта стабилизация выразилась в увеличении количества оседлых и уменьшении доли мигрантов по сравнению с предыдущим периодом (разница достоверна $t=2{,}74$). Но условия лета 1975 г. оказались настолько неблагоприятными, что и на этом уровне численности популяции не удалось сохраниться и снова резко возрос процент мигрантов. Мы полагаем, что усиленная миграция населения была вызвана главным образом недостатком мест, пригодных для устройства гнезд и убежищ из-за общего иссушения, а может быть и сильного прогрева сухих камней. У рыжей полевки на Южном Урале такая же подвижность зверьков была обусловлена отрицательным воздействием факторов внешней среды (кроме засухи, еще и пребывание в несвойственном ей биотопе).

Другие причины большого количества мигрантов мы видели у грызунов, населяющих каменистые местообитания на Север-

ном Урале. Здесь, по-видимому, главную роль сыграли локальные условия на площадке мечения. Хотя по мнению исследователя она не отличалась от окружающих участков. В первой половине лета постоянного населения там практически не было. Основная масса оседлых животных помечена в августе. Мигранты же появлялись более регулярно. Поэтому при расчете соотношения оседлых и мигрантов за все лето оказалось значительной (табл. 1) доля последних. Если же взять материал только за август, то оказывается, что у красной полевки мигранты составляют 61,5, у красно-серой 37,5%. Мы считаем, что более точную оценку рассматриваемого соотношения для изучаемых популяций удалось получить при сравнении относительной численности каждого вида на стационарных и передвижных линиях давилок. Соотношение оседлых и мигрантов на Североуральском стационаре по результатам отлова в давилки следующее:

Месяц	Колич., % оседлых	мигрантов
Красная полевка		
Июнь	72	28
Июль	59	41
Август	44	56
Красно-серая полевка		
Июнь	0	100
Июль	38	62
Август	73	27

Как видно из приведенных данных, в августе у обоих видов доля той и другой группы, установленная обоими методами, практически одинакова. Так как материал, полученный при отловах в давилки более обилен, то мы проведем сравнительный анализ оседлых и мигрантов на основании этих данных. На рисунке, *а* показано изменение относительной численности популяции в целом и относительной численности мигрантов у красной и красно-серой полевок. Из приведенного графика следует, что в течение лета вместе с увеличением численности популяций увеличивается и численность мигрантов, но у разных видов в неодинаковой степени. Если у красной полевки растет также и доля мигрантов, то у красно-серой она уменьшается. По полученным нами данным, у последнего вида мигранты в июне составляют 100%, но, вероятно, это артефакт, связанный с очень низкой общей численностью вида в это время.

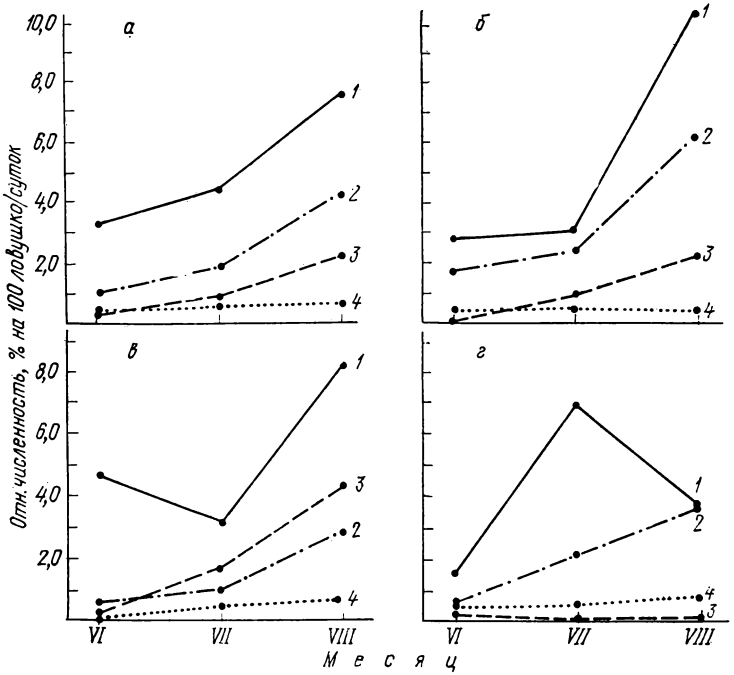
Уменьшение доли мигрантов в конце лета, в период окончания размножения, уже отмечено ранее (Наумов, 1951; Kozakiewicz, 1976) и связано оно с подготовкой популяции к зимовке. Для выяснения изменений в количестве мигрантов у красной полевки необходимо рассмотреть распределение этих двух групп на равных субстратах: в курумах, на перемежающемся субстрате и в лесу (Бердюгин, 1979).

Соотношение оседлых и мигрантов на разных субстратах (Северный Урал, гора Красная) следующее:

Месяц	Курумы	Перемежающийся субстрат	Лес
Красно-серая полевка			
Июнь	0* / 100,0	66,7 / 33,3	0 / 100,0
Июль	37,5 / 62,5	70,6 / 29,4	0 / 100,0
Август	82,6 / 17,4	84,1 / 15,9	0 / 100,0
Красная полевка			
Июнь	39,3 / 60,7	87,5 / 12,5	66,7 / 33,3
Июль	22,6 / 77,4	68,8 / 31,2	70,0 / 30,0
Август	39,8 / 60,2	65,5 / 34,5	5,3 / 94,7

* В числителе — доля оседлых, в знаменателе — мигрантов, %.

Из приведенных выше данных и из рисунка видно, что у красно-серой полевки в течение всего лета наибольшая численность и наибольший процент оседлых сохраняются на перемежающемся субстрате, что означает ее особую приуроченность к переходной зоне между сплошными курумами и лесом. В лесу этот вид постоянно очень малочисленный, а оседлое население практически отсутствует. В курумах в июне оседлые зверьки также не обнаружены, но в последующие месяцы их численность постоянно возрастает, хотя и остается меньше, чем на перемежающемся субстрате. Растет также и доля оседлых, достигая в августе практически той же величины, что и на оптимальном (перемежающемся) субстрате. Ясно, что в данном случае происходит расселение зверьков (связанное с ростом численности в течение лета) из наиболее благоприятной зоны в курумы по тем их участкам, которые пригодны для обитания, о чем свидетельствует более низкая численность (при заселении биотопа с неблагоприятными условиями должен был сохраниться повышенный по сравнению с оптимальным биотопом процент мигрантов). Красная полевка — более эвритопный вид. Она населяет все типы местообитаний, но ее численность на разных субстратах различна (см. рисунок, *б — г*). В течение лета наблюдалось перераспределение населения этого вида по разным биотопам. Мы полагаем, что именно этим обусловлено увеличение в тече-



Динамика относительной численности красной (*1*, *2*) и красно-серой (*3*, *4*) полевок на Североуральском стационаре.

Численность (*1*, *3* — общая, *2*, *4* — мигрантов): *а* — средняя для трех субстратов, *б* — в каменистых россыпях, *в* — на перемежающемся субстрате, *г* — в лесу.

ние лета доли мигрантов в популяции. Все время велика доля мигрантов в россыпях, причем максимальна она в июле, хотя численность популяции увеличивается к этому месяцу незначительно. Довольно резко возрастает процент мигрантов в июле на перемежающемся субстрате. При этом численность населения даже падает. В лесу же процент мигрантов в середине лета несколько снижается, тогда как численность значительно возрастает. В августе в камнях происходит сильное увеличение населения, сопровождаемое уменьшением относительного количества мигрантов. На перемежающемся субстрате численность также заметно возрастает, но доля мигрантов увеличивается незначительно. Наконец в лесу наблюдается резкий спад численности полевок, причем почти все оставшееся население составляют мигранты.

Динамика соотношения оседлых и мигрантов на разных субстратах еще раз подтверждает движение основной массы населения красной полевки в разгар лета в лесные местообитания, а в конце лета — в каменистые. Причем увеличение мигрирую-

щих особей фиксируется в биотопах, из которых происходит выселение полевок. Поскольку стационар на Северном Урале работал только в течение одного сезона, мы не можем сказать всегда ли происходит подобная смена биотопов у красной полевки. Но ясно, что этот механизм пространственной регуляции взаимоотношений популяции со средой также свойствен эвритопному виду, как и другие (расселение из оптимального биотопа в менее пригодные при увеличении численности и т. п.). В заключение отметим, что и для красной полевки экотон (перемежающийся субстрат) является оптимальным, о чем свидетельствует, во-первых, максимальное заселение его при наиболее низкой численности, во-вторых, наиболее низкий процент мигрантов.

Мы рассматривали численность и соотношение мигрантов и оседлых как характеристики группы животных — популяции. Кроме того, на наш взгляд, нужно охарактеризовать эти же величины в территориальном отношении (на площадке мечения). Материалы, необходимые для этого, получены нами при отловах в живоловки меченых животных. На специальных графиках над осью, на которой были отмечены дни работы живоловок, в виде линии или точки изображалось присутствие каждого меченого зверька на россыпи. Для каждого дня подсчитывалось количество оседлых зверьков, мигрантов и их общее количество на россыпи. Затем подсчитывалось среднее ежедневное количество животных той и другой групп и общее за определенный промежуток времени: месяц или специально выделенный период. При подсчете исключались первые два-три дня отлова, так как в это время еще не все оседлые могли быть выявлены, и последние, когда вновь осевшие зверьки могли быть учтены как мигранты. Плотность определялась как количество особей на 100 *м* россыпи. Полученные данные приведены в табл. 2.

Как следует из табл. 2, на Североуральском стационаре общая плотность населения обоих видов в течение лета возрастала, что совпадало с ходом динамики численности популяций. При этом возрастала также плотность оседлых зверьков и их доля в общем населении участка. Это явление вполне объяснимо, так как с увеличением плотности увеличивается напряженность сигнального биологического поля (Наумов, 1973), что препятствует проникновению и более или менее длительной задержке мигрантов на данном участке. Характер изменений этих же показателей у красно-серой полевки на Южном Урале во многом не совпадает с описанным нами, хотя при максимальной плотности оседлых в III периоде максимальна и доля оседлых (табл. 2). Вероятно, в этом случае картина осложнена неблагоприятными условиями лета 1975 г., которые обусловили колебания степени подвижности при прогрессивном уменьшении численности. То, что эффект увеличения доли оседлых в населении данного участка при увеличении плотности оседлых имеет ме-

Таблица 2

Плотность населения и процентное соотношение разных групп полевок на россыпях

Период исследования	Колич. особей на 100 *м* россыпи		
	оседлых	мигрантов	общее
Северный Урал, гора Красная			
Красно-серая полевка			
Июнь	0	0	0
Июль	2,2 (78,6) *	0,6 (21,4)	2,8
Август	3,2 (94,1)	0,2 (5,9)	3,4
Красная полевка			
Июнь	0	0,8 (100,0)	0,8
Июль	1,8 (60,0)	1,2 (40,0)	3,0
Август	5,4 (71,0)	2,2 (29,0)	7,6
Южный Урал, гора Кукшик			
Красно-серая полевка			
I	2,8 (51,8)	2,6 (48,2)	5,4
II	2,8 (40,6)	4,1 (59,4)	6,9
III	5,8 (76,3)	1,8 (23,7)	7,6
IV	1,8 (60,0)	1,2 (40,0)	3,0
Рыжая полевка			
Июль — август	0,9 (66,7)	0,4 (33,0)	1,2

* В скобках — доля группы, %.

Таблица 3

Плотность населения и соотношение оседлых и мигрантов на разных языках россыпей (Южный Урал)

Период	Язык россыпи	Колич. особей на 100 *м* россыпи		
		оседлых	мигрантов	общее
Красно-серая полевка				
II	1	4,0 (49,4) *	4,1 (50,6)	8,1
	2	1,7 (29,3)	4,1 (70,7)	5,8
III	1	7,3 (82,0)	1,6 (18,0)	8,9
	2	4,3 (68,2)	2,0 (31,8)	6,3
IV	1	2,3 (85,2)	0,4 (14,8)	2,7
	2	1,3 (39,4)	2,0 (60,6)	3,3
Рыжая полевка				
II	1	0,1 (50,0)	0,1 (50,0)	0,2
	2	0	0,3 (100,0)	0,3
III	1	0,8 (66,7)	0,4 (33,3)	1,2
	2	3,2 (97,0)	0,1 (3,0)	3,3
IV	1	0,1 (14,3)	0,6 (85,7)	0,7
	2	0,7 (87,5)	0,1 (12,5)	0,8

* В скобках — доля группы, %.

сто и в этом случае, доказывается, кроме указанных показателей в III периоде, также соотношением оседлых и мигрантов на двух языках россыпей, находившихся на площадке мечения, в один и тот же период (т. е. при одинаковых условиях среды). Эти данные приведены в табл. 3. Как видно, у обоих видов во многих случаях доля мигрантов меньше на куруме, на котором выше плотность оседлых. В общем же складывается такое впечатление, что разные участки могут в одно и то же время сильно отличаться по плотности населения полевок. Для подтверждения этого приведем такой факт. На североуральском стационаре площадка мечения включала также два языка россыпей. На одном из них красно-серые полевки в течение всего лета практически отсутствовали. И вообще в нашей работе не встречалось россыпей, заселенных полностью, хотя в некоторых случаях оседлое население могло занимать до 90% территории площадки мечения. Этот показатель весьма изменчив как у разных видов, так и у одного вида в различное время и далеко не однозначно связан с плотностью населения. На Северном Урале в разные месяцы полевки занимают следующую часть территории площадки, %:

	Полевка	
	красная	красно-серая
Июнь	0,0	0,0
Июль	87,5	22,5
Август	89,2	21,7

На Южном Урале заселенная площадь (%) изменялась таким образом:

Период	Полевка	
	красно-серая	рыжая
I	45,2	50,0
II	54,3	0,0
III	75,0	22,6
IV	35,7	7,1

Итак, на Северном Урале после появления на россыпях оседлого населения доля заселенной территории оставалась практически постоянной, независимо от изменения плотности населения. Но у красной полевки уровень заселенности был намного выше, чем у красно-серой.

По-видимому, это связано как с более высокой численностью первого вида, так и с обусловленным его эвритопностью более широким спектром возможностей для поселений. На Южном Урале процент заселенной территории у красно-серой полевки изменяется в соответствии с изменением плотности оседлого населения, а у рыжей — колебания этого показателя носят непоследовательный характер. С точки зрения исследователя разные языки россыпей на площадках мечения практически ничем не

отличались: они располагались рядом друг с другом, были примерно одинаковы по своим размерам и размерам обломочного материала, их окружала одна и та же растительность. Таким образом, здесь мы сталкиваемся с различной «емкостью» внешне сходных участков. Подобные различия в «емкости» ясно указывают на существование еще одного уровня мозаичности среды по сравнению с мозаикой субстратов в изучаемом нами экотоне. О важном значении этого уровня — мозаичности среды с «точки зрения» организмов, живущих в этих условиях,— пишет Венс (Viens, 1976) в своем обзоре, посвященном роли пятнистости среды в жизни экосистем и популяций организмов. Но изучен этот уровень еще незначительно, потому что исследователю трудно встать на такую «точку зрения».

Мигранты составляют как бы резерв популяции, который существенно отличается от ее оседлой части (Наумов, 1951; Никитина, 1970; Kozakiewicz, 1976; Zejda, Pelikan, 1969). Для мигрантов часто характерны повышенный процент самцов, меньшее количество перезимовавших, меньшая степень участия в размножении и т. п. Наши результаты далеко не полностью совпадают с приведенной в литературе схемой (в табл. 4 и 5 даны общие данные за лето). Наиболее стабильны различия в степени участия самок в размножении, особенно прибылых. Среди мигрантов таких самок значительно меньше, что естественно, так как «бродячий» образ жизни не благоприятствует рождению и выкармливанию детенышей. Но по другим показателям наблюдаются отклонения. Так, существенное увеличение доли самцов среди мигрантов по сравнению с оседлыми наблюдается у рыжей полевки. В остальных случаях этот показатель практически одинаков. Только у красной полевки доля перезимовавших животных среди оседлых значительно выше, чем среди мигрантов. У красно-серой и рыжей полевок процент перезимовавших среди мигрантов даже больше, чем среди оседлых, причем у рыжей намного больше. Можно полагать, что эти результаты объясняются в первую очередь опять же особенностями местообитания, на которые уже накладываются погодные условия и видовая специфика изучаемых животных. У красно-серой полевки и на Северном и на Южном Урале половозрастная структура в обеих группах наиболее сходна, причиной чего является строгая локализация этого вида в изучаемом биотопе (экотоне) и повышенная подвижность, выравнивающая различия. Для красной полевки пригодны как каменистые, так и лесные биотопы, причем, как уже говорилось, в течение лета наблюдаются миграции из одних местообитаний в другие, в которых участвует все население. Поэтому соотношение полов у оседлых и мигрантов практически одинаково (участки обитания сменяют и самцы, и самки). В то же время перезимовавшие зверьки, как это обычно бывает, в основном оседлые во всех биотопах, в отличие от прибылых. Для рыжей полевки каменистые место-

Таблица 4

Демографическая характеристика оседлых и мигрантов красно-серой и красной полевок на Северном Урале (по результатам отловов в давилки)

Особи	Самцы/самки	Перезимовавшие/прибылые	Колич. перезимовавших самок с пятнами и эмбрионами	Колич. прибылых самок с пятнами и эмбрионами
	%			
Красно-серая полевка				
Оседлые+мигранты	40,9/59,1	33,3/66,7	100,0	33,3
Оседлые	42,4/57,6	27,5/72,5	100,0	75,9
Мигранты	40,0/60,0	36,7/63,3	83,4	8,3
Красная полевка				
Оседлые+мигранты	65,6/34,4	33,3/66,7	96,4	17,1
Оседлые	64,3/35,7	42,8/58,2	10,0	27,4
Мигранты	67,4/32,6	21,5/78,5	87,5	2,8

Примечание. Соответствующие параметры для оседлых рассчитаны по формуле $a_2 = \frac{a_1 - qa_3}{p}$, где p — доля оседлых, q — мигрантов, a_1 — величина какого-либо показателя для оседлых и мигрантов вместе, a_2 — для оседлых, a_3 — для мигрантов. При расчетах использовались среднелетние значения p и q (для красной полевки $p = 58$, $q = 42\%$; для красно-серой — 37 и 63% соответственно). Рассчитываемая величина, превышающая 100%, принималась за 100%.

обитания не характерны (Бердюгин, 1976а, б, 1979). Здесь поселяются в основном молодые, менее привязанные к определенному биотопу животные, чем, видимо, и объясняется больший процент перезимовавших среди мигрантов.

Важной характеристикой пространственных взаимоотношений полевок в россыпях является количество и направление перемещений (табл. 6, 7). Во всех случаях мигранты перемещаются по одной россыпи значительно меньше, чем оседлые (почти везде различия достоверны). Такие же соотношения сохраняются и в количестве перемещений поперек россыпей. Таким образом, мигранты в пределах одного курума практически не задерживаются. Но у оседлых во всех случаях количество перемещений по россыпи достоверно больше, чем количество переходов на соседние россыпи (для рыжей полевки $t = 2{,}22$, что близко

Таблица 5

Демографическая характеристика оседлых и мигрантов у красно-серой и рыжей полевок на Южном Урале (по результатам отлова в живоловки)

Отношение, %	Оседлые	Мигранты
Красно-серая полевка		
Самцы/самки	61,9/38,1	67,4/32,6
Перезимовавшие/прибылые	19,0/81,0	24,5/75,5
Рыжая полевка		
Самцы/самки	55,6/44,4	75,0/25,0
Перезимовавшие/прибылые	22,2/78,8	40,0/60,0

Таблица 6

Количество перемещений полевок в каменистых россыпях (Северный Урал)

Вид перемещения	Красная полевка	Красно-серая полевка
Оседлые		
Вдоль россыпи	6,0±0,89	3,2±0,73
С одной россыпи на другую	0,7±0,41	0,5±0,33
Поперек россыпи	2,0	0,2
Соотношение перемещений		
вверх и вниз по склону	18/18	13/13
вправо и влево	6/6	2/0
Мигранты		
Вдоль россыпи	0,5±0,15	0,1±0,15
С одной россыпи на другую	0,2±0,04	0,0
Поперек россыпи	0,1	0,1
Соотношение перемещений		
вверх и вниз по склону	5/7	0/1
вправо и влево	1/2	1/0

Примечание. Здесь и в табл. 7 рассчитано на 1 зверька.

Таблица 7

Количество перемещений полевок в каменистых россыпях (Южный Урал)

Вид перемещения	Период				В целом за лето	
	I	II	III	IV		
	Красно-серая полевка					Рыжая полевка
Оседлые						
Вдоль россыпи	1,1	1,5±0,14	2,9±0,6	2,8±1,07	2,1	1,8±0,40
С одной россыпи на другую	—	0,2±0,17	0,1±0,06	0,0	0,1	0,8±0,21
Поперек россыпи	1,4	—	—	—	—	2,3
Соотношение перемещений						
вверх и вниз по склону	5/3	9/II	24/22	6/5	44/41	7/10
вправо и влево	6/4	—	—	—	—	4/3
Мигранты						
Вдоль россыпи	0,3	0,5±0,11	0,9±0,24	0,5±0,17	0,6	0,05±0,05
С одной россыпи на другую	—	0,02±0,02	0,0	0,0	0,01	0,05±0,05
Поперек россыпи	0,3	—	—	—	—	0,0
Соотношение перемещений						
вверх и вниз по склону	2/4	5/9	13/10	4/3	24/26	1/0
вправо и влево	4/2	—	—	—	—	0/0

Таблица 8

Среднее время оседлости ($\bar{t}$), величина индивидуальных участков ($\bar{L}$), средняя длина перемещений оседлых ($\bar{l}_{ос}$) и мигрантов ($\bar{l}_{мигр}$) на Северном и Южном Урале

Полевка	Период наблюдений	$\bar{L}$	$\bar{l}_{ос}$	$\bar{l}_{мигр}$	$\bar{t}$, дней
		м			
Северный Урал					
Красная	Июнь—август	35,8±3,8	10,0±1,2	15,0±3,2	14,7±1,5
Красно-серая	То же	23,1±4,7	7,8±1,6	7,5	8,9±1,2
Южный Урал					
Красно-серая	I	15,7±3,0	5,2±1,1	9,1±1,9	6,0±0,5
	II	23,1±2,6	5,8±1,4	13,6±2,5	9,5±2,2
	III	25,9±3,1	10,1±1,3	13,6±3,0	10,6±1,7
	IV	17,5±6,3	5,5±1,6	10,8±2,4	10,8±1,9
Рыжая	Июнь—август	24,4±3,4	5,2±1,4	7,5	9,2±1,4

к достоверности). Немногочисленность таких переходов позволяет думать, что они являются разведочными выходами за пределы индивидуального участка (Шилов, 1977; Burt, 1943), о которых упоминалось нами в связи с перемещениями, зафиксированными при мечении красителем. Приведенные факты, на наш взгляд, доказывают, с одной стороны, приуроченность оседлого (в меньшей степени — кочующего населения к каменистым субстратам, с другой — наличие дифференциации индивидуального участка на жилую территорию и территорию, предназначенную для иных целей (кормовую?). У мигрантов количество перемещений на россыпях также больше, чем переходов на соседнюю россыпь, но различия достоверны только у красно-серой полевки на Южном Урале. По-видимому, это свидетельствует, во-первых, о тенденции животных любого вида перемещаться вдоль полос субстрата (или, может быть, вдоль границ разделения субстратов), во-вторых, еще раз подчеркивает особую приуроченность красно-серой полевки к каменистым субстратам. В тех случаях, когда имеется многочисленный материал, четко видно, что при перемещениях вдоль россыпи оседлые и мигранты всех видов с одинаковой частотой движутся как вверх, так и вниз. То же самое можно сказать о передвижениях поперек россыпей. Таким образом, преимущественных направлений в этих двух типах перемещений не наблюдается.

Характер биотопа (субстрата) влияет и на длину перемещений полевок (табл. 8).

Как следует из табл. 8, оседлые по сравнению с мигрантами всегда перемещаются на меньшие расстояния (выпадают только случаи, когда зафиксированы единичные перемещения, при-

веденные в табл. 8 без ошибок), что и следовало ожидать, исходя из образа жизни зверьков каждой группы. Довольно значительны колебания этого показателя в течение лета (на примере красно-серой полевки на Южном Урале). Тем не менее, сравнивая наши результаты с данными других авторов, можно отметить, что в большинстве случаев обитатели россыпей передвигаются на меньшие расстояния, чем полевки из других районов и биотопов. Так, в сводке Н. А. Никитиной (1971) расстояние, на которое перемещались красные и рыжие полевки по индивидуальному участку, доходило до 50—100 *м*, а красно-серые — 18—27 *м*. По другой работе (Никитина, 1961), средние величины пробежек у первых двух из этих видов изменялись от 18,7 до 45,3 *м*. По данным В. А. Аристовой (1970), та же величина у красной и рыжей полевок колебалась от 12,5 до 50 *м*. Но есть также данные Холишовой и Зейды, Пеликана о перемещениях рыжей полевки, близкие по величине к нашим: 10,6 *м* (Holišova, 1974) и 10,3 м (Zejda, Pelikan, 1969). Последние авторы, работая в ином типе леса, получили существенно отличную величину — 24,8 *м* (все приведенные значения усреднены нами).

Несмотря на видовые и временные различия в размерах индивидуальных участков (например, индивидуальные участки красных полевок больше, чем красно-серых, см. табл. 8), можно отметить, что они меньше, чем участки этих же видов из других районов. В россыпях они имеют примерно следующую площадь (перерасчет на ширину россыпи), $м^2$:

Полевка	
Красная	360
Красно-серая, Северный Урал	230
То же, Южный Урал	
I период	160
II период	230
III период	260
IV период	175
Рыжая	240

В обзоре Н. А. Никитиной (1972), посвященном индивидуальным участкам грызунов фауны СССР, приводятся данные о том, что этот показатель у красной полевки колеблется от 0,05 до 6,8 *га*, у красно-серой — от 0,01 до 4,5 *га*, у рыжей — от 0,008 до 2,2 *га*. И эти эффекты как в отношении индивидуальных участков, так и длины перемещений — результат специфики субстрата местообитания и его мозаичного распределения. Подобное же уменьшение размеров индивидуальных участков в мозаичной среде — на альпийских лугах на Кавказе — отмечал у кустарниковой полевки М. А. Тарасов (1977).

Представляет интерес изменение размеров индивидуальных участков красно-серых полевок на Южном Урале в течение лета. До III периода они увеличиваются, а в IV — снова умень-

шаются. По-видимому, и эта характеристика достигает своего максимума не при уменьшении численности (Окулова и др., 1971), но при оптимальной плотности популяции в данных условиях среды, т. е. в нашем случае в момент стабилизации населения в III периоде.

Невелико и среднее время обитания полевок на индивидуальном участке в россыпях (см. табл. 8). Дольше всех на одном месте держатся красные полевки. Известно, что обычно оседлые животные не покидают своей территории в течение всей жизни, наблюдается только постепенное смещение участков (Никитина, 1970, и др.). Для мышевидных грызунов эти сроки колеблются от нескольких недель до нескольких месяцев. Тем не менее, почти всегда встречаются животные (обычно их немного), переселяющиеся в течение жизни хотя бы один раз на довольно далекие расстояния. Но на мозаичном субстрате с обедненной растительностью эта смена носит регулярный и массовый характер, что и проявляется в коротком времени оседлости. О более или менее регулярных перемещениях грызунов в мозаичных ландшафтах упоминает в своей работе Н. А. Никитина (1970).

Заключение

Каменистые россыпи на Урале, проникая в лесную зону, создают мозаичные по своему субстрату (камни, почва) местообитания с обедненным растительным покровом, но с большим количеством полостей, пригодных в качестве нор и убежищ. Подобная специфика обусловливает ряд особенностей в пространственной структуре популяций грызунов, населяющих этот биотоп (экотон): 1) повышенную подвижность грызунов, которая проявляется в увеличении количества мигрирующих животных, уменьшении времени оседлости и более частой смене индивидуальных участков; 2) довольно строгую локализацию зверьков (особенно оседлых) на языках россыпей; 3) уменьшенные размеры индивидуальных участков.

Ряд фактов показывает существование, наряду с субстратной мозаичностью, мозаичности более мелкого масштаба, проявляющейся в пятнистом распределении грызунов на однородных субстратах.

ЛИТЕРАТУРА

Аристова В. А. Особенности использования территории красной полевкой в лесах южной части Кировской области.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 151—159.

Бердюгин К. И. К фауне грызунов каменистых россыпей Урала.— В кн.: Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976 а, с. 32—35.

Бердюгин К. И. О населении грызунов каменистых россыпей Южного Урала.— В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976 б, с. 57—58.

Бердюгин К. И. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Ура-

ла.— В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 64—77.

Карулин Б. Е., Шилов И. А., Никитина Н. А. и др. Суточная активность и использование территории рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) зимой по наблюдениям за зверьками, мечеными радиоактивным кобальтом.— Зоол. ж., 1973, т. 52, № 5, с. 743—750.

Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Никитина Н. А. и др. Изучение активности, подвижности и суточного участка обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) путем мечения зверьков радиоактивным кобальтом.— Зоол. ж., 1974 а, т. 53, № 7, с. 1070—1078.

Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Хляп Л. А. и др. Некоторые итоги и дальнейшие перспективы применения радиоактивных изотопов для изучения мелких млекопитающих — носителей инфекций. Териология, т. 2, Новосибирск: Наука, 1974 б, с. 218—226.

Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1951, вып. 4, с. 3—21.

Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных.— Ж. общ. биологии, 1973, т. 34, № 6, с. 808—817.

Никитина Н. А. Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР.— Бюлл. МОИП, Отд. биол., 1961, т. 66, № 2, с. 15—25.

Никитина Н. А. О методике изучения индивидуальных участков у грызунов с помощью живоловок.— Зоол. ж., 1965, т. 44, № 4, с. 598—605.

Никитина Н. А. О постоянстве использования территории грызунами.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 110—133.

Никитина Н. А. Итоги изучения перемещений грызунов фауны СССР.— Зоол. ж., 1971, т. 50, № 3, с. 408—421.

Никитина Н. А. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР.— Зоол. ж., 1972, т. 51, № 1, с. 119—126.

Никитина Н. А., Карулин Б. Е., Литвин В. Ю. и др. О размерах суточной территории и вероятном характере строения индивидуальных участков у некоторых видов грызунов.— Зоол. ж., 1977, т. 56, № 12, с. 1880—1889.

Окулова Н. М., Аристова В. А., Кошкина Т. В. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов в тайге Западной Сибири.— Зоол. ж., 1971, т. 50, № 6, с. 908—915.

Смирнов Е. Н. Подвижность и смертность мышевидных грызунов в лесах среднего Сихотэ-Алиня.— Зоол. ж., 1972, т. 51, № 5, с. 704—714.

Тарасов М. А. Индивидуальные участки малоазийской кустарниковой полевки в горных биоценозах Тебердинского заповедника.— Экология, 1977, № 2.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 263 с.

Burt W. H. Territoriality and home range consepts as applied to mammals.— J. Mammal, 1943, vol. 24, N 3, p. 346—352.

Hayne D. W. Two methods for estimating population from trapping records.— Ibid, 1949, vol. 30, N 4, p. 399—411.

Holišova V. Movements of Clethrionomys glareolus and Apodemus flavicollis in a mixed forest.— Zool. listy, 1974, vol. 23, N 4, p. 303—320.

Kozakiewicz M. Migratory tendencies in population of bank voles and description of migrants.— Acta theriol., 1976, vol. 21, N 24—31, p. 321—338.

Pelikan J., Holišova V. Movements and home ranges of *Arvicola terrestris* on a brook.— Zool. listy, 1969, vol. 18, N 3, p. 207—224.

Sanderson S. C. The study of mammal movements — review.— J. Wildlife Manag., 1966, vol. 30, N 1, p. 215—235.

Viens J. A. Population responses to patchy environments.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1976, vol. 7, p. 81—120.

Zejda J. Movements and individual home ranges in a population of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) on a pond.— Zool. listy, 1972, vol. 21, N 2, p. 97—113.

Zejda J., Pelikan J. Movements and home ranges of some rodents in sowland forest.— Zool. listy., 1969, vol. 18, N 2, p. 143—162.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА · 1980

Р. А. СЕМЕНОВ, А. В. СУДЬБИН

ДИНАМИКА РАЗМНОЖЕНИЯ, СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ И ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Введение

Регуляции численности мышевидных грызунов посвящено много работ как в СССР, так и за рубежом. Долгое время предметом дискуссии был механизм регуляции. Одни авторы отстаивали ведущую роль внутрипопуляционных механизмов, другие — факторов внешней среды. В настоящее время господствует точка зрения, которой придерживаемся и мы, отводящая внутрипопуляционным механизмам роль регулирующих, а внешним воздействиям — лимитирующих или стимулирующих факторов (Башенина, 1977; Шилов, 1977). Однако и сейчас появляются работы, в которых говорится о «регулирующей роли хищников» (Goszczyński, 1976), делаются попытки объяснения динамики численности без учета внутрипопуляционных регуляторных механизмов (Волков, Ершов, 1978). В связи с этим нам представляется важной любая работа, рассматривающая самые разнообразные характеристики популяций на фоне разного уровня численности.

Настоящая статья представляет собой попытку такого анализа петрофильной популяции красно-серой полевки близ северной границы ее ареала.

Материал и методика

В основу работы положен материал, собранный на Полярном Урале в районе горного массива Рай-Из. В 1969—1970 гг. учеты мышевидных грызунов проводились с мая по сентябрь. В 1977 г. было проведено три учета: с 25 мая по 7 июня, с 1 по 13 августа и с 30 августа по 7 сентября.

Учетные линии по 25; 50 и 100 ловушек со стандартной приманкой выставлялись на двое суток. Затем рассчитывалась попадаемость зверьков на 100 ловушко-суток. Для суждения о струк-

туре популяции и характере размножения пойманные полевки обрабатывались по стандартным зоологическим методикам. Возраст определялся по развитию корней зубов (Тупикова, 1950; Кошкина, 1955) с учетом веса и длины тела. Для изучения физиологического состояния популяции был использован метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Исследовались вес сердца, печени, почки и надпочечника. Для сравнения подбирались группы зверьков, отловленных в сходной фенологической обстановке, относящихся к одной возрастной группе и имеющих сопоставимые размеры.

Все данные были подвергнуты статистической обработке. Всего отработано более 6000 ловушко-суток и исследовано 550 красно-серых полевок.

Результаты исследования

Обитание красно-серой полевки на Полярном Урале приурочено к верхней границе леса и подгольцовому поясу. Наиболее высокая численность ее отмечалась нами на зарастающих ольшаником, рябиной или ерником участках осыпных склонов, на гарях и в россыпях камней среди леса. В лесу (без каменистых участков) и в голых осыпях этот вид встречался весьма редко. Горную тундру красно-серая полевка избегает.

Динамика численности весьма плавная (Большаков, 1967; Семенов, 1975). Действительно, численность этого вида изменяется максимально в четыре-шесть раз, в то время как популяции других субарктических видов испытывают более чем двадцатикратные колебания. В 1977 г. численность исследуемого вида была достоверно выше (t=6,45, табл. 1). Весной попадаемость красно-серых полевок различалась незначительно, однако скорость нарастания численности в 1977 г. была много выше (рис. 1).

Красно-серые полевки обладают рядом особенностей биологии размножения по сравнению с другими субарктическими видами. Для этого вида характерны более позднее начало размножения, более короткий его период и меньшая плодовитость (Большаков, 1966, 1967; Кошкина, 1957; Ревин, 1968; Семенов, 1975).

Размножение начинается в конце мая — начале июня. В 1970 г. первые беременные самки, у которых по едва заметным плодным вздутиям и набухших рогах матки была определена начальная стадия беременности, были отловлены 5 июня. В 1977 г. первая беременная самка была поймана 29 мая, причем эмбрионы находились на поздних стадиях развития, а 12 июня была добыта самка со свежими плацентарными пятнами. Последняя беременная самка в 1969 г. была отловлена 11 августа, а в 1977 г.— 1 августа. Из этого можно заключить, что в 1977 г.

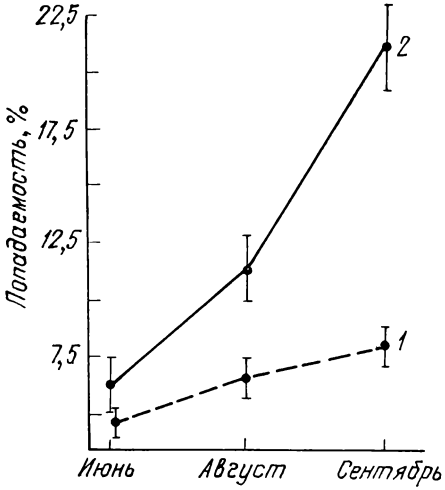


Рис. 1. Рост численности популяции красно-серой полевки в 1969—1970 (*1*) и 1977 (*2*) гг.

размножение красно-серых полевок началось и окончилось примерно на две недели раньше, чем в 1969—1970 гг.

Средняя плодовитость красно-серых полевок в 1977 г. была несколько ниже (см. табл. 1), однако эти различия находятся на нижнем пороге достоверности ($n=15$—20, $t=1{,}8$). Соответствуют данным о плодовитости и данные о резорбциях эмбрионов. В 1969—1970 гг. был отмечен только один случай резорбции, в то время как в 1977 г. шесть из 19 беременных самок (31%) имели выраженные следы резорбции.

С июля месяца в ловушки начинали регулярно попадаться молодые особи. Зверьки переходили к самостоятельному образу жизни примерно через 15 дней после рождения, а достигнув веса 19 *г*, могли включаться в размножение. Размножались зверьки преимущественно раннелетних пометов, их доля в общей массе молодых животных закономерно падала к осени. Между 1970 и 1977 гг. были обнаружены достовер-

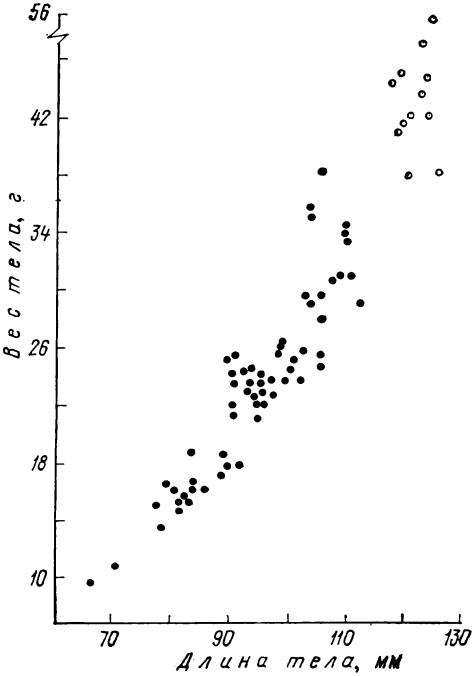


Рис. 2. Возрастная структура популяции самок красно-серой полевки в августе.

1 — перезимовавшие особи, *2* — молодые.

Таблица 1

Основные экологические характеристики популяции в 1969—1970 и 1977 гг.

Показатель	1969—1970 гг. $M \pm m$	1977 г. $M \pm m$	t
Относительная численность, % . . .	6,21±0,45	12,77±0,91	6,45
Плодовитость (колич. эмбрионов на самку)	6,6±0,4	5,7±0,3	1,8
Доля размножающихся прибылых самок, %	19,1±4,1	7,9±3,4	2,17

ные различия по участию молодняка в размножении (см. табл. 1).

Общий ход размножения определяет возрастную структуру популяции. Весной популяция представлена только перезимовавшими особями с 40—50%-ной стертостью коренных зубов, однако попадаются и единичные особи с 64—87%-ной стертостью. Можно предположить, что эти зверьки зимовали дважды и достигли двухлетнего возраста, но скорее всего они — представители первых пометов прошлого года рождения.

С появлением молодняка возрастная структура усложняется. В августе 1969 г. можно было выделить четыре возрастных группы: перезимовавшие особи, легко отличимые по развитым корням зубов, и молодняк первой (весом более 25 *г*), второй (весом от 20 до 25 *г*) и третьей (весом от 15 до 20 *г*) генераций; между всеми группами наблюдался хорошо выраженный хиатус (рис. 2). Первую и вторую генерации составляли сеголетки первого и второго пометов перезимовавших самок, а третью — третьего помета перезимовавших самок и потомство первой генерации. Аналогичная картина наблюдалась и в августе 1977 г. В сентябре молодняк удалось разбить только на две группы: хорошо выделились лишь зверьки третьей генерации.

Таблица 2

Сравнение возрастной структуры популяции в августе 1969—1970 и 1977 гг.

Показатель	Генерация III	Генерация II—I	Перезимовавшие
1969—1970 гг.			
n	37	103	20
$M \pm m$, %	23,13±3,33	64,38±3,79	12,5±2,61
1977 г.			
n	5	40	11
$M \pm m$, %	8,93±3,81	71,43±6,09	19,64±5,31
t	2,81	0,99	1,21

Таблица 4

Некоторые морфофизиологические показатели молодых полевок в 1969 и 1977 гг.

Пол	Август			Сентябрь		
	n	*M*±*m*	*t*	*n*	*M*±*m*	*t*
			Вес тела, *г*			
Самцы	59*/24	25,3±0,3 / 24,1±0.4	2,4	51/29	27,8±0,6 / 25,7±0,5	2,69
Самки	29/16	24,1±0,5 / 24,3±0,7	0,86	45/42	26,6±0,4 / 25,8±0,5	1,09
			Индекс печени, ‰			
Самцы	57/22	56,81±0,95 / 54,05±2,20	1,15	48/29	53,68±1,04 / 59,12±1,62	2,83
Самки	28/15	55,55±1,18 / 66,53±3,44	3,02	42/42	54,86±1,49 / 59,11±1,43	2,05
			Индекс почки, ‰			
Самцы	56/24	7,86±0,12 / 7,17±0,15	3,74	46/29	7,53±0,17 / 7,22±0,18	1,24
Самки	25/16	7,75±0,25 / 7,51±0,26	0,66	44/42	7,73±0,21 / 7,06±0,15	2,58

* В числителе — показатели 1969, в знаменателе — 1977 гг.

Таблица 5

Относительный вес надпочечника в 1969—1970 и 1977 гг.

Пол	Июнь			Август			Сентябрь		
	n	*M*±*m*	*t*	*n*	*M*±*m*	*t*	*n*	*M*±*m*	*t*
Самцы зимовавшие	49*/14	0,130±0,005 / 0,158±0,013	2,01	7/4	0,150±0,009 / 0,126±0,011	1,71	4/3	0,233±0,018 / 0,181±0,049	0,84
Самки зимовавшие	22/14	0,417±0,036 / 0,363±0,036	1,02	12/6	0,292±0,016 / 0,282±0,023	0,35	16/3	0,257±0,015 / 0,251±0,023	0,22
Самцы прибылые	—	—	—	57/24	0,190±0,008 / 0,171±0,009	1,58	50/29	0,160±0,006 / 0,178±0,006	2,12
Самки прибылые	—	—	—	28/16	0,210±0,010 / 0,187±0,016	1,21	45/42	0,170±0,005 / 0,167±0,009	0,3

* В числителе — 1969—1970 гг., в знаменателе — 1977 г.

За последние два десятилетия опубликовано много работ, в которых описывается влияние повышения плотности популяции (отражением которой и является относительная численность) на размножение (Kalela, 1957; Кошкина, 1957, 1966, 1967; Бойкова, 1974, Максимов и др., 1976, и др.). Это влияние выражается прежде всего в уменьшении степени участия в размножении молодняка, увеличении частоты резорбции эмбрионов и, следовательно, снижении плодовитости, в сокращении сроков окончания размножения.

Наши данные полностью подтверждают эти положения и вполне однозначно указывают на наличие у красно-серой полевки весьма совершенной системы внутрипопуляционной регуляции. Легко понять, почему эта система необходима этому виду. Неконтролируемый рост популяции этого весьма жестко стенотопного (петрофильного) вида, хорошо защищенного от действия элиминирующих факторов внешней среды свойствами каменистых россыпей, привел бы к быстрому истощению кормовых ресурсов, и популяция оказалась бы на грани исчезновения.

Подтверждают наличие популяционной регуляции и наши данные по хронографической изменчивости морфофизиологических показателей. Отмеченное в июне для перезимовавших, а в сентябре для прибылых самцов увеличение относительного веса надпочечника положительно коррелирует с численностью. Факты, свидетельствующие о повышении адренокортикальной активности при возрастании численности популяции, отмечались многими авторами (Christian, 1950, 1955; Christin, Davis, 1966; Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1972, 1977). Вместе с тем в августе нами было отмечено обратное соотношение численности и веса надпочечника.

Как же объяснить такое противоречие? Мы уже отмечали, что популяция красно-серой полевки в 1977 г. ответила на повышение численности весьма резким сокращением интенсивности размножения. Учитывая, что указанная положительная корреляция относительного веса надпочечника с численностью наиболее достоверно отмечалась в годы резких пиков и депрессий (Christian, Davis, 1966), мы можем предположить, что ни 1969—1970, ни 1977 гг. не были экстремальными, и увеличение индекса надпочечника, обусловленное повышенной адренокортикальной активностью, в 1977 г. было замаскировано более интенсивным продуцированием половых гормонов надпочечника (Новалес и др., 1978) в 1969—1970 гг. Различия же между весенней пробой 1977 г. и майской пробой 1970 г. объясняются скорее всего более ранним началом размножения в 1977 г.

Уменьшение в 1977 г. относительного веса почки молодых зверьков также, очевидно, связано с численностью и свидетельствует о замедленном развитии молодняка в этом году (Шварц, 1962; Маринина, 1966).

Таблица 4

Некоторые морфофизиологические показатели молодых полевок в 1969 и 1977 гг.

Пол	Август			Сентябрь		
	n	*M±m*	*t*	*n*	*M±m*	*t*
			Вес тела, *г*			
Самцы	59*/24	25,3±0,3 / 24,1±0,4	2,4	51/29	27,8±0,6 / 25,7±0,5	2,69
Самки	29/16	24,1±0,5 / 24,3±0,7	0,86	45/42	26,6±0,4 / 25,8±0,5	1,09
			Индекс печени, ‰			
Самцы	57/22	56,81±0,95 / 54,05±2,20	1,15	48/29	53,68±1,04 / 59,12±1,62	2,83
Самки	28/15	55,55±1,18 / 66,53±3,44	3,02	42/42	54,86±1,49 / 59,11±1,43	2,05
			Индекс почки, ‰			
Самцы	56/24	7,86±0,12 / 7,17±0,15	3,74	46/29	7,53±0,17 / 7,22±0,18	1,24
Самки	25/16	7,75±0,25 / 7,51±0,26	0,66	44/42	7,73±0,21 / 7,06±0,15	2,58

* В числителе — показатели 1969, в знаменателе — 1977 гг.

Таблица 5

Относительный вес надпочечника в 1969—1970 и 1977 гг.

Пол	Июнь			Август			Сентябрь		
	n	*M±m*	*t*	*n*	*M±m*	*t*	*n*	*M±m*	*t*
Самцы зимовавшие	49*/14	0,130±0,005 / 0,158±0,013	2,01	7/4	0,150±0,009 / 0,126±0,011	1,71	4/3	0,233±0,018 / 0,181±0,049	0,84
Самки зимовавшие	22/14	0,417±0,036 / 0,363±0,036	1,02	12/6	0,292±0,016 / 0,282±0,023	0,35	16/3	0,257±0,015 / 0,251±0,023	0,22
Самцы прибылые	—	—	—	57/24	0,190±0,008 / 0,171±0,009	1,58	50/29	0,160±0,006 / 0,178±0,006	2,12
Самки прибылые	—	—	—	28/16	0,210±0,010 / 0,187±0,016	1,21	45/42	0,170±0,005 / 0,167±0,009	0,3

* В числителе — 1969—1970 гг., в знаменателе — 1977 г.

За последние два десятилетия опубликовано много работ, в которых описывается влияние повышения плотности популяции (отражением которой и является относительная численность) на размножение (Kalela, 1957; Кошкина, 1957, 1966, 1967; Бойкова, 1974, Максимов и др., 1976, и др.). Это влияние выражается прежде всего в уменьшении степени участия в размножении молодняка, увеличении частоты резорбции эмбрионов и, следовательно, снижении плодовитости, в сокращении сроков окончания размножения.

Наши данные полностью подтверждают эти положения и вполне однозначно указывают на наличие у красно-серой полевки весьма совершенной системы внутрипопуляционной регуляции. Легко понять, почему эта система необходима этому виду. Неконтролируемый рост популяции этого весьма жестко стенотопного (петрофильного) вида, хорошо защищенного от действия элиминирующих факторов внешней среды свойствами каменистых россыпей, привел бы к быстрому истощению кормовых ресурсов, и популяция оказалась бы на грани исчезновения.

Подтверждают наличие популяционной регуляции и наши данные по хронографической изменчивости морфофизиологических показателей. Отмеченное в июне для перезимовавших, а в сентябре для прибылых самцов увеличение относительного веса надпочечника положительно коррелирует с численностью. Факты, свидетельствующие о повышении адренокортикальной активности при возрастании численности популяции, отмечались многими авторами (Christian, 1950, 1955; Christin, Davis, 1966; Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1972, 1977). Вместе с тем в августе нами было отмечено обратное соотношение численности и веса надпочечника.

Как же объяснить такое противоречие? Мы уже отмечали, что популяция красно-серой полевки в 1977 г. ответила на повышение численности весьма резким сокращением интенсивности размножения. Учитывая, что указанная положительная корреляция относительного веса надпочечника с численностью наиболее достоверно отмечалась в годы резких пиков и депрессий (Christian, Davis, 1966), мы можем предположить, что ни 1969—1970, ни 1977 гг. не были экстремальными, и увеличение индекса надпочечника, обусловленное повышенной адренокортикальной активностью, в 1977 г. было замаскировано более интенсивным продуцированием половых гормонов надпочечника (Новалес и др., 1978) в 1969—1970 гг. Различия же между весенней пробой 1977 г. и майской пробой 1970 г. объясняются скорее всего более ранним началом размножения в 1977 г.

Уменьшение в 1977 г. относительного веса почки молодых зверьков также, очевидно, связано с численностью и свидетельствует о замедленном развитии молодняка в этом году (Шварц, 1962; Маринина, 1966).

Такое замедление развития в годы высокой численности отмечали Т. В. Кошкина (1967), Роджерс и Бюшам (Rogers, Beauchamp, 1976) и др. Интересна также отрицательная корреляция веса тела животных с численностью. Некоторые литературные данные совпадают с нашими результатами, в то время как другие отмечают прямо противоположный процесс. Например, для красной полевки (Кошкина, 1967) и желтогорлой мыши (Егоров, Желтухин, 1976) описана аналогичная отрицательная корреляция, а для темной полевки (Бойкова, 1974) и лесной мыши (Егоров, Желтухин, 1976) — положительная. Логичного объяснения такого противоречия у нас нет. Очевидно, это явление нуждается в дальнейшем исследовании.

Что же касается относительного веса печени молодых зверьков, то наблюдаемые различия скорее всего кажущиеся, обусловленные изменениями веса тела. Можно, однако, предположить и влияние более благоприятных пищевых условий 1977 г.

Стабильность морфофизиологических показателей перезимовавших полевок подтверждает вывод о высоких защитных свойствах и стабильности условий каменистых россыпей, как специфического местообитания, а также еще раз подтверждает совершенство системы популяционной регуляции.

В целом наши результаты, а также данные Ф. И. Бойковой (1974) противоречат теоретическому положению о том, что вблизи границы ареала внутренние регуляторные механизмы популяции перестают действовать и уступают место элиминирующим факторам внешней среды (Haldane, 1956). Роль этих факторов в динамике численности грызунов, в особенности в суровых условиях Субарктики, конечно же огромна (Ивантер, 1976). Но все сказанное нами вполне определенно указывает на наличие у субарктических популяций механизмов, регулирующих размножение, проявление которых, однако, зависит в той или иной степени от условий среды (Башенина, 1977).

Выводы

1. На основании данных по численности, размножению и изменчивости морфофизиологических показателей (индексов почки и надпочечника) можно утверждать, что красно-серая полевка на Полярном Урале имеет весьма совершенную систему регуляции размножения в зависимости от плотности популяции. Эта система, а также освоение биотопов с высокими защитными свойствами позволяет этому виду и в условиях Субарктики сохранить стабильную численность.

2. Увеличение численности популяции приводит к изменению возрастной структуры путем снижения участия прибылых зверьков в размножении и сокращении доли третьей генерации.

3. Основные морфофизиологические показатели перезимо-

вавших полевок (индексы сердца, печени и почки) высоко стабильны, что подтверждает вывод о высоких защитных свойствах каменистых россыпей (Семенов, 1975) и стабильности условий в них, а также о правомерности использования данных, собранных в различные годы, для исследования межпопуляционной изменчивости морфофизиологических показателей.

4. Относительный вес надпочечника обнаруживает положительную корреляцию плотностью, которую, однако, может замаскировать связь этого показателя с интенсивностью размножения.

5. Наши данные показывают ограниченность выводов Холдэйна (Haldane, 1956) о замещении регуляторных механизмов элиминирующими факторами среды на границах ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 308 с.

Бойкова Ф. И. Некоторые экологические особенности темной полевки в пойме р. Нижней Оби и на Полярном Урале.— В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974, ч. 2.

Большаков В. Н. Некоторые особенности размножения красно-серой полевки Южного Урала в природных и экспериментальных условиях.— В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1966, вып. 51, с. 61—67.

Большаков В. Н. Структура и динамика популяций красно-серой полевки в каменистых россыпях Южного Урала.— В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: Изд-во МОИП, 1967.

Волков В. И., Ершов Н. Е. Корреляционный прогноз численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) в Приамурье.— Зоол. ж.. 1978, т. 57, № 4, с. 587—596.

Дэвис Д. Е., Кристиан Дж. Дж. Регуляция популяций у млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии. М., 1977, с. 46—54.

Егоров Ю. Е., Желтухин А. С. Хронографическая изменчивость двух видов мышей рода *Apodemus* Kaup, 1829.— В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края, вып. 4. Казань, 1976, с. 56—65.

Ивантер Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности млекопитающих таежного Северо-Запада СССР.— В кн.: Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976, с. 95—112.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 3.

Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в Северной тайге.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МОИП, 1957.

Кошкина Т. В. О периодических изменениях численности полевок (на примере Кольского полуострова).— Бюлл. МОИП, Отд. биол., 1966, т. 71, № 3, с. 14—23.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 8. М.: Изд-во МОИП, 1967.

Максимов А. А., Барбаш Л. А., Леонов Ю. А., Сергеев В. Е. Ход размножения и плодовитость водяной крысы в годы вспышек.— Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, 1976, вып. 26, с. 51—54.

Маринина Л. С. Предвесенние изменения морфофизиологического состояния популяции рыжих полевок.— В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1966, с. 123—127.

Новалес Р., Гилберт Л., Браун Ф. Эндокринные механизмы.— В кн.: Сравнительная физиология животных. М., 1978.

Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья.— В кн.: Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968.

Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1975.

Тупикова Н. В. Методы определения возраста грызунов в целях изучения возрастного состава их популяций.— В кн.: II экологическая конференция. Тезисы докладов, ч. 2. Киев, 1950.

Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1962, вып. 29, с. 45—53.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов в условиях лесостепного Зауралья, вып. 8. Грызуны Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1957. 59 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с.

Шилов И. А. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутрипопуляционных отношений у мелких грызунов.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1972, т. 77, № 3.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 182 с.

Christian J. J. The adreno — pituitary system and population cycles in mammals.— J. Mammal., 1950, vol. 31, N 3.

Christian J. J. Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in populations of fixed size.— Amer. J. Physiol., 1955, vol. 182, N 2.

Christian J. J., Davis D. E. Adrenal glands in female voles (*Microtus pennsilvanicus*) as related to reproduction and population size.— J. Mammal., 1966, vol. 47, N 1.

Goszczyński J. Regulacja liczebności nornika zwyczajnego — *Microtus arvalis* (Pall.) przez zespól drapieżnych ptaków i ssaków.— Wiad. ekol., 1976, vol. 22, N 3, p. 255—264.

Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection.— Proc. Roy. Soc., Lond., 1956, vol. 145, p. 306—308.

Kalela O. Regulation of reproduction rate in Subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* Sund.— Suomalias tiedeakat, teimituks, ser. A, IV, Biologica, 34, Helsinki, 1957.

Rogers J. G., Beauchamp G. K. Influence of stimul from population of *Peromyscus leucopus* on maturation of young.— J. Mammal., 1976, vol. 57, N 2, p. 320—330.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

О. Ф. САДЫКОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS* ИРЕМЕЛЬСКОГО ГОРНОГО МАССИВА

Лесные полевки рода *Clethrionomys* — одна из доминирующих групп мелких млекопитающих лесных ценозов Южного Урала. Литературные сведения по биологии и экологии лесных полевок Южного Урала касаются преимущественно типичных для региона лесостепных районов (Большаков, Васильев, 1975; Кириков, 1952; Павлинин, Шварц, 1953; Шварц, Павлинин, 1960) либо низкогорных районов (Дукельская, 1928; Снигиревская, 1947; Семенов, 1975). В то же время население лесных полевок наиболее высоких гор Южного Урала, природные условия которых резко отличаются от природных условий большей части территории Южного Урала, изучены недостаточно (Большаков, 1970, 1972).

Исходя из предположения В. Н. Большакова (1972) о принципиальной возможности популяционной дифференциации широкораспространенных видов мелких млекопитающих в условиях высотной поясности и учитывая большое теоретическое и практическое значение получения конкретных сведений по адаптациям животных, мы предприняли попытку рассмотреть популяционные особенности трех видов лесных полевок, совместно населяющих вторую по высоте вершину Южного Урала — Иремельский горный массив.

Как известно, физико-климатические и рельефные условия Иремельского массива обусловили формирование и сохранение на его территории специфического природного комплекса, составными частями которого являются нетипичные для Южного Урала фитоценозы первичной бореальной тайги и горной тундры (Горчаковский, 1975). Равнинные аналоги этих ценозов находятся лишь на Северном и Полярном Урале. Таким образом, природные условия, существующие на северных границах ареалов лесных полевок, оказались в значительной степени смещенными далеко на юг. Это позволяет провести интересное сопоставление экологической изменчивости (Башенина, 1977) лесных полевок, обитающих на горе Иремель с хорошо изученной

на Урале географической изменчивостью этих видов (Большаков, Шварц, 1962; Большаков, 1965, 1972; Семенов, 1975). Кроме того, изучение экологических показателей дифференциации природных популяций на разных участках ареалов широко распространенных видов, а также популяций, занимающих специфические биотопы, представляется актуальным в свете теории С. С. Шварца об экологических механизмах эволюционного процесса (Шварц, 1969).

Учитывая сложность изучения природных объектов популяционного ранга, мы рассматриваем настоящую работу лишь как начальный этап, позволяющий дополнить и конкретизировать имеющиеся знания биологических особенностей горных популяций лесных полевок Урала.

Материал и методика

С 26 мая по 24 сентября 1978 г. проведено изучение населения мелких млекопитающих верхних поясов гор Большой и Малый Иремель (отметки 1584 и 1449 *м*, Белорецкий р-н Башкирской АССР). Для отлова мелких млекопитающих мы использовали давилки, живоловки и ловчие конуса. В интервале высот от 850 до 1580 *м* на площади 25 *км*^{2} было отработано давилками 22,5 тыс. ловушко-суток, конусами — 2000 конусо-суток и живоловками — 1000 ловушко-суток. Отловлено свыше 800 особей мелких млекопитающих, в том числе красных полевок *Cl. rutilus* — 255, рыжих полевок *Cl. glareolus* — 127, красно-серых полевок *Cl. rufocanus* — 101. Этот материал и положен в основу данной работы [1].

При отловах давилками из-за постоянных дождей мы были вынуждены применять вместо хлеба кусочки поролона, пропитанные подсолнечным маслом. Также мы использовали прикормочные линии со стандартной приманкой и предварительно тщательно обследовали облавливаемую территорию для обнаружения следов жизнедеятельности мелких млекопитающих. Это вызвано крайне неравномерным распределением экологической плотности населения всех видов при глубокой депрессии их численности на горе Иремель в весенне-летний период 1978 г. Нами было выставлено 204 учетных линии по 25 давилок в каждой. Время экспозиции каждой линии составляло не менее четырех суток.

Таким образом, на всех этих линиях было учтено количество животных, отловленных в первые 100 ловушко-суток, отработанных данной линией.

---

[1] Собранный коллекционный материал — шкурки и черепа — хранится в зоологическом музее Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

При обработке добытых зверьков мы исходили из требований метода морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

Возрастные группы выделяли по степени развитости корней зубов (Тупикова и др., 1970).

Краткая характеристика исследованных местообитаний

В районе наших работ на горе Иремель четко выражено три высотных пояса: горно-тундровой (1300—1580 *м*), подгольцовый (1100—1300 *м*) и горно-лесной (850—1100 *м*), классификация которых дана по П. Л. Горчаковскому (1975). Последний пояс в районе работ был представлен единственным подпоясом верхней тайги (Барангулова, Мукатанов, 1975; Горчаковский, 1975).

В условиях избыточного увлажнения весны и лета 1978 г. мелкие млекопитающие сосредоточились на дренируемых участках склонов, и потому во всех высотных поясах заняли каменистые местообитания. Все пологие участки склонов, имевшие развитый слой почвы и растительности, оказались заболоченными. Из-за этого в течение лета оставались незаселенными значительные пространства голубично-ретидиевой и осоково-ретидиевой тундры в горно-тундровом поясе, все типы лугов и мелколесий в интервале высот 1100—1300 *м* и большая часть территории пихто-еловой тайги на высотах 850—1100 *м*.

Четкая приуроченность летних местообитаний лесных полевок к каменистым стациям, отличавшимся только по этапам сукцессионных смен, позволила нам изучить их размещение и численность на значительной территории, а все разнообразие занятых полевками местообитаний ограничить четырьмя основными типами, порядковые номера которых будут сохраняться в ходе дальнейшего изложения. Дадим краткую характеристику выделенным типам местообитаний.

I тип — местообитания, приуроченные к шиханам и крупноблочным грядам камней. Их отличает слабое развитие дерновинно-злаковой растительности и преобладание первичных лабильных растительных сообществ, основными компонентами которых являются накипные лишайники и мхи. Не менее 50% поверхности литоморфного субстрата таких местообитаний полностью оголено. Местообитания I типа отмечены во всех высотных поясах.

II тип — каменистые местообитания в редких древостоях и мелколесьях с субстратом из более измельченного обломочного материала. Поверхность камней в таких местообитаниях покрыта тонким слоем дерна и моховой растительности, оголенные камни встречаются редко. Такие местообитания отсутствуют только в горно-тундровом поясе.

III тип — местообитания в литоморфных пихто-ельниках-зеленомошниках. Поверхность каменистого субстрата полностью

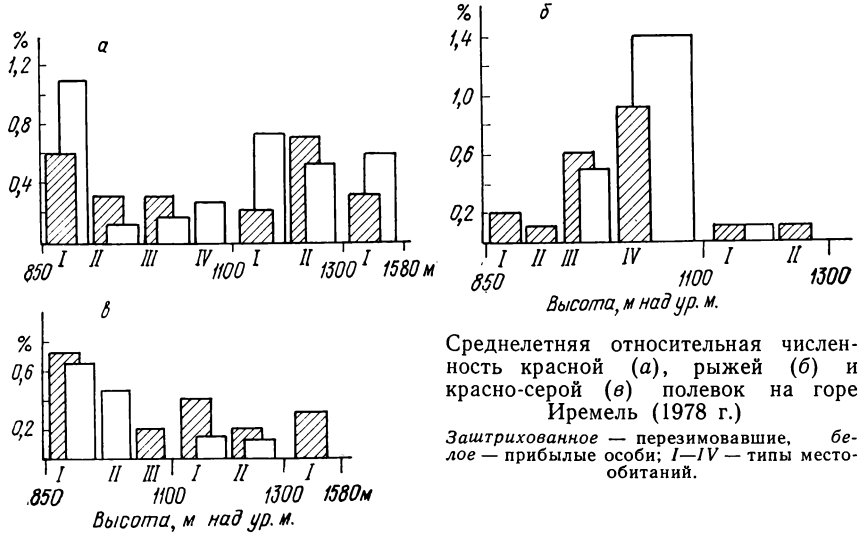
покрыта либо горной дерново-подзолистой почвой, либо серо-бурой почвой. Выходы камней встречаются редко. Условия для роющей деятельности полевок благоприятны только в сухие годы.

IV тип — местообитания на вырубках, обрамляющих северный и западный макросклоны Иремельского массива, пяти- и четырехлетней давности. Верхняя граница вырубок проходит на высоте 850—900 *м*. Растительность представлена зарослями малины, березовым, осиновым и рябиновым подростом. Вырубки захламлены поваленными стволами, кучами веток, пнями и заболочены в понижениях. Условия существования на вырубках значительно отличаются от всех остальных местообитаний.

Следует отметить, что только местообитания IV типа имеют большую протяженность. Местообитания трех других типов пространственно разобщены и представляют собой небольшие по площади элементы экологической мозаики склонов.

Особенности территориального распределения и относительная численность

На рисунке приводятся наши данные по распределению и относительной численности лесных полевок в разных типах местообитаний верхних поясов горы Иремель. Прежде всего эти данные однозначно свидетельствуют о глубокой депрессии численности всех видов. Отметим и нехарактерное для гор Южного Урала доминирование красной полевки в каменистых местообитаниях всех высотных поясов, поскольку в других частях этого



Среднелетняя относительная численность красной (*а*), рыжей (*б*) и красно-серой (*в*) полевок на горе Иремель (1978 г.)

Заштрихованное — перезимовавшие, *белое* — прибылые особи; *I—IV* — типы местообитаний.

региона доминирующим видом в россыпях была красно-серая полевка, а субдоминантом — рыжая (Большаков, 1967, 1972; Бердюгин, 1976).

Низкая численность перезимовавших особей всех видов, на наш взгляд, обусловлена пагубным влиянием притертой ледяной корки, образовавшейся в начале зимы 1977—1978 гг. на склонах гор этой части Южного Урала (Садыков, 1978). Кроме того, неблагоприятное воздействие на немногочисленных переживших зиму и приступивших к размножению животных оказали обильные снегопады, имевшие место в третьей декаде мая. Толщина свежевыпавшего снега составила 50—70 *см* и его бурное таяние вызвало затопление большей части свежих нор полевок в тех стациях, которые впоследствии так и не были заселены.

К началу июня лесные полевки сохранились лишь в немногих стациях резервации. Размножение полевок в этих стациях в течение лета не сопровождалось выселением из них сколько-нибудь заметного числа сеголеток. Следовательно, в популяциях сохранилось зимнее распределение экологической плотности населения. Из-за значительной пространственной дисперсии естественных убежищ, в которых наблюдалась конгрегация особей всех половозрастных групп, в популяциях сохранялся мозаичный тип пространственной структуры. Только по косвенным признакам мы можем предполагать, что установленный нами мозаичный тип поселений лесных полевок в верхних высотных поясах в более благоприятные годы заменяется обычным для летних стадий диффузным типом поселений.

Отмеченное сходство пространственной структуры поселений трех видов лесных полевок не исключает существенных различий в территориальном распределении. Доминирующий вид — красная полевка — отмечен во всех типах местообитаний (см. рисунок, *а*), причем перезимовавшие особи этого вида отсутствовали только на вырубках. Совсем не было на вырубках красно-серых полевок, имевших распределение, сходное с таковым у красной полевки, хотя перезимовавшие особи красно-серой полевки не заселяли местообитания II типа в горно-лесном поясе и повсюду концентрировались в местообитаниях I типа (см. рисунок, *в*).

В поясе подгольцового мелколесья перезимовавшие особи красной и красно-серой полевок совместно заселяли местообитания I и II типа, причем в местообитаниях I типа большую численность имела красно-серая полевка, а в местообитаниях II типа — красная. В горно-тундровом поясе численность перезимовавших особей этих видов была равной.

Прибылые особи красной полевки отмечены нами во всех типах местообитаний. В местообитаниях I типа во всех поясах их среднелетняя численность превышала численность перезимовавших особей (см. рисунок, *а*).

У красно-серой полевки прибылые особи повсюду количественно уступали перезимовавшим особям, а в горно-тундровом поясе полностью отсутствовали. Столь необычная возрастная структура населения красно-серой полевки на высотах свыше 1100 *м* в 1978 г. позволяет предположить, что к началу репродуктивного периода 1979 г. размножение этого вида в верхних поясах будет возможно только при наличии в них мигрантов из горно-лесного пояса.

Иное распределение по высотным поясам и разным типам местообитаний имела рыжая полевка (см. рисунок, *б*). Этот вид не обнаружен в горно-тундровом поясе, был крайне малочисленным в поясе подгольцового мелколесья и преимущественно заселял местообитания IV типа в горно-лесном поясе. Численность сеголеток на вырубках значительно превышала численность перезимовавших особей. Следовательно, можно считать местообитания на вырубках оптимальными для данного вида. В местообитаниях III типа рыжая полевка отмечена на осветленных участках, где среди растительности преобладали широколиственные породы деревьев и их травянистые «попутчики». Во всех случаях местообитания рыжей полевки были топографически связаны с лесовозными дорогами, просеками, конными и пешеходными тропами. Таким образом, в верхних поясах горы Иремель рыжая полевка занимает участки склонов, подвергнутые заметному антропогенному воздействию, что отличает этот вид от красной и красно-серой полевок, заселяющих преимущественно коренные местообитания. Интересно отметить, что сходное размещение по высотным поясам и биотопам зафиксировано В. В. Турьевой (1977) у лесных полевок на западном макросклоне Полярного Урала, а также К. И. Бердюгиным (Бердюгин и др., 1977) на Северном Урале.

Размножение

Литературные данные о размножении лесных полевок в пределах Уральского региона (Большаков, 1972) свидетельствуют об увеличении выводков и уменьшении числа генераций в направлении с юга на север. В то же время в литературе нет однозначных данных о тенденциях изменения этих показателей по мере продвижения полевок в горы.

Наши данные по числу эмбрионов у лесных полевок в различных высотных поясах и местообитаниях горы Иремель приведены в табл. 1. По этим данным, среднее число эмбрионов у красных полевок горы Иремель в 1978 г. несколько превышает этот показатель, приводимый В. Н. Большаковым (1972) для красных полевок в горах Южного Урала, и соответствует числу эмбрионов у красных полевок европейского севера (Башенина, 1977). Возможно, это объясняется влиянием повышенной влажности, способствующей увеличению числа эмбрионов у этого

Таблица 1

Среднее число эмбрионов у лесных полевок в различных высотных поясах горы Иремель (июнь — август 1978 г.)

Пояс	Перезимовавшие	Сеголетки
Красная полевка		
Горно-тундровой	6,8±0,3 (10)*	6,4±0,3 (7)
Подгольцового мелколесья	6,5±0,2 (11)	5,9±0,4 (8)
Горно-лесной	6,5±0,4 (6)	7,2±0,5 (7)
Красно-серая полевка		
Горно-тундровой	7,5 (2)	
Подгольцового мелколесья	6,5±0,3 (16)	6,7±0,9 (3)
Горно-лесной	6,0±0,3 (18)	5,0±0,3 (10)
Рыжая полевка		
Горно-лесной, местообитания		
I типа	7,4±0,7 (5)	
III типа	5,7±0,2 (10)	5,5±0,5 (2)
IV типа	5,8±0,2 (9)	6,0±0,4 (12)

* Здесь и в других таблицах в скобках указана величина выборки.

вида (Максимов и др., 1978). Локальные различия по числу эмбрионов у красной полевки имели место только среди прибылых самок в горно-лесном поясе, где в местообитаниях I типа среднее число эмбрионов на самку было существенно больше, чем в местообитаниях III типа ($t=2{,}22$). Самки-сеголетки I генерации красной полевки размножались в горно-лесном поясе и поясе подгольцового мелколесья, где они составляли соответственно 70 и 58% от числа всех отловленных самок этой возрастной группы. К середине сентября большая часть из них принесла лишь по одному выводку. Перезимовавшие самки красной полевки принесли за лето по два выводка. В итоге потенциальные репродуктивные возможности не были реализованы, и численность вида осталась на низком уровне.

Величина выводка у красно-серых полевок на горе Иремель в 1978 г. (см. табл. 1) приблизительно соответствовала этому показателю у красно-серых полевок с Полярного Урала (Семенов, 1974). В поясе подгольцового мелколесья и горно-тундровом поясе у этого вида прослеживается заметное увеличение среднего числа эмбрионов на самку, превышающего величину выводков у красно-серых полевок из других районов Южного Урала (Большаков, 1966, 1972; Садыков, 1976). Как и у красной полевки, перезимовавшие особи красно-серой полевки в течение лета принесли по два выводка, и малочисленные размножающиеся сеголетки — по одному выводку, причем активное участие

самок I генерации в размножении наблюдалось только на высоте менее 1000 *м*.

Размножение рыжей полевки на горе Иремель протекало в основном в пределах горно-лесного пояса (см. рисунок, *б* и табл. 1). Наши данные по числу эмбрионов на самку у этого вида существенно не отличаются от литературных (Большаков, 1972; Максимов и др., 1978). На вырубках и в лесных местообитаниях III типа число эмбрионов у самок всех возрастных групп было сходным. Однако в то время как на вырубках все отловленные в июле — августе самки-сеголетки I генерации были беременными или имели плацентарные пятна, в местообитаниях III типа только пятая часть всех отловленных самок этой возрастной группы имела признаки участия в размножении. У перезимовавших самок рыжей полевки в местообитаниях I типа среднее число эмбрионов превышало этот показатель у полевок из расположенных на этой же высоте местообитаний III типа, а размножения сеголеток в этих местообитаниях не наблюдалось. В итоге заметное увеличение численности населения рыжей полевки наблюдалось только на вырубках.

Изменчивость морфологических и морфофизиологических признаков лесных полевок Иремельского массива

Наши сведения по пространственно-демографической структуре, численности и размножению лесных полевок на горе Иремель, полученные в условиях неблагоприятного сочетания экологических факторов, не могут разрешить вопрос о дифференциации населения высокогорий Южного Урала, хотя они и подтверждают наличие объективных предпосылок к такой дифференциации. Более определенно оценить вероятную биологическую специфику населения лесных полевок верхних поясов Иремельского массива возможно с помощью метода морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Изученность изменчивости признаков — индикаторов биологической специфики популяций лесных полевок на Урале (Большаков, Шварц, 1962; Большаков, 1965; Семенов, 1975) — позволяет нам провести сравнение морфологических и морфофизиологических признаков полевок горы Иремель и других географических точек Урала и установить степень различий между ними.

Наши данные по ряду морфологических признаков лесных полевок горы Иремель приведены в табл. 2. Поскольку условием применения метода морфофизиологических индикаторов является тщательность подбора материала для сравнения, мы приводим данные лишь по перезимовавшим особям в возрасте 11—12 *мес*, чья сезонная и годовая изменчивость наименее выражены (Башенина, 1977; Пястолова, 1971).

Таблица 2

Морфологические показатели перезимовавших красно-серых, рыжих и красных полевок на горе Иремель (июль—август 1978 г.)

Показатель	Красно-серая полевка		Рыжая полевка		Красная полевка	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Длина, *мм*						
тела	125,6±1,0 (31)	121,1±0,9 (29)	104,4±1,0 (22)	103,1±1,3 (24)	107,7±0,6 (51)	106,2±1,1 (28)
хвоста	39,0±0,6 (30)	42,3±0,7 (29)	49,8±0,7 (22)	51,9±0,6 (24)	42,1±0,4 (51)	43,0±0,7 (28)
ступни	19,5±0,1 (32)	19,1±0,1 (29)	16,6±0,2 (22)	17,1±0,2 (22)	17,6±0,1 (49)	17,7±0,1 (30)
Высота уха, *мм*	17,0±0,2 (30)	16,7±0,2 (26)	13,6±0,2 (22)	13,8±0,2 (22)	14,7±0,1 (48)	15,0±0,2 (29)
Общая длина черепа, *мм*	28,0±0,1 (28)	27,6±0,1 (20)	23,7±0,2 (12)	23,7±0,2 (12)	24,6±0,1 (44)	24,2±0,1 (30)
Ширина межглазничного промежутка, *мм*	3,84+0,031 (30)	3,70±0,026 (26)	3,84±0,04 (30)	3,79±0,04 (17)	3,86±0,02 (47)	3,88±0,03 (30)
Длина зубного ряда, *мм*	6,51+0,037 (32)	6,50±0,050 (28)	4,98±0,05 (19)	5,02±0,14 (18)	4,66±0,03 (47)	4,77±0,04 (31)
Относительная длина, %						
хвоста	31,4+0,5 (30)	35,1±0,6 (29)	47,8±0,7 (22)	50,5±0,7 (24)	39,7±0,5 (51)	40,4±0,6 (28)
ступни	15,2+0,2 (32)	15,9±0,2 (29)	16,0±0,3 (22)	16,3±0,3 (22)	16,4±0,1 (49)	16,5±0,2 (31)
Относительная высота уха, %	13,6+0,2 (30)	13,4±0,2 (26)	13,1±0,2 (22)	13,4±0,2 (22)	13,4±0,1 (48)	14,1±0,2 (30)
Относительная длина черепа, %	22,3+0,2 (28)	22,8±0,2 (20)	23,4±0,5 (12)	23,6±0,2 (12)	22,8±0,2 (39)	22,7±0,2 (25)
Относительная ширина межглазничного промежутка, %	13,6+0,1 (27)	13,4±0,1 (19)	16,2±0,3 (12)	16,1±0,2 (12)	15,7±0,1 (44)	16,1±0,1 (30)
Относительная длина, %						
зубного ряда	23,2+0,2 (28)	23,7±0,21 (20)	20,9±0,2 (12)	21,1±0,3 (12)	19,0±0,1 (44)	19,8±0,2 (31)
лицевой части черепа	58,0+0,2 (25)	58,1+0,2 (20)	56,3+0,3 (12)	57,5+0,4 (12)	55,3+0,1 (39)	56,4+0,2 (30)

В табл. 2 приведены морфологические показатели красно-серых полевок, отловленных на горе Иремель в интервале высот 900—1440 *м*. Прежде всего отметим морфологические различия полов. Самцы этого вида имеют бóльшую длину тела ($t=2{,}486$), длину ступни ($t=2{,}836$), длину черепа ($t=2{,}836$), ширину межглазничного промежутка ($t=3{,}465$) и более короткий хвост ($t=3{,}579$). Показатели относительной длины хвоста, ступни и черепа у самцов намного меньше, чем у самок. В целом, по 8 из 14 показателей между самцами и самками наблюдаются статистически достоверные различия при уровне значимости 0,01 и 0,02. Учитывая мнение авторов метода морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), различия полов по этим признакам можно объяснить как разной скоростью роста самцов и самок, так и разной температурной реакцией, свидетельствующей о специфике терморегуляции полов. Показатели относительной длины черепа, относительной ширины межглазничного промежутка, относительной длины зубного ряда и лицевой части черепа свидетельствуют о том, что скорость роста самцов была больше, чем самок.

Из сравнения иремельских красно-серых полевок и полевок из других районов ареала вида на Урале (Семенов, 1975) видно, что по показателям абсолютной и относительной длины хвоста, длины ступни и черепа эти полевки достоверно превосходят всех остальных, а по длине тела примерно равны красно-серым полевкам с горы Денежкин Камень (Северный Урал). Интересно отметить, что красно-серые полевки, отловленные на горе Иремель, отличаются от полевок с хр. Кукшик, расположенного 60 *км* севернее (отметка 836 *м*), и близки к полевкам этого вида из отдаленных северных точек ареала.

В табл. 2 приведены морфологические показатели рыжих полевок Иремельского массива. Различия между самцами и самками у этого вида менее значительны, чем у красно-серой полевки. Они достоверно различаются по относительной длине хвоста ($t=2{,}727$) и по относительной длине лицевой части черепа ($t=2{,}474$), по абсолютным размерам хвоста и ступни различия достоверны только при уровне значимости 0,05. Представляет интерес сравнение наших данных с литературными.

Сравнивая данные табл. 2 с морфологическими показателями взрослых рыжих полевок из различных районов Урала (Большаков, Шварц, 1962), отметим следующие проявления морфологической специфики рыжих полевок Иремельского массива:

1. По длине тела, хвоста и уха полевки нашей выборки превосходят рыжих полевок из других точек Южного Урала и приблизительно равны полевкам с горы Денежкин Камень.

2. Абсолютная и относительная длина черепа и зубного ряда иремельских рыжих полевок достоверно меньше, чем где-либо на Урале, что является свидетельством их самой большой ско-

рости роста (признак, характерный для самых северных популяций вида).

3. Относительная длина хвоста у рыжих полевок на горе Иремель достоверно больше при тенденции увеличения этого показателя к северу.

Сравнение морфологических показателей самцов и самок красной полевки (см. табл. 2) обнаруживает различия по относительной длине хвоста, уха, лицевой части черепа, зубного ряда и межглазничного промежутка. Как и у двух предыдущих видов, самцы красной полевки росли несколько быстрее самок.

По сравнению с красными полевками из других районов Урала (Большаков, Шварц, 1962) иремельские красные полевки были гораздо крупнее, имели самый длинный хвост, крупную ступню, высокое ухо и крупный череп. Относительная длина хвоста и уха у них достоверно превышала эти показатели у полевок из самых северных популяций вида на Урале, а показатель относительной длины черепа у них был минимальный и достоверно меньше этого показателя у красных полевок из южной тундры. До сих пор наибольшая скорость роста была зафиксирована именно у крайне северных популяций (Шварц и др., 1968), что является важнейшим проявлением специфики населения северной границы ареала. В условиях высокогорья скорость роста красных полевок оказалась даже большей. Таким образом, популяция красной полевки на горе Иремель резко отличается от всей лесостепной группы популяций этого вида на Южном Урале (Большаков, Шварц, 1962), и особи этой популяции имеют все основные черты «северного» морфотипа.

Морфологические особенности лесных полевок верхних поясов Иремельского горного массива, выработавшиеся под влиянием суровых условий высокогорного мезоклимата, позволяют говорить о совпадении адаптивных морфологических перестроек у этих видов при продвижении в горы и на север.

Поскольку преадаптированные к длительному существованию при низких температурах окружающей среды особи из северных и высокогорных районов ареала проходят ранние этапы постнатального развития при высоких летних температурах, увеличение относительной длины хвоста у них вполне закономерно (Шварц и др., 1968), причем на Южном Урале это проявляется особенно отчетливо. Отличие иремельских полевок от полевок из других точек Южного Урала, определяемое, в первую очередь, их высокой скоростью роста, свидетельствует в пользу предположения В. Н. Большакова (1972) о специфической популяционной дифференциации населения верхних поясов при отсутствии их изоляции от сопредельных территорий.

Некоторые морфофизиологические показатели перезимовав-

ших самцов лесных полевок верхних поясов горы Иремель (июнь — август 1978 г.) следующие:

Красная полевка

Вес тела, *г*	28,2±0,4 (49)
Индекс, %	
сердца	6,34±0,29 (49)
почки	7,29±0,34 (48)
печени	62.45±2,77 (48)

Красно-серая полевка

Вес тела, *г*	43,0±0,9 (31)
Индекс, %	
сердца	4,56±0,12 (27)
почки	7,32±0,15 (27)
печени	60,40±1,90 (27)

Рыжая полевка

Вес тела, *г*	24,4±1,2 (22)
Индекс, %	
сердца	5,94±0,13 (22)
почки	6,95±0,20 (22)
печени	63,59±1,60 (22)

Вес тела красной полевки на Урале имеет тенденцию увеличения от более южных популяций к более северным (Большаков, Шварц, 1962). Достоверно больший вес тела у красных полевок на горе Иремель, имеющих очень крупные линейные размеры, представляется нам вполне закономерными (Ханин, Дорфман, 1978). Красно-серые полевки, отловленные на горе Иремель, также имели самый большой вес тела, хотя прямых доказательств увеличения веса тела по мере продвижения к северу и в горы у этого вида не было (Семенов, 1975). У рыжей полевки выявлена противоположная тенденция изменения веса тела (Большаков, Шварц, 1962): на севере ареала значение этого показателя заметно снижалось. По нашим данным, несмотря на то, что линейные размеры рыжих полевок на горе Иремель были очень крупные, вес тела — меньше, чем где-либо на Южном Урале; несколько уступали по весу тела рыжим полевкам с горы Денежкин Камень (Северный Урал). Таким образом, если во всей лесостепной зоне красные полевки были мельче рыжих, то на горе Иремель отмечалась противоположная картина: соотношение веса и размеров этих видов тут было такое же, как на самом севере их совместного ареала.

Индекс сердца красных и красно-серых полевок оказался довольно низким: у красно-серой — на горе Иремель этот индекс был меньше, чем где-либо на Урале (Семенов, 1975), у красной — незначительно превышал этот показатель для полевок из Оренбургской области (Большаков, 1965). Только у рыжей полевки индекс сердца следовал установленной закономерности увеличения по мере продвижения в горы (Большаков,

1965). Правда, увеличение его оказалось меньше ожидаемого, поскольку на горе Кукшик уже на высоте 800 *м* он возрастал до 6,1 (Большаков, 1965).

Индекс почки красной и рыжей полевок на горе Иремель был близок к этому показателю у полевок с горы Денежкин Камень, но сильно уступал этому показателю у особей из более северных популяций. Индекс почки красно-серой полевки, наоборот, соответствовал этому показателю у полевок с горы Красный Камень (Большаков, 1965; Семенов, 1975).

Индекс печени красных полевок горы Иремель несколько превосходил этот показатель у красных полевок на Полярном Урале, но был меньше, чем в других (более южных) точках ареала (Большаков, 1965). У иремельских рыжих полевок индекс печени был самый низкий на Южном Урале и недостаточно превышал таковой у рыжих полевок с горы Денежкин Камень. Аналогичная картина складывалась в отношении индекса печени красно-серых полевок с горы Иремель, но его отличие от индекса полевок из северных популяций было близко к достоверному.

Низкие индексы внутренних органов иремельских полевок свидетельствуют об отсутствии у них сколько-нибудь значительной интенсификации метаболизма, морфофизиологических следствий продолжительного воздействия холода и периодических нагрузок (Башенина, 1969, 1977; Шварц и др., 1968). К сожалению, большая годовая, сезонная и индивидуальная изменчивости индексов внутренних органов не позволяют использовать эти признаки — индикаторы состояния популяций — для решения вопроса об их специализации на основе материала, полученного за один полевой сезон.

Рассматривая экстерьерные и интерьерные показатели иремельских полевок в целом, мы не оценивали «вклад» различных территориальных группировок в специфическую изменчивость этих признаков во всей выборке. Достаточный материал для приблизительной оценки вероятной локальной биотопической изменчивости (Большаков, 1972) получен нами только в отношении населения красной полевки (табл. 3).

Сравнение самцов и самок красной полевки из одних и тех же местообитаний показывает, что статистически значимые различия между ними отсутствовали только в местообитаниях III типа. В других случаях половые различия были значительны, что и заставило нас сравнивать самцов и самок отдельно.

Как следует из табл. 3, и самцы, и самки, отловленные в поясе подгольцового мелколесья и горно-тундровом поясе в интервале высот 1100—1400 *м*, имели достоверно большие размеры тела по сравнению с особями из горно-лесного пояса. Относительная длина черепа у полевок на высотах свыше 1100 *м* была достоверно меньше, чем всюду, и, следовательно, они обладали исключительно высокой скоростью роста. Менее значи-

Таблица 3

Морфологические показатели перезимовавших самцов и самок красной полевки в различных местообитаниях горы Иремель (июнь—август 1978 г.)

Показатель	Высота более 1100 *м* (I—II)	Высота 850—1000 *м*, типы		
		I	II	III
Самцы				
Длина, *мм*				
тела	112,4±1,3 (8)	106,3±1,4 (10)	107,4±0,9 (17)	106,5±1,1 (16)
хвоста	42,4±1,0 (8)	42,1±1,1 (10)	41,9±0,6 (17)	42,3±0,7 (16)
ступни	17,38±0,18 (8)	17,30±0,21 (10)	17,93±0,18 (15)	17,56±0,21 (16)
Высота уха, *мм*	14,9±0,3 (7)	14,3±0,4 (10)	14,8±0,2 (15)	14,7±0,2 (16)
Общая длина черепа, *мм*	24,8±0,2 (7)	24,4±0,1 (7)	24,6±0,1 (16)	24,6±0,1 (14)
Ширина межглазничного промежутка, *мм*	3,98±0,08 (8)	3,80±0,02 (9)	3,86±0,04 (16)	3,84±0,03 (14)
Относительная длина, %				
хвоста	37,9±1,2 (8)	40,2±1,0 (10)	39,0±0,6 (17)	39,9±1,2 (16)
ступни	15,47+0,09 (8)	16,39+0,26 (10)	16,75+0,18 (15)	16,52+0,26 (16)
Относительная высота уха, %	13,15±0,20 (7)	12,08±0,43 (10)	13,82±0,13 (14)	13,80±0,16 (16)
Относительная длина черепа, %	21,6±0,6 (6)	23,4±0,6 (6)	22,8±0,2 (15)	23,0±0,3 (12)
Относительная ширина межглазничного промежутка, %	15,92±0,33 (7)	15,59±0,10 (7)	15,69±0,18 (16)	15,63±0,13 (14)

Показатель	Высота более 1100 *м* (I—II)	Высота 850—1000 *м*, типы		
		I	II	III
Самки				
Длина, *мм*				
тела	112,0±1,7 (10)	104,8±1,8 (6)	—	102,0±2,1 (12)
хвоста	44,2±1,0 (10)	42,5±1,1 (6)	—	42,2±1,6 (12)
ступни	18,00±0,12 (12)	17,3±0,21 (6)	—	17,5±0,15 (12)
Высота уха, *мм*	15,2±0,2 (12)	15,2±0,5 (6)	—	14,6±0,2 (11)
Общая длина черепа, *мм*	24,6±0,15 (9)	23,3±0,45 (6)	—	24,2±0,20 (12)
Ширина межглазничного промежутка, *мм*	3,83±0,04 (12)	3,98±0,04 (6)	—	3,88±0,07 (12)
Относительная длина, %				
хвоста	39,6±1,0 (10)	40,7±0,7 (6)	—	40,9±1,2 (12)
ступни	16,09±0,2 (10)	16,03±0,53 (6)	—	16,82±0,37 (12)
Относительная высота уха, %	13,67±0,24 (10)	14,81±0,42 (6)	—	14,12±0,37 (11)
Относительная длина черепа, %	22,1±0,25 (9)	23,3±0,2 (6)	—	22,9±0,3 (10)
Относительная ширина межглазничного промежутка, %	15,59+0,18 (9)	17,8+0,24 (6)	—	16,11+0,30 (11)

тельной биотопической изменчивости подвержено большинство других экстерьерных показателей, индивидуальная изменчивость которых при малых выборках делает различия по ним статистически недостоверными.

Поскольку особи с высот свыше 1100 *м* составили в нашей выборке самцов менее 16%, а в выборке самок менее 40%, у нас есть достаточно оснований считать, что специфический морфотип иремельских красных полевок (см. табл. 2) в основном определялся экстерьерными показателями особей, отловленных на высоте 850—1000 *м*. Таким образом, уже на этих абсолютных высотах существуют экологические предпосылки популяционной дифференциации населения лесных полевок и, по-видимому, других представителей фауны мелких млекопитающих Южного Урала.

Низкая численность всех видов в 1978 г. не позволила нам более полно изучить экологические особенности лесных полевок в верхних поясах Иремельского горного массива. Тем не менее, установленные факты их биологической специфики — весомое подтверждение популяционной дифференциации населения мелких млекопитающих единственных в стране высокогорий, где при отсутствии типично горных форм (Бобринский, 1960) их экологическую нишу занимают специализированные популяции широко распространенных видов.

В дальнейшем представляется необходимым уточнить границы высотной стратификации всех видов мелких млекопитающих, населяющих верхние пояса наиболее высоких гор Южного Урала, а также рассмотреть вопрос о систематическом статусе красных полевок южноуральского высокогорья.

ЛИТЕРАТУРА

Барангулова Н. М., Мукатанов А. Х. Черноземы горных районов Башкирской АССР. М.: Наука, 1975. 89 с.

Башенина Н. В. Адаптивные особенности интерьерных показателей мелких грызунов.— Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та, 1969. т. 79, с. 75—117.

Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 319 с.

Бердюгин К. И. К фауне грызунов каменистых россыпей Урала.— В кн.: Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976, с. 32—35.

Бердюгин К. И., Садыков О. Ф., Кривинюк М. М., Севостьянова Т. Д. К биотопическому распределению грызунов каменистых россыпей Северного Урала.— В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1977, с. 53.

Бобринский Н. А. Животный мир и природа СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 415 с.

Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок.— В кн.: Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1965, с. 53—61.

Большаков В. Н. Некоторые особенности биологии размножения красно-серых полевок Южного Урала по наблюдениям в природных и экспериментальных условиях.— В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчи-

вости позвоночных животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1966, с. 61—65.

Большаков В. Н. Структура и динамика популяций красно-серой полевки в каменистых россыпях хребтов Южного Урала.— В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 118—120.

Большаков В. Н. Особенности динамики численности мелких млекопитающих в различных высотных поясах гор Южного и Северного Урала.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970, с. 32—33.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 166 с.

Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1962, с. 29—44.

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, с. 3—31.

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

Дукельская Н. М. Опыт обзора фауны млекопитающих Государственного Ильменского заповедника.— Труды по изучению заповедников. М., 1928, вып. 10, с. 3—29.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 399 с.

Максимов А. А., Глотов И. Н., Ердаков Л. Н. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 230 с.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Мышевидные грызуны Урала. Свердловск. кн. изд-во, 1953. 117 с.

Пястолова О. А. Полевка-экономка.— В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971, т. 1, с. 127—149.

Садыков О. Ф. К изучению популяций лесных полевок в каменистых россыпях хребта Сулея на Южном Урале.— В кн.: Видовой состав и экология животных Башкирии. Уфа, 1976, с. 150—157.

Садыков О. Ф. О зимних стациях переживания мышевидных грызунов в горах Южного Урала.— В кн.: Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978, с. 8—9.

Семенов Р. А. Размножение и структура популяций красно-серой полевки.— Экология, 1974, № 1, с. 62—67.

Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале. Автореф. канд. дисс. Нижний Тагил, 1975. 20 с.

Снигиревская Е. М. Грызуны Башкирского заповедника.— Труды Башкирского гос. заповедника. М., 1947, с. 5—19.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М.: МОИП, 1970, вып. 45, с. 160—167.

Турьева В. В. Эколого-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. 30 с.

Ханин М. А., Дорфман Н. Л. Математическое моделирование энергетики гомойотермных и их структурно-функциональных параметров, устанавливающихся в результате естественного отбора.— В кн.: Математическая биология и медицина, т. 1. М., 1978, с. 58—112.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 198 с.

Шварц С. С., Павлинин В. Н. Опыт глирогеографического районирования Урала.— В кн.: Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1960, с. 83—96.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 323 с.

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

Л. П. ШАРОВА

О ВЛИЯНИИ МЕТОДА ОТЛОВА ЗВЕРЬКОВ НА РЕЗУЛЬТАТЫ ПОПУЛЯЦИОННОГО АНАЛИЗА ЗЕМЛЕРОЕК

Одна из наиболее важных проблем популяционной экологии — необходимость реального подхода к определению плотности млекопитающих и численности популяций. Для оценки размера, структуры и состояния популяции используются разные методы отлова зверьков, что иногда приводит к противоречивым результатам. Это проблема несколько лучше разработана на грызунах, в то время как мелкие насекомоядные, в частности землеройки, остаются слабо изученными. Имеется лишь несколько работ по оценке численности, подвижности и уловистости землероек при разных способах их добычи (Кучерук, 1963; Pucek, 1969; Пучковский, 1969; Пучковский и др., 1976; Ивантер, 1970; Соколов и др., 1974). Однако до настоящего времени остается недостаточно выясненной избирательность отлова зверьков на видовой состав, возрастную структуру, соотношение полов и морфофизиологических особенностей в единовременных выборках при разной технике добычи животных. Практически отсутствуют работы в этом направлении по землеройкам Урала.

В этой связи перед нами стояла задача выявить влияние разных методов отлова зверьков на результаты популяционного анализа землероек.

Материал и методика

В работе использовались землеройки, собранные нами в 1974 г. в Оренбургской области вблизи пос. Кашкук Кувандыкского района в пойме р. Сакмары, а также в 1978 г. в Джабык-Карагайском бору Челябинской области в пойме р. Карталы-Аят. Сборы материала проходили в сходных экологических условиях в один и тот же сезон.

Оренбургская область находится в степной зоне Заволжско-Казахстанской Западно-Сибирской провинции и характеризуется богатыми разнотравно-типчаковоковыльными формациями

(Горчаковский и др., 1975). Биотопическое описание поймы р. Самкары приводится в статье В. Н. Большакова и А. Г. Васильева (1975). Территория района работ в пойме р. Карталы-Аят относится по схеме геоботанического районирования Челябинской области и зоны степей подзоны ковыльно-разнотравных северных степей к округу Урало-Тобольского междуречья зауральской провинции (Колесников, 1961).

Долина р. Карталы-Аят — участок высокой поймы. Хорошо выражен микрорельеф: высотой до 20—30 *см*, он перемежается с неглубокими более влажными ложбинами. Деревья и пни занимают преимущественно повышенные микроучастки. Древостой редкий, сомкнутость до 0,2—0,3, неравномерная, в нем многочисленны поросли березы, единично встречается ольха, ива. Надпочвенный покров высокий (1,5—2 *м*), густой. В нем преобладают сорные растения (крапива, репешок, лопух), встречается сныть, борщевик, дудник, раковая шейка, осоки. Почвы темноцветные, сильно гумусированные, иловато-глеевые на аллювии. В каждом случае отлов животных проводился в одних и тех же биотопах параллельно ловушками «Геро» и канавками с ловчими конусами по стандартной методике, предложенной Б. С. Юдиным (1962). Линия давилок каждые три дня перемещалась на новый участок, тогда как канавки функционировали в течение всего времени сбора материала на одних и тех же местах. Площадь стационаров составляла 12 *га* в Оренбургской области и 8 *га* в Челябинской области.

Всего добыто 1 092 зверька, из них 334 землеройки, и отработано 3 656 ловушко- и 172 канавко-суток. При отлове животных канавками результаты относительной численности землероек выражались количеством зверьков на 10 канавко-суток, при отлове давилками — на 100 ловушко-суток. В работе применен метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

Обсуждение результатов

Ловчие канавки используются в работе зоологов для учета численности популяций и массового отлова мелких млекопитающих на протяжении многих лет. В. В. Кучерук (1963), исследуя землероек в Калининской области, пришел к выводу, что применение ловчих канавок — наиболее производительный способ отлова и полнее выявляет состав фауны мелких млекопитающих, в частности землероек. Пуцек (Pucek, 1969), изучая землероек лесных биоценозов в Польше, показал, что летом уловистость канавок в пять — 15 раз выше по сравнению с ловушками. На высокую уловистость землероек канавками в лесах Западного Саяна указывали Г. А. Соколов и другие (1974).

Таблица 1

Видовой состав землероек (Soricidae) при разных способах отлова зверьков на Южном Урале

Вид	Пойма р. Сакмары (июнь 1974 г.)		Пойма р. Карталы-Аят (июнь 1978 г.)	
	Ловушки	Канавки	Ловушки	Канавки
Sorex araneus	53(94,7)*	48(36,6)	68(95)	55(69,6)
S. minutus	—	32(24,4)	—	15(19)
S. arcticus	—	—	1(1,4)	
S. daphaenodon		1(1,6)	—	
Neomys fodiens	4(5,3)	50(37,4)	2(2,8)	9(11,4)
Всего	57(100)	142(100)	71(100)	79(100)

* В скобках — количество добытых зверьков, %.

По нашим данным, доля землероек в уловах канавками была в полтора — три раза выше, чем ловушками. Относительная численность, по даным отлова ловушками (на 100 ловушко-суток), практически совпадала по обоим районам (2,68 и 4,88 экз., $t=0,65$). Сходные значения получены и при сопоставлении данных второго способа отлова (соответственно 10,5 и 12,5 экз.).

В табл. 1 приводятся сравнительные данные по двум способам отлова землероек. Видно, что обыкновенная бурозубка доминирует в обоих типах ловушек и составляет от числа землероек, добытых ловушками, соответственно 94,7 и 95,8%, а канавками — 36,6 и 69,6%. Известно, что наиболее крупные формы бурозубок с широким ареалом (сюда относится и обыкновенная) более многочисленны (Долгов, 1967; Broun, 1967). Наши данные о доминировании обыкновенной бурозубки в уловах полностью согласуются с высказыванием Пуцека (Pucek, 1969) о том, что особи доминирующих видов с большими индивидуальными участками имеют большую вероятность поимки.

Сравнение результатов отлова обыкновенной бурозубки показало, что доля ее в отловах канавками значительно меньше. Малая бурозубка в сборах ловушками практически отсутствовала, а в уловах канавками составляла значительную долю: в Оренбургской популяции 24,4, в Карталинской — 19%. Другой вид землероек — водяная кутора — в уловах ловушками представлена единичными экземплярами (5,3 и 2,8% соответственно), в то время как по обилию в канавках она стоит на втором месте после обыкновенной бурозубки и составляет 37,4 и 11,4%.

Очень низкий процент добычи ловушками крупнозубой (1,4%) и арктической (1,6%) бурозубок позволяет отнести их

Таблица 2

Возрастной состав и соотношение полов популяций обыкновенной бурозубки при разной технике отлова зверьков на Южном Урале, % от общего улова землероек

Возрастная группа	Пол	Сакмарская популяция (июнь 1974 г.)		Карталинская популяция (июнь 1978 г.)	
		Канавки	Ловушки	Канавки	Ловушки
Зимовавшие	Самцы	11,6	13,5	20,4	32,8
	Самки	2,5	19,2	3,7	17,2
Прибылые	Самцы	28,5	35,6	53,7	28,4
	Самки	58,4	32,2	22,2	20,9
Общее количество зверьков		77	59	54	67

к крайне редким для этих районов видам, а сам факт поимки тем или иным способом можно считать случайным.

Таким образом, сравнительный анализ приведенных данных убедительно доказывает избирательность отлова разных видов землероек при рассмотренных методах добычи. Тем не менее, совместное применение двух способов отлова зверьков при решении одних и тех же задач позволяет успешнее выявить состав фауны землероек и оценить их долю в фаунистических комплексах.

Хорошо известно, что в популяции землероек до конца мая возрастная структура представлена лишь перезимовавшими особями. С начала июня появляются прибылые зверьки и к концу месяца они составляют наибольшую часть популяции (Шварц, 1955, 1962).

Для нас представляло интерес выяснить, в какой мере сопоставимы результаты анализа возрастной структуры, полученные при разной технике отлова.

Для удобства изложения материала по обыкновенной бурозубке в дальнейшем мы будет относить зверьков, отловленных в пойме р. Сакмары Оренбургской области, к сакмарской популяции, из Джабык-Карагайского бора Челябинской области — к карталинской. Соотношения возрастных групп в обеих рассматриваемых популяциях обыкновенной бурозубки показало, что и в том, и в другом случаях процент перезимовавших зверьков при отлове ловушками примерно в два раза был выше, чем в уловах канавками (табл. 2). В сакмарской популяции с помощью ловушек отловлено 32,2% перезимовавших особей, с помощью канавок — 14,1% (t=2,49), а в карталинской попу-

Морфофизиологические показатели самцов обыкновенной

Показатель	Канавки (n=12)		Ловушки (n=8)	
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$
Сакмарская популяция (июнь 1974 г.)				
Вес тела, *г*	8,6—12,0	10,88±0,36	9,25—13,4	11,48±0,40
Индекс, %				
сердца	6,86—14,67	10,15±0,44	7,95—14,05	10,59±0,63
почки	4,99—12,9	7,69±0,57	6,12—10,81	8,51±0,45
печени	35,25—70,34	55,03±2,62	37,31—81,55	68,3±4,9

ляции — соответственно 50,7 и 24,1% (t=3,15). Из табл. 2 видно, что в обеих популяциях при отлове зверьков канавками значительно преобладали сеголетки. Характерной чертой карталинской популяции можно считать преобладание в выборках самцов обоих возрастных групп в уловах при обоих способах отлова. Однако статистически значимое преобладание самцов наблюдалось лишь в группе молодых при отлове ловушками. Следует обратить внимание на то, что в обеих популяциях в группе перезимовавших особей при отлове канавками преобладание самцов было значительнее, чем в остальных случаях (в карталинской популяции самцы составляли 20,4%, самки — 3,7%, в сакмарской — 11,6 и 2,5% от общего улова соответственно).

Преобладание самцов среди отловленных перезимовавших бурозубок неоднократно отмечалось в литературе (Дунаева, 1955; Юдин, 1962; Ивантер, 1975, и др.). Мы согласны с авторами, объясняющими это явление повышенной активностью и подвижностью самцов в репродуктивный период. Следует подчеркнуть, что в обеих популяциях при отлове зверьков ловушками различия в соотношении полов меньше, чем при отлове канавками. Остаются неясными причины межпопуляционных различий в соотношении полов прибылых при отлове канавками.

Как правило, при сравнении морфофизиологических характеристик не уделяется внимание влиянию способа добычи на полученные результаты. В этой связи мы сопоставили некоторые морфофизиологические показатели перезимовавших самцов, отловленных разными способами (табл. 3).

В обоих случаях вес тела животных, добытых канавками, был меньше, чем добытых ловушками. Но статистически значимая разница по весу тела наблюдалась только в карталинской популяции (t=2,79). То же самое происходит с индексом печени: зверьки, добытые канавками, отличаются достоверно меньшим индексом печени как в сакмарской (t=2,38), так и в карта-

Таблица 3

бурозубки при разной технике отлова

Канавки (n=11)		Ловушки (n=2)	
lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$
Карталинская популяция (июнь 1978 г.)			
9,42—11,42	10,56±0,25	10,5—12,92	11,36±0,14
10,1—12,63	11,45±0,28	7,9—13,69	11,13±0,29
6,49—9,74	7,54±0,27	6,69—9,33	7,82±0,15
54,56—84,73	62,49±2,76	55,6—92,6	72,97±2,19

линской (t=2,97) популяциях. Это, вероятно, объясняется тем, что длительное голодание пойманных животных в ловчих конусах по сравнению с моментальной гибелью их при отлове ловушками приводит к потере веса и использованию резервного запаса гликогена печени. Следует отметить, что в целом индекс печени у бурозубок карталинской популяции был выше, чем сакмарской. Несмотря на то, что индекс печени был меньше у зверьков, добытых в канавки, как в той, так и в другой популяциях, более высокий индекс печени у карталинских бурозубок сохраняется. По индексу сердца и почек различий не обнаружено. Это убедительно доказывает применимость и того, и другого методов отлова при исследовании рассматриваемых признаков. Однако не следует забывать, что при сравнении результатов, полученных разными методами, необходимо делать поправку на эффект некоторого снижения веса тела и падения индекса печени.

Выводы

1. Параллельное применение двух способов отлова зверьков в одних и тех же районах исследования показало избирательность на соотношение видов и возрастную структуру. Доля малой бурозубки и водяной куторы была значительно выше в уловах конусами, в то время как доля обыкновенной бурозубки практически совпадала в выборках при обоих способах добычи. Процент зимовавших особей в уловах ловушками в два раза был выше, чем канавками.

2. При исследовании морфофизиологических характеристик землероек можно пользоваться как тем, так и другим методом, но при интерпретации полученных результатов необходимо делать поправку на эффект некоторого снижения веса тела и индекса печени бурозубок в результате их длительного голодания в конусе.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, с. 3—31.

Горчаковский П. Л., Грибанова С. А. и др. Растительность Урала на новой геоботанической карте.— Бот. ж., 1975, т. 60, № 10, с. 1385—1399.

Долгов В. А. Распространение и численность палеарктических бурозубок (Soricidae Insectivora).— Зоол. ж., 1967, т. 46, с. 1701—1712.

Дунаева Т. Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.).— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1955, вып. 6, с. 27—43.

Ивантер Т. В. Подвижность землероек бурозубок и факторы ее определяющие.— В кн.: Научная конференция биологов Карелии, посвященная 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. Тезисы докл. Петрозаводск, 1970, с. 159—183.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Колесников В. П. Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина.— Труды Ильменского гос. заповедника, 1961, вып. 8, с. 105—129.

Кучерук В. В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек.— В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 159—183.

Пучковский С. В. Подвижность и состав населения бурозубок (Insectivora, Soricidae) в тайге Онежского полуострова.— Зоол. ж., 1969, т. 48, № 10, с. 1544—1551.

Пучковский С. В., Куприянов И. Ф., Колоскова Н. И. Материалы о численности и возрастном составе бурозубок по данным учета давилками и канавками.— В кн.: Фауна и экология животных. М., 1976, с. 140—144.

Соколов Г. А., Швецов В. Я., Балагура Н. Н. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах западного Саяна.— В кн.: Экология популяции лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 77—86.

Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 4, с. 915—927.

Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1962, с. 45—52.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

Юдин Б. С. Экология бурозубок (р. *Sorex*).— В кн.: Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск, 1962, с. 33—134.

Broun L. N. Ecological distribution of six species of shrews and comparison of sampling methods in the Central Rocky Mountains.— J. Mammal., 1967, vol. 48, p. 617—623.

Pucek L. Trap respouse and estimation of numbes of shrews in removal catches.— Acta theriol., 1969, vol. 14, N28—34, p. 403—426.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

Н. Г. ЕВДОКИМОВ

ВЛИЯНИЕ ВЕСЕННЕГО ПАВОДКА НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ПОЙМЕННОГО БИОТОПА

Речные поймы занимают в нашей стране довольно большую территорию — около 3% (Еленевский, 1936). Они представляют большой интерес, так как служат экологическим руслом, по которому происходит проникновение животных в соседние зоны и освоение новых территорий (Богданов, 1871; Страутман, 1953; туров, 1958).

По своему отношению к пойме животные, обитающие там, разделяются на три основные группы: 1) «эндемики», 2) облигатные и 3) факультативные (Туров, 1958).

В нашей работе (пойма р. Сакмары в окрестностях пос. Кашкук Кувандыкского р-на Оренбургской обл.) нам пришлось столкнуться в основном с облигатной группой грызунов, т. е. грызунами, которые постоянно обитают в пойме, как и в прилегающих биотопах, но связаны с поймой меньше, чем «эндемики».

Эта группа представляет наибольший интерес как с зоогеографической, так и с экологической точек зрения. Сюда относятся виды, несвойственные данной ландшафтной зоне, но проникающие в ее пределы по речным долинам и дающие в пойме более высокую численность, чем вне ее, т. е. нашедшие в пойме более благоприятные условия.

Пойма Сакмары — биотоп с густой растительностью. Ближе к руслу реки наблюдается сильная захламленность растительными остатками, возникающая в результате разливов Сакмары. Древесные породы первого яруса состоят из ольхи, вяза и липы, а второй и третий ярусы — из черемухи, рябины и различных кустарников; травяной покров представлен густым высокотравьем.

Для исследований использовались два участка площадью около 1 *га* каждый. Для опыта был взят участок только что освободившийся от воды, для контроля — более возвышенный и сухой (незатопляемый). Отлов проводился по общепринятой

полевой методике давилками Геро (по 50 ловушек на каждом участке) в июне, июле и сентябре (по неделе в каждом месяце).

Отработано 2 100 ловушко-суток и отловлено 317 мелких грызунов: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), лесная мышь (*Apodemus sylvaticus* L.), полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall.), домовая (*Mus musculus* L.) и желтогорлая (*Apodemus flavicollis* Melch.) мышь.

Материал обрабатывался по общепринятой зоологической методике. Определялись размеры тела, его частей, вес тела, пол и участие в размножении. Для исследования физиологического состояния популяций грызунов (в частности, отдельных возрастных групп) проводилась органометрия сердца, почек и печени (Шварц и др., 1968).

Для определения возраста и сравнения разновозрастных групп рыжих полевок, кроме весовых и линейных признаков, нами использовались различия в развитии корней зубов по методике Т. В. Кошкиной (1955) и Н. В. Тупиковой и др. (1970).

Известно, что анализ возрастной структуры даже у корнезубых полевок затруднен из-за сложности выделения отдельных генераций, особенно в конце репродуктивного периода. Вследствие этого нам пришлось выделить группы генераций (возрастные группы).

До начала весеннего размножения рыжие полевки представляют собой относительно единую возрастную группу перезимовавших особей. Летом полевки состоят из четырех возрастных групп: 1) перезимовавшие, 2) первая (весенняя) генерация или первая возрастная группа, 3) вторая группа (второй помет перезимовавших полевок и первый — прибылых первой генерации) и 4) третья группа (второй помет прибылых). Осенью мы разбивали полевок на три возрастные группы: 1) объединенная первая и вторая группа (возраст 4—5 мес.), 2) третья группа (2—3 мес.), 3) четвертая группа (1—2 мес. и моложе).

Лесные мыши разбивались на такие же возрастные группы по стертости зубов (Варшавский, Крылова, 1948) и по весу тела (Новиков, 1953); по весу тела делились и полевки-экономки.

Динамика видового состава и численности. Наличие ежегодных весенних паводков — характерная особенность пойменных биотопов. Периодическое появление большой массы воды резко меняет условия обитания в первую очередь мелких грызунов, обитающих в зоне временного затопления. Из-за воды зверьки вынуждены уходить на более возвышенные и сухие места. По мере ее спада и зарастания осушающихся участков поймы наблюдается обратное движение, и освобождающаяся территория вновь заселяется. Такие перемещения наблюдаются ежегодно (Бородин, 1951; Калецкая, 1957; Романов, 1957, и др.).

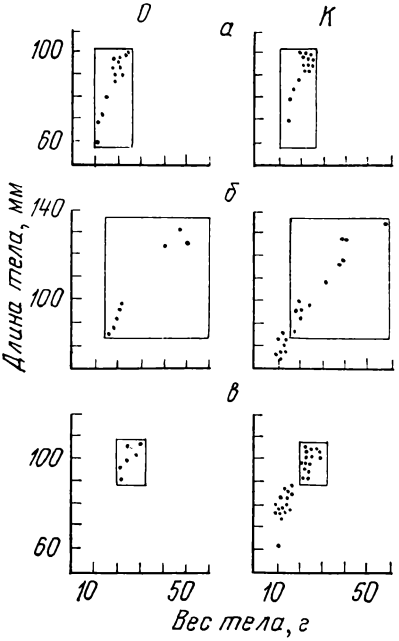


Рис. 1. Население грызунов (лесной мыши — *а*, полевки-экономки — *б* и рыжей полевки — *в*) на затопляемом (*О*) и контрольном (*К*) участках (июнь).

Прямоугольники — сравниваемые площади наложения.

Как происходило заселение затопляемого участка поймы р. Сакмары (к середине июня) доминирующими видами грызунов, хорошо видно на рис. 1. На основании анализа населения трех видов грызунов на затопляемом и контрольном участках (по площади наложения) можно сказать, что первой заселила участок лесная мышь (площадь наложения 100%), а затем поселились полевка-экономка (60,0%) и рыжая полевка (46,9%).

В июне на опытном участке доминировала лесная мышь и полевка-экономка, на контрольном — рыжая полевка и также полевка-экономка. На опытном участке отмечалось присутствие домовой мыши и более низкое относительное количество обыкновенной полевки (по сравнению с контрольным участком). Это объясняется, как указывает Г. В. Романов (1957), тем, что домовая мышь более приспособлена к условиям весеннего паводка, чем обыкновенная полевка. В июле на затопляемом участке уже доминировала рыжая полевка, на контрольном — рыжая полевка и лесная мышь. В сентябре на опытном участке полностью преобладала рыжая полевка (73,9%), в то время как доминировавшая в начале лета лесная мышь составляла

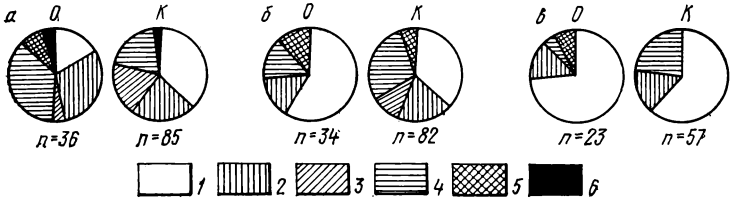


Рис. 2. Видовое соотношение мелких грызунов (в %) на опытном (*О*) и контрольном (*К*) участках в июне (*а*), июле (*б*) и сентябре (*в*).

1 — рыжая полевка, *2* — полевка-экономка, *3* — обыкновенная полевка, *4* — лесная мышь, *5* — домовая мышь, *6* — желтогорлая мышь.

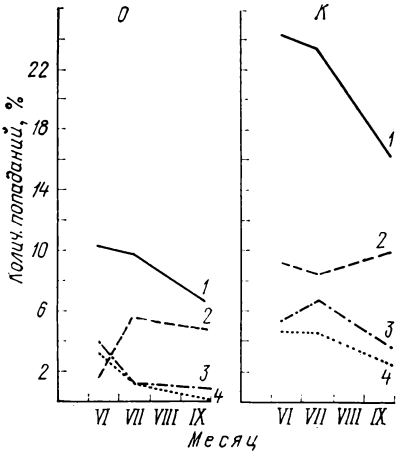


Рис. 3. Динамика численности грызунов на опытном (*О*) и контрольном (*К*) участках.

1 — общая численность грызунов, *2* — рыжей полевки, *3* — лесной мыши, *4* — полевки-экономки.

всего лишь 4,3% от всего населения грызунов затопляемого участка; на контрольном участке доля рыжей полевки также повысилась (61,4%), а доля лесной мыши осталась на прежнем уровне (рис. 2).

Исследования, проведенные в пойме Сакмары на затопляемом участке, показали, что после достижения определенного уровня численности грызунов динамика общей численности на этом участке в дальнейшем не отличалась от таковой на контрольном участке и определялась в основном «емкостью угодья» (рис. 3), но по динамике численности отдельных видов имеются отличия, обусловленные сменой видов-доминантов.

Возрастная структура и половой состав. Возрастная структура важна, как одно из качеств популяции, позволяющее поддерживать численность популяции на определенном уровне (Шварц, 1959; Chitty, 1960) и является одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды обитания (Шварц, 1962, 1964, 1967; Ивантер, 1970; Большаков, 1972; Башенина, 1977, и др.).

Анализ возрастной структуры популяций мелких грызунов позволяет оценить значение отдельных сезонных генераций (возрастных групп) при заселении и участии в воспроизводстве населения вновь заселяемых территорий.

Изучение динамики заселения грызунами пойменного участка после весеннего паводка показало, что более интенсивное заселение началось только в июне, когда подсохла земля и появилась трава. У рыжей полевки первыми «поселенцами» были только молодые зверьки первой возрастной группы, хотя на контроле в это время присутствовали уже полевки второй и третьей возрастных групп. В июле на затопленном участке отмечается больший процент молодых зверьков второй возрастной группы (55,0%) и меньший — третьей группы (25,0%) по сравнению с контрольным участком (37,0 и 43,0 соответственно). В конце сентября, когда закончилось размножение, на опытном участке по сравнению с контрольным население рыжей полевки было представлено более молодым возрастным составом (рис. 4).

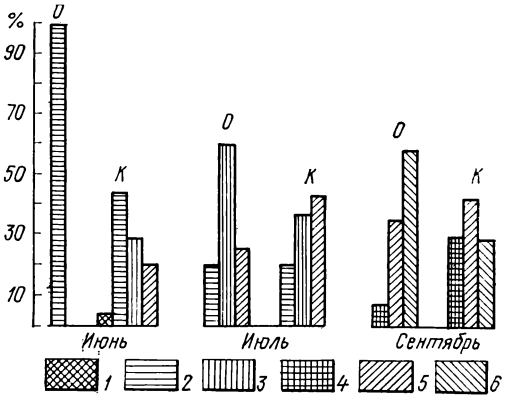


Рис. 4. Динамика возрастной структуры населения рыжей полевки на опытном (*О*) и контрольном (*К*) участках.

1 — перезимовавшие, *2* — 1-я возрастная группа, *3* — 2-я, *4* — 1-я и 2-я, *5* — 3-я, *6* — 4-я.

Такое же явление, но в меньшей мере отмечается и у полевки - экономки. Летом на затопленном участке полевки первой и второй возрастных групп составляли 75,0%, третьей — 12,5%, на контроле — 58,3 и 30,6% соответственно (рис. 5, *б*).

У лесной мыши, первой заселившей затопляемый участок, как у более активного вида, возрастной состав к июлю был уже таким, как и на контроле (см. рис. 5, *а*).

Закономерность связи полового состава популяций грызунов с их численностью доказана в ряде работ (Максимов, 1948; Broun, 1953; Hoffmann, 1958; Petrusewicz, 1960; Наумов и др., 1969; Кубанцев, 1972; Ивантер, 1975, и др.).

Анализ полового состава трех видов грызунов (рыжей полевки, полевки-экономки и лесной мыши) на затопляемом и контрольном участках не выявил существенных различий. Как в опыте, так и в контроле отмечается снижение доли самцов от лета к осени (табл. 1) и корреляция полового состава с численностью (см. рис. 3).

Особенности размножения. Интенсивное размножение характеризует популяции с низкой или увеличивающейся плотностью, в то время как в популяциях с высокой или уменьшающейся плотностью происходит слабое размножение (Калабухов, 1935; Наумов, 1948; Кошкина, 1957; Hoffmann, 1958; Earl, 1962; Кошкина, Коротков, 1975; Шилов, 1977, и др.).

Многие авторы обратили также внимание на задержку половозрелости у самок в популяциях с очень высокой плотно-

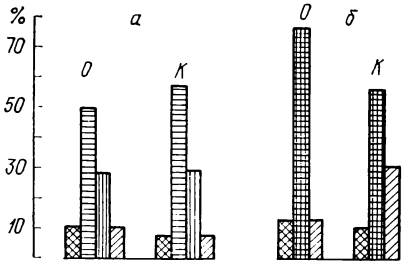


Рис. 5. Возрастная структура населения лесной мыши (*а*) и полевки-экономки (*б*) на опытном (*О*) и контрольном (*К*) участках.

Обозначения те же, что на рис. 4.

Таблица 1

Половое соотношение населения грызунов на опытном и контрольном участках, %

Время отлова	Опыт			Контроль		
	Самцы	Самки	Всего	Самцы	Самки	Всего
Рыжая полевка						
Июнь	50,0	50,0	6	75,0	25,0	32
Июль	55,0	45,0	20	50,0	50,0	30
Сентябрь	41,2	58,8	17	54,3	45,7	34
Полевка-экономка						
Июнь	63,6	36,4	11	57,9	42,1	19
Июль	20,0	80,0	5	43,7	56,3	16
Сентябрь	33,3	66,7	3	12,5	87,5	9
Лесная мышь						
Июнь	50,0	50,0	14	58,8	41,2	17
Июль	40,0	60,0	5	50,0	50,0	24
Сентябрь	—	—	—	38,5	61,5	13

стью. Буяльска (Bujalska, 1970) отмечала, что причины ограничения количества молодых и взрослых самок, достигших половой зрелости, заключены не в индивидуальных качествах (возраст и вес), а в пространственной структуре. Согласно Н. П. Наумову (1951), Т. В. Кошкиной (1965), индивидуальные участки взрослых самок рыжей и красной полевок бывают изолированными

Таблица 2

Интенсивность размножения отдельных видов грызунов на опытном и контрольном участках

Время отлова	Опыт		Контроль	
	Процент размножающихся самок	Средняя величина помета	Процент размножающихся самок	Средняя величина помета
Рыжая полевка				
Июнь	66,7	7,0	25,0	8,0
Июль	44,4	6,5	26,7	7,0
Сентябрь	10,0	6	20,0	5,3
Полевка-экономка				
Июнь	50,0	8,0	12,5	8,5
Июль	100,0	5,6	77,8	6,0
Лесная мышь				
Июнь	42,9	7,0	85,7	6,8
Июль	33,3	3	50,0	6,8

или только частично перекрывают друг друга; авторы называют это явление территориальными отношениями. Т. В. Кошкина (1965) предполагала, что территориальность взрослых самок может лимитировать половозрелость молодых самок. Механизм этого процесса может быть объяснен работами Кристиана, Ллойда и Дэвиса (Christian и др., 1965), где показано, что увеличение количества социальных контактов при острых конкурентных отношениях тормозит достижение половой зрелости через гормональную деятельность гипофиза и надпочечников. Следовательно, неполовозрелые самки не достигают половой зрелости до тех пор, пока не найдут «свободного» участка с меньшими контактами со взрослыми самками (Bujalska, 1970).

То, что размножение ограничивается, доказывается количеством размножающихся самок, которое редко приближается к числу сексуально зрелых. Так, количество беременных самок в популяциях рыжей полевки варьировало за ряд лет от 8,0 до 51,8% (Панина, Мясников, 1960), от 20 до 60% (Свириденко, 1967) и от 10 до 50% (Bujalska, Ryszkowski, 1966).

Наши материалы свидетельствуют также о том, что в условиях разреженной (низкой) плотности населения грызунов после весеннего паводка происходит интенсивное размножение молодых самок (у отдельных видов).

Так, в июне при заселении рыжей полевкой затопляемого участка в размножении участвовало 66,7% самок (только молодые животные первой возрастной группы), средняя величина помета 7,0, на контроле 25,0% (половина приходится на долю перезимовавших самок), средняя величина помета 8,0.

Через месяц в опыте интенсивность размножения снизилась до 44,4%, а на контроле оставалась почти на прежнем уровне (26,7%); но при этом, если на контроле участвовали в размножении самки старших возрастных групп (первая, вторая — 75,0%), то на затопляемом участке наоборот (третья группа — 75,0%). Помимо этого, в опыте у двух самок четвертой группы отмечены увеличенные матки. Средняя величина помета на затопляемом участке была, как и в июне, ниже, чем на контроле (6,5 и 7,0), что объясняется более молодым составом самок.

Отловы, проведенные осенью (в конце сентября), показали, что к концу репродуктивного периода участвовало в размножении (по плацентарным пятнам) в опыте 10,0% самок, а на контроле 20,0%.

Более интенсивное размножение на затопляемом участке отмечалось и у полевки-экономки (табл. 2). У лесной же мыши в опыте интенсивность размножения была ниже, чем в контроле.

Морфофизиологическое состояние. Метод, позволяющий оценить физиологическое состояние различных внутрипопуляционных группировок (половых, возрастных и т. д.), степень их жизнеспособности,— метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Относительный вес (индекс) внутренних

Таблица 3

Морфофизиологические показатели рыжей полевки (самцы) на опытном и контрольном участках

Показатель	Лето		Осень	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Вес тела, *г*	22,21±0,65	22,89±0,29	17,35±0,40	19,17±0,74
Длина тела, *мм*	96,7±1,60	98,6±1,0	88,0±1,02	90,2±1,08
Вес сердца, *г*	0,151±0,009	0,171±0,007	0,110±0,005	0,108±0,003
Индекс сердца, о/оо	6,76±0,30	7,37±0,27	6,32±0,17	5,84±0,14
Вес почки, *г*	0,195±0,011	0,225±0,009	0,112±0,007	0,125±0,006
Индекс почки, о/оо	8,72±0,30	9,79±0,35	6,46±0,30	6,70±0,28
Вес печени, о/оо	1,457±0,068	1,703±0,062	0,975±0,099	1,055±0,035
Индекс печени, о/оо	65,64±2,50	74,0±2,18	55,83±4,41	56,42±1,26
Колич. зверьков	12	23	6	12

органов — сердца, почки, печени — служит хорошим показателем физиологического состояния животных (Hesse, 1921; Ackermann, 1949; Warburton, 1955; Шварц, 1958; Оленев, 1964; Шварц и др., 1968, и др.).

Сравнение физиологического состояния (по морфофизиологическим показателям) самцов рыжей полевки на затопляемом и контрольном участках (табл. 3) показало, что летом (в июне) животные первой возрастной группы в опыте находились в худших условиях, чем в контроле (достоверно ниже абсолютный и относительный вес почки и печени).

Осенью население рыжей полевки (две последние возрастные группы) на затопляемом участке при более молодом возрастном составе (см. рис. 4) сравнялось по морфофизиологи-

Таблица 4

Морфофизиологические показатели полевки-экономки и лесной мыши (самцы) на опытном и контрольном участках (лето)

Показатель	Полевка-экономка		Лесная мышь	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Вес тела, *г*	27,73±3,91	28,36±3,33	21,60±0,77	21,40±0,82
Длина тела, *мм*	103,7±4,72	105,1±4,86	93,6±1,66	93,2±1,65
Вес сердца, *г*	0,191±0,016	0,231±0,028	0,160±0,010	0,174±0,010
Индекс сердца, о/оо	6,48±0,59	7,41±0,59	7,11±0,23	8,16±0,40
Вес почки, *г*	0,293±0,044	0,304±0,040	0,232±0,010	0,244±0,014
Индекс почки, о/оо	9,31±0,41	9,61±0,42	10,78±0,39	11,43±0,56
Вес печени, *г*	2,424±0,438	2,473±0,394	1,463±0,091	1,470±0,106
Индекс печени, о/оо	74,66±2,92	76,50±3,27	68,63±5,91	68,36±3,01
Колич. зверьков	7	7	6	9

ческим показателям с контрольным (см. табл. 3), за исключением индекса сердца, что связано, по всей вероятности, с их большей активностью в это время.

Лесная мышь и полевка-экономка, раньше заселившие затопляемый участок, по физиологическому состоянию уже в июне не отличались от таковых в контроле (табл. 4), за исключением относительного веса сердца у лесной мыши (достоверно ниже индекс сердца у мышей с затопляемого участка). Следует, однако, отметить, что эта тенденция отмечается летом также у экономки и рыжей полевки (только не с такой достоверностью), что объясняется, по-видимому, меньшей активностью животных на малонаселенном участке.

Заключение

Таким образом, проведенное исследование влияния весеннего паводка на популяционную структуру населения мелких грызунов показало, что при заселении затопляемого участка видовой состав грызунов определяется их доминирующим или соподчиненным положением на окружающей территории.

Например, рыжая полевка, доминирующая в пойме, при заселении затопляемого участка быстро восстанавливает свое доминирующее положение в составе населения грызунов. Однако та же рыжая полевка при субдоминантном положении (доминант лесная мышь), которое отмечается в широколиственных островных лесах (колках) на остепненных холмах вокруг поймы Сакмары после механического истребления в одном из колков при повторном заселении, резко сокращает свою численность (Большаков и др., 1973).

Эти выводы подтверждают высказывание Н. В. Башениной (1977, с. 82) о том, что «основная черта мелких грызунов как компонента зооценоза — распределение между собой территории по принципу подвижного равновесия и доминирования каждой формы в оптимальных для нее условиях».

Известно, что молодые животные составляют основную часть расселяющихся особей в популяциях мелких грызунов. Это хорошо прослеживается у рыжей полевки и в какой-то мере — у полевки-экономки в «стации расселения», как можно назвать затопляемый участок.

Возрастной состав грызунов, заселяющих свободную территорию, зависит от их видоспецифичности и активности. Так, динамика возрастного состава населения рыжей полевки при заселении затопляемого участка в пойме р. Сакмары и участков таежного леса после проведения на них дератизационных работ (Евдокимов, 1978) очень сходна. Высокая активность и миграционные свойства лесной мыши (что, возможно, является одним из адаптационных свойств) позволяют ей в короткий срок заселять необжитые территории, сохраняя при этом характерную

для данной популяции возрастную структуру (в пойме Сакмары и в колках на окружающих пойму холмах).

Как известно, миграции внутри популяции представляют обычное явление в жизни мелких грызунов. Биологическая роль мигрантов заключается в том, что «избыточная» (Шилов, 1977) часть популяции играет роль «популяционного резерва» (Наумов, 1971), поскольку эти животные, не принимающие участия в размножении, сохраняют способность к нему (Crowcroft, Rowe, 1958; Большаков, 1972; Наумова, 1972; Башенина, 1977, и др.) и могут быстро возместить потери в составе населения или включиться в размножение при заселении свободной территории.

Это мы и наблюдали на первоначальной стадии заселения грызунами затопляемого участка: у рыжей полевки и полевки-экономки восстановление численности осуществлялось в основном за счет более интенсивного размножения, а у лесной мыши — в большей мере за счет миграции. В дальнейшем рост численности сдерживался различными факторами (территориальными отношениями, межвидовой конкуренцией и т. д.).

Изучение физиологического состояния населения мелких грызунов (на основе морфофизиологических показателей) не выявило существенных различий в физиологическом состоянии отдельных возрастных и половых групп на затопляемом и контрольном участках; имеющиеся некоторые отличия носят временный характер.

Исследование динамики видового состава, численности, возрастного и полового составов, продуктивности населения мелких грызунов, заселяющих участки поймы после весенних паводков, имеет важное теоретическое и практическое значение, которое увеличивается в связи с интенсивным зарегулированием стока рек и созданием новых водохранилищ.

Такие исследования также могут служить моделью изучения внутрипопуляционных, территориальных и межвидовых отношений, миграционных свойств отдельных видов грызунов и др.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977.

Богданов М. Н. Птицы и звери Черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги. Казань, 1871.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972.

Большаков В. Н., Гашев Н. С., Бойков В. Н. и др. Влияние локального истребления на население и структуру популяций грызунов лесных биоценозов.— Экология, 1973, № 6.

Бородин Л. П. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов.— Зоол. ж., 1951, т. 30, вып. 6.

Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 3. М.: МОИП, 1948.

Евдокимов Н. Г. Изменение популяционной структуры и населения мелких грызунов лесных биоценозов под влиянием локальных истреблений. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1978.

Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936.

Ивантер Э. В. О структурно-популяционных адаптациях животных (на примере европейской рыжей и красной полевок Карелии и Удмуртии).— В кн.: Тезисы докладов научной конференции биологов Карелии. Петрозаводск, 1970.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975.

Калабухов Н. И. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов.— Зоол. ж., 1935, т. 14, вып. 2.

Калецкая М. Л. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника.— Труды Дарвинского гос. заповедника, 1957, вып. 4.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения.— Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 4.

Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957.

Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки.— Бюлл. МОИП. Сер. биол., 1965, т. 70, вып. 1.

Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 12. М.: Изд-во МГУ, 1975.

Кубанцев Б. С. О половом составе популяции у млекопитающих.— Общая биология, 1972, т. 33, № 2.

Максимов А. А. О соотношении полов в популяции серой полевки *Microtus arvalis* Pallas.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, т. 1.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.

Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов.— В кн.: Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Отд. зоол., 1951, т. 22.

Наумов Н. П. Пространственная структура млекопитающих.— Зоол. ж., 1971, т. 50, № 7.

Наумов С. П., Гибет Л. А., Шаталова С. П. Динамика полового состава при изменении численности млекопитающих.— Общая биология, 1969, т. 30, вып. 6.

Наумова А. Н. Особенности оогенеза у неполовозрелых грызунов в связи с механизмом регуляции численности.—В кн.: Фауна и экология животных. М.: Изд-во МГПИ, 1972.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука, 1953.

Оленев В. Г. Сезонные изменения морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.

Панина Т. В., Мясников Ю. А. Динамика численности и размножение рыжих полевок в природных очагах ГЛПС в Тульской области.— Зоол. ж., 1960, т. 39, № 11.

Романов Г. В. Влияние паводка на мелких мышевидных грызунов в дельте реки Волги.— Там же, 1957, т. 36, вып. 12.

Свириденко П. А. Размножение и колебание численности рыжей полевки в условиях Украины.— Вестн. зоол., 1967, № 2.

Страутман Ф. И. Роль речных долин в распространении равнинных видов птиц в Советских Карпатах.— Доповиди да повидомлення Львивсьск. ун-та, 1953, ч. 2, № 4.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Туров И. С. Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна.— Уч. зап. МГПИ, 1958, т. 84.

Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.— Труды Уральск. отд. МОИП. Свердловск, 1959, вып. 2.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих.— В кн.: Вопросы экологии, т. 6. М., 1962.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции.— В кн.: Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964.

Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 10.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977.

Ackermann J. The annual rhythm of the fatty metamorphosis of the liver in the frog *Rana esculenta*.— Bull. Inst. depart. land polonaise, 1949, vol. 11, N 1—3.

Broun R. Z. Social behaviour, reproduction and population changes in the house mouse (*Mus musculus* L.).— Ecol. Monogr., 1953, vol. 23.

Bujalska G. Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780).— Acta theriol., 1970, vol. 15, N 24—31.

Bujalska G., Ryszkowski L. Estimation of the reproduction of the bank vole under field conditions.— Acta theriol., 1966, vol. 11.

Chitty D. Population processes in the voles and their relevance to general theory.— Can. J. Zool., 1960, vol. 38.

Christian J. J., Lloyd J. A., Davis D. E. The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations.— Recent Progr. Hormone Res., 21. Acad. Press. Inc., N.Y., 1965.

Crowcroft P., Rowe F. P. The growth of confined colonies of the wild house mouse (*Mus musculus* L.): the effect of dispersial on female fecundity.— Proc. Zool. Soc. London, 1958, vol. 131, N 3.

Earl P. F. Reproduction characteristics of red-backed mouse during years of differing population densities.— J. Mammal., 1962, vol. 43, N 2.

Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere.— Zool. J. Abt. Physiol., 1921, Bd 38.

Hoffmann R. S. The role of reproduction and mortality in population fluctuations of voles (*Microtus*).— Ecol. Monogr., 1958, vol. 28.

Petrusewicz K. Some regularities in male and female numerical dynamics in mice populations.— Acta theriol., 1960, vol. 4, N 8.

Warburton F. B. Feed-back in development and its evolutionary significance.— Amer. Natur., 1955, vol. 89.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

Е. С. НЕКРАСОВ

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БОЛЬШОГО СУСЛИКА НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Численность всех видов сусликов подвержена резким изменениям. Н. А. Зарудный (1897) писал о массовом размножении большого суслика в 1887 г. в Оренбургских степях. Б. А. Кузнецов (1928) отмечал резкое увеличение поголовья сусликов в 1912—1913 гг. В. А. Попов (1960), анализируя данные заготовок большого суслика в Татарской АССР, установил, что численность может колебаться в 40 раз. Он считал, что причинами резкого сокращения численности могут быть поздняя затяжная весна, летние засухи, глубина промерзания почвы и эпизоотии.

В Свердловской области, несмотря на малочисленность большого суслика, также установлены значительные изменения его численности. За период наблюдений с 1964 по 1976 гг. отмечено резкое падение численности в 1969 г. Во всех местообитаниях встречались единичные животные. Основная масса обнаруженных нор была не занята.

Такое резкое падение численности связано с условиями суровой зимы 1968/69 г., когда земля промерзла на значительную глубину. Это привело к гибели большей части популяции.

Для выяснения общих причин низкой численности и структуры популяции большого суслика в Свердловской области были проведены детальные наблюдения на стационарном участке площадью 20 *га*. Этот участок изолирован от других поселений реками и лесным массивом. Ближайшее поселение сусликов находилось в 2,5 *км* севернее. На участке были известны каждая нора и каждый суслик (животных метили, отрезая пальцы).

Наблюдения вели с 1968 г., который предшествовал резкому падению численности. В этот год были учтены только количество выводков и места расположения их нор. Исходя из того,

что на участке было обнаружено девять выводков, а соотношение полов в популяции составляло 1 : 1, можно предположить, что весной взрослых сусликов было около 20.

Весной следующего года на контрольном участке было зарегистрировано всего два суслика (самец и самка).

После выхода из спячки самки самец, из норы находящейся в 950 *м* севернее, переселился в другую, расположенную поблизости от норы самки. В начале июня появился выводок из девяти сусликов (четыре самца и пять самок). К моменту расселения погибли две молодые самки, став добычей канюка. В период расселения на контрольном участке остались три молодые самки, а из четырех молодых самцов остался только один (трое покинули участок). В июле исчез последний молодой самец (причина неизвестна). Все оставшиеся суслики: два старых (самка и самец) и три молодых самки — залегли в спячку.

Весной 1970 г. на контрольном участке было зарегистрировано пять выходов сусликов (четыре местных и один пришелец — самец). Из местных сусликов вышли старые самец и самка и две молодые самки (третья погибла в период спячки). Молодой самец появился в период расселения из других мест (не имел нашего клейма).

Из трех самок две (старая и молодая) принесли приплод: 12 (восемь самцов и четыре самки) и восемь (четыре самца и четыре самки) сусликов. В первые два дня четыре суслика были пойманы канюком (три самца и одна самка). После расселения молодых на участке оставалось пять самок и два самца, покинули участок семь самцов и две самки (возможно, часть из них погибла). Из оставшихся в конце июля погибли еще три суслика — две самки и один самец (пойманы человеком).

Таким образом, с августа 1969 г. по август 1970 г. погибло за период спячки 16,6%, за период размножения 28% (по вине человека погибло 12%, канюка — 16%), покинуло участок 36%.

Возрастной и половой состав сусликов, ушедших в спячку в 1970 г. (Свердловская обл.), следующий:

Возраст суслика	Количество		
	самок	самцов	общее
3 года	1	1	2 (22,2)*
1 год	2	1	3 (33,4)
4 мес.	3	1	4 (44,4)

* В скобках — общее количество сусликов, % от всего количества животных.

Весной 1971 г. на контрольном участке вышло из спячки 10 сусликов. Проверка показала, что из них восемь местных и два пришедших (самцы). Не вышел из спячки один старый самец.

Половой и возрастной состав сусликов после спячки (в момент выхода сусликов на поверхность) был следующий:

Возраст сусликов	Количество		
	самок	самцов	общее
4 года	1		1 (10)*
1 год 10 мес.	2	1	3 (30)
10 мес.	3	3	6 (60)

* В скобках — общее количество сусликов, % от всего количества животных.

В мае погибла одна молодая самка (отловлена человеком). Оставшиеся самки принесли потомство: четырехгодовалая — девять сусликов (пять самок и четыре самца); две двухгодовалые — восемь и 10 сусликов (соответственно три самки и пять самцов; шесть самок и четыре самца), две годовалые самки — пять и семь сусликов (соответственно три самки и два самца; четыре самки и три самца). Одна из двухгодовалых самок погибла вместе с выводком (10 сусликов уничтожены человеком). В первые дни после выхода шесть сусликов стали добычей канюка.

После расселения в августе на поле остались восемь молодых сусликов (12,2%), мигрировали 15 сусликов (30,7%). Кроме этого, 11% погибли во время спячки.

Из полученных материалов видно, что с ростом численности доля старших возрастных групп уменьшается. Основу популяции как весной, так и после выхода из спячки составляют годовалые и сеголетки.

Половой и возрастной состав сусликов, ушедших в спячку в 1971 г., был следующий:

Возраст	Количество		
	самок	самцов	общее
4 года	1	—	1 (6,7)*
3 года	—	—	—
2 года	1	1	2 (13,3)
1 год	2	3	5 (33,4)
3,5 мес.	5	2	7 (46,6)

* В скобках — количество сусликов, % от всего количества животных.

Весной 1972 г. из спячки вышло 18 сусликов: 14 из них местные, а четыре с других участков (все самцы). За период спячки погиб один суслик (самец-первогодок). Возрастной и по-

ловой состав сусликов на контрольном участке после выхода из спячки в 1972 г. был таким:

Возраст, лет	Количество самок	самцов	общее
5	1	—	1 (5,5)*
4	—	—	—
3	1	1	2 (10,1)
2	2	3	5 (28,9)
1	5	5	10 (55,5)

* В скобках — количество сусликов, % от всего количества животных.

В период размножения погибли две самки и два самца (один суслик пойман собакой, три — людьми). Все оставшиеся семь самок принесли сусликов.

Их количество и соотношение полов было следующим:

	Количество сусликов в выводке						
	6	7	7	9	11	12	8
Количество самок	4	3	2	6	7	4	6
самцов	2	4	5	3	4	8	2

В первые дни человеком уничтожено два выводка (по восемь и 11 штук) вместе с самками (пятилетняя и годовалая), один выводок (семь штук) был полностью выловлен канюком. В момент расселения погибло 18 сусликов: из них два суслика были уничтожены собакой и восемь — человеком. Кроме этого, восемь животных погибли в период затяжных дождей, сопровождавшихся резким понижением температуры воздуха. У животных наблюдались необратимые параличи, что в итоге приводило к смерти. По нашим наблюдениям, от паралича гибли не только молодые животные, но и взрослые самки (самцы в это время находятся в спячке).

Таким образом, из 60 сусликов 27 были уничтожены человеком, семь — канюком, два — пойманы собакой и восемь — погибли от паралича, всего погибло 73% молодых животных. После расселения на площадке осталось девять молодых (семь самок и два самца). Следовательно, на долю покинувших площадку приходится 11,4% (семь сусликов). При учете гибели животных старших возрастных групп общие потери на контрольном участке (из 78 животных) следующие: человеком уничтожено 32 суслика (41,0%), поймано собакой три суслика (3,8%), канюком семь сусликов (8,9%), погибли от паралича восемь сусликов (10,3%), всего погибло 50 сусликов (64,0%). Всего по вине человека погибло 64% сусликов от количества всех животных.

В последующие годы, до 1976 г. включительно, отлов животных проводился только один раз в год в момент выхода их

Возрастная структура большого суслика в разных частях ареала, %

Возраст сусликов, лет	Казахстан (Слудский, 1969)	Куйбышевская обл. (Артемьев, 1968)	Свердловская обл.					
			1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.
1	62,0	66,2	60,0	55,5	50,8	47,4	53,1	48
2	24,4	20,6	30,0	28,5	28,7	30,1	26,4	28
3	7,3	5,2	—	10,1	12,3	13,5	12,3	16,0
4	6,3	6,2	10,0	—	8,2	9,0	4,1	9,0
5	—	1,8	—	5,5	—	—	4,1	—

из спячки. В таблице представлены сравнительные данные по возрастному составу большого суслика на контрольном участке в Свердловской области и в других частях ареала.

Таким образом, численность большого суслика на Среднем Урале после падения ее в 1969 г. достигла прежнего уровня (1968 г.) через два года. Такое быстрое восстановление численности объясняется высокой интенсивностью размножения большого суслика в Свердловской области (Некрасов, 1975). Обследование поселений сусликов в южных районах Свердловской области на территории площадью около 16 000 *км*^{2} показало, что цифры, полученные на стационарном участке, отражают общую закономерность изменения численности вида на Среднем Урале.

Представленные материалы позволяют обобщить некоторые данные по возрастной структуре популяции и факторы смертности.

Возрастная структура. В последнее время на огромном материале показана важная роль возрастной структуры популяции в приспособлении к специфическим условиям среды. Поддержание оптимальной возрастной структуры популяции — один из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания (Шварц и др., 1964).

Возрастная структура популяции большого суслика в районе наших исследований характеризуется значительным преобладанием годовалых и двухгодовалых животных. Этим двум возрастным группам в динамике численности принадлежит ведущее место, так как в популяции в разные годы они составляют от 76 до 90% (см. таблицу).

Подобную возрастную структуру имеют большой и малый суслики в Куйбышевской области (Артемьев, 1968) и в Казахстане (Слудский и др., 1969). Исключение — только пойма р. Урал, где в связи с большей продолжительностью жизни годовики составляют около 40%. Таким образом, доля старших возрастных групп в популяции ничтожна, до трех-четырехлетнего возраста доживают немногие особи.

По нашим данным, старшая возрастная группа также со-

ставляет незначительную долю от общего числа особей в популяции. Однако эта группа выполняет важную роль в популяции.

Как отмечалось, во время зимы с глубоким промерзанием почвы выживают преимущественно особи старшей возрастной группы, т. е. эта группа является своеобразным резервом популяции, играющим основную роль в сохранении популяции в экстремальных условиях.

Половой состав популяции. Данные по соотношению полов у большого суслика весьма противоречивы. Так, в Татарской АССР, по наблюдениям В. И. Тихвинского (1932), среди взрослых сусликов (464 экз.) преобладали самки (65,5%), среди молодых (95 экз.) — самцы (60%). По данным В. А. Попова (1960) для этого же района, взрослые самки составляли 66,6%, молодые — 54,5% (по четырем выводкам). В Оренбургской области (Бажанов, 1948) в период гона (апрель) на одну самку приходилось два-три взрослых самца, а при учете и прошлогодних самцов, проявляющих половую активность, это соотношение равно 1 : 6. Среди молодых особей преобладали самки (55%). В пределах Казахстана среди взрослых сусликов по наблюдениям разных лет отмечено некоторое преобладание самок (58%) над самцами (42%), а среди молодых (400 особей) соотношение полов близко 1 : 1 (самок 51,4%, самцов 48,4%; Слудский и др., 1969). Мы также располагаем данными по Северному Казахстану. В период с 1 по 9 июня 1972 г. отловили 70 взрослых сусликов в Кустанайской области. Среди них было 65% самок. Таким образом, среди взрослых сусликов в большинстве районов преобладали самки. Однако авторы отмечают, что соотношение полов, полученное путем отлова животных в течение всего активного сезона, не отражает действительности ввиду различной экологии самцов и самок. В конце мая наблюдалось значительное снижение активности самцов, а в июне они в подавляющем большинстве находились в спячке. Учитывая это, мы при установлении соотношения полов в популяции большого суслика на Среднем Урале в расчет брали только животных, отловленных в апреле — начале мая. Прежде чем вылавливать сусликов, мы определяли точное количество сусликов, заселяющих то или иное поселение.

В результате проведенных исследований нами установлено, что соотношение полов среди взрослых сусликов (354 экз.) близко 1 : 1 (самок 50,8%). У молодых сусликов при просмотре 32 выводков (259 суслят) получили следующее соотношение полов: самок 48,5%, самцов 51,5%. Таким образом, в популяции сусликов Свердловской области соотношение полов приблизительно равно 1 : 1. Это относится как ко взрослым, так и к молодым животным.

Факторы смертности. Наши наблюдения показали, что хищники (как птицы, так и млекопитающие) существенной роли в снижении численности популяции не играют. Так, по наблюде-

ниям, от хищников погибло 19% сусликов. Безусловно, что эти цифры занижены, так как учесть всех погибших сусликов сложно.

Из млекопитающих на обследуемой территории опасность для суслика представляли бродячие собаки, кошки, колонок и светлый хорь. В поселениях, расположенных около населенных пунктов, от кошек гибнет до 20% молодняка. Собаки особенно опасны в период расселения сусликов. В это время суслики встречались даже там, где не было нор, поэтому становились легкой добычей собак. У поселившихся на новом месте сусликов нора, как правило, была очень короткая (длиной всего 50—60 *см*), поэтому собаке можно было легко достать зверька. Светлый хорь и колонок, ввиду их малочисленности, играли незначительную роль в снижении численности сусликов.

Из хищных птиц для суслика были опасны канюк, коршун, лунь и орел-могильник. Все эти птицы охотились только на молодых животных. Наибольшую опасность в районе исследований из перечисленных птиц представлял канюк, особенно в первые дни после выхода сусликов на поверхность (замечено, что для взрослых сусликов канюк не опасен). Очень опасен канюк для поселения сусликов в лесу, на опушке леса, в колке. В этих местах он, пользуясь прикрытием деревьев и кустарников, может полностью уничтожить выводок. Для выводков, норы которых расположены на открытых местах, канюк менее опасен.

Остальные два вида (коршун и лунь) являются потенциально опасными. Однако за четыре года мы не наблюдали, чтобы эти хищники пытались поймать взрослого суслика. Аналогичные наблюдения приведены и для других районов (Тихвинский, 1932; Попов, 1960; Артемьев, 1968). Потенциальными врагами сусликов можно считать и врановых птиц (ворон, грач, сорока). Мы неоднократно наблюдали за нападением этих птиц на молодых животных, но они всегда были безуспешными.

Таким образом, пернатые и четвероногие хищники не играют существенной роли в снижении численности сусликов. Ведущим фактором снижения численности популяции сусликов в районе исследований, следовательно, является деятельность человека. Даже на контрольном участке, который посещается человеком меньше, чем все известные нам поселения сусликов, ежегодно уничтожается значительная часть животных. В 1970 г. по вине человека погибло 12%, в 1971 г.—27%, а в 1972 г.—42% от всего поголовья. Чем выше численность, тем больший процент сусликов гибнет по вине человека. В отдельных поселениях, по нашим наблюдениям, местное население уничтожает около 90% молодых сусликов.

Таким образом, основными факторами, определяющими динамику численности сусликов, как и других животных, являются размножение и смертность. Исходя из высокой воспроизводительной способности большого суслика в районах Среднего

Урала, можно было ожидать большей плотности этого вида, но, как показывают наши данные, численность вида была очень низка. Причиной низкой численности являются факторы смертности, главным из которых может быть сильный пресс со стороны человека, действие которого усугубляется недостатком мест для поселения сусликов.

ЛИТЕРАТУРА

Артемьев Ю. Т. Материалы по экологии и динамике численности малого и рыжеватого суслика.— В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Изд-во Казах. гос. ун-та, 1968, вып. 2, с. 35—51.

Бажанов В. С. Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика.— Зоол. ж., 1948, т. 27, вып. 6, с. 547—554.

Зарудный Н. А. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи, т. 3. М., 1897, с. 284.

Кузнецов Б. А. Млекопитающие степной полосы Южного Урала.— Бюлл. МОИП, 1928, т. 37, вып. 3—4, с. 282—285.

Некрасов Е. С. Особенности сезонной жизнедеятельности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал).— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, с. 76—90.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 468 с.

Слудский А. А., Варшавский С. Н., Исмаилов М. И. и др. Млекопитающие Казахстана, т. 1. Алма-Ата: Наука, 1969. 455 с.

Тихвинский В. И. Биология рыжеватого суслика.— Уч. зап. Казах. гос. ун-та, 1932, т. 1. с. 253.

Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных приспособлениях животных к изменению среды обитания.— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 4, с. 483—487.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА 1980

А. А. КИСЕЛЕВ

РОСТ, СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОГОВ КОСУЛИ НА УРАЛЕ

Рога у самцов косуль являются главным образом турнирным оружием, отростки на рогах выполняют защитную функцию при схватке соперников. Изредка встречаются взрослые самцы с остроконечными рогами. По предположению С. А. Северцева (1951), они повторяют стадию развития рогов козленка или отдаленных предков. В бою косули с такими рогами часто убивают соперника. Морфологические особенности рогов могут служить индикатором физиологического состояния животного. Сильные и здоровые самцы имеют более мощные рога. Рост и развитие рогов косули изучались рядом авторов (Туркин, Сатунин, 1902; Браунер, 1923; Лавров, 1929; Дементьев, 1933; Северцев, 1941, 1951; Флеров, 1952; Фетисов, 1953; Пастернак, 1955; Соколов, 1956, 1959; Лавов, 1976; Смирнов, 1975, 1978; Киселев, 1977).

На Южном Урале в Ильменском заповеднике рост и развитие рогов сибирской косули изучался в вольере Ю. В. Аверины (1949). По росту и развитию рогов среди зоологов нет единого мнения. Одни (Туркин, Сатунин, 1902; Дементьев, 1933; Флеров, 1952, и др.) считают, что по числу отростков на рогах можно определять возраст косули до 4 лет. И. И. Соколов (1956, 1959) указывал, что при благоприятных условиях существования уже первые рога косули достигают к годовалому возрасту полного развития и имеют по три конца каждый. Рога у косуль растут только у самцов, но есть сообщения о наличии рогов у самок (Флеров, 1952; Соколов, 1959, и др.). В нашей коллекции имеется три черепа взрослых самок с признаками развития рогов. На одном черепе имеются выросты, напоминающие начальную стадию формирования рогов. На черепе второй самки есть четко сформированный «пенек» — рога высотой 3, диаметром 2 *см*. В верхней части «пенька» имеется грибообразное разрастание диаметром 3 *см*. Наличие такого «пенька» дает основание полагать, что у самки был рог. На черепе третьей самки (отстрелянной браконьерами в марте

1978 г.) имелся левый рог в стадии роста, длиной от основания черепа до вершины рога 6, диаметром 2 *см*. На стержне рога имеются продольные бороздки, глубиной до 3 *мм*. Выше «пенька» рога, диаметр которого равен 15 *мм*, заметно формирование розетки рога. У самки был поврежден коленный сустав задней правой ноги. В коллекции музея Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина находятся чучела самок косуль, у которых также имеются рога. Для характеристики рогов косуль, обитающих на Урале, нами изучены рога сеголетков, полуторагодовалых и взрослых самцов. Рога взрослых самцов оценивались по 13 показателям.

1. Общая длина рога (максимальная) измерялась по внешней кривизне рога от основания розетки до вершины среднего отростка рулеткой.

2. Основная длина рога измерялась по прямой от основания розетки, в центре передней ее части — до вершины среднего отростка штангенциркулем.

3. Длина первого отростка измерялась от вершины угла первого дихотомического ветвления стержня рога до конца отростка.

4. Длина второго отростка — от вершины угла второго дихотомического ветвления до конца отростка.

5. Длина третьего отростка — от веришны угла второго дихотомического ветвления до конца отростка.

6. Размах («раскид») рогов измерялся по наибольшему расстоянию внешних точек между правым и левым рогом.

7. Расстояние между концами первых отростков измерялось по прямой между центрами концов первых отростков.

8. Длина основного стержня измерялась от основания розетки, в центре передней ее части, до вершины угла первого дихотомического ветвления.

9. Длина осевого стержня измерялась от основания розетки до вершины угла второго дихотомического ветвления.

10. Диаметр основного стержня измерялся в средней части рога, между основанием и первым отростком.

11. Диаметр осевого стержня измерялся в средней части рога, между первым и вторым углами дихотомического ветвления.

12. Диаметр розетки измерялся по наибольшему расстоянию между внешними точками.

13. Диаметр «пенька» (колонки) измерялся по наибольшему расстоянию между внешними точками.

По результатам измерений правого и левого рогов вычисляли средние значения.

Формирование рогов у молодых самцов начинается с четырехмесячного возраста. Сначала в верхней части черепа, под кожей, появляются выпуклости в виде бугорков, из которых развиваются первичные рожки — «шпильки». Первичные рож-

ки у молодых самцов, в шести-семимесячном возрасте имеют длину от 1 до 5 *см*. Они покрыты густым мехом. По данным Ю. В. Аверина (1949) и нашим наблюдениям, в конце декабря в возрасте шести-семи месяцев рост первичных рожек прекращается и возобновляется обычно в январе-феврале. Рога растут в длину и утолщаются. В возрасте 8 мес. в нижней части рогов, на расстоянии 25—30 *мм* от основания черепа, образуется кольцевое утолщение, из которого в дальнейшем формируется розетка. Нами 7 июня 1975 г. был встречен молодой самец с еще неполностью сформированными рогами. К августу рога полностью формируются и очищаются от кожи. На первых рогах, в нижней части имеется небольшая по размерам розетка, на которой имеются мелкие «жемчужины» по 2—5 *мм* длиной. На стержне в нижней части появляются продольные ребра и бороздки, а также небольшое количество мелких «жемчужин». Первичные рога косуль, как правило, остроконечные, но у некоторых особей в верхушечной части заметны раздвоение или выступы — формирование первого и второго отростка. Из 17 черепов косули в возрасте 12—18 мес. (возраст определен по зубам) видно, что имели рога с простыми «спичками» пять самцов; у двух — рога были на конце уже с развилками, у трех — один рог с двумя, а второй — с тремя концами (Соколов, 1956). У шести самцов рога были развиты в полной мере и имели по три конца каждый. И. И. Соколов считал, что рога в виде «спичек» у самцов-второгодков являются не правилом, а скорее исключением. Рога-«спички» и вильчатые рога (с четырьмя концами) свидетельствуют о неблагоприятных условиях развития животного и встречаются иногда у вполне взрослых, судя по развитию черепа, экземпляров (Соколов, 1956). Однако из всех добытых нами самцов косуль в возрасте от 1 года 4 мес. до 1 года 6 мес., а также у трех самцов, содержащихся в вольере до 11-месячного возраста, не имелось рогов, развитых в полной мере с тремя отростками на каждом роге, хотя добытые нами самцы были нормально развиты и хорошо упитаны. Общий вес тела полуторагодовалых самцов составлял 36—43 *кг*.

Самцы косуль, обитающих на Среднем Урале, начинают сбрасывать первичные рога в возрасте 1 года 5 мес., со второй половины ноября и до конца декабря. На Южном Урале косули начинают сбрасывать рога на 10 дней раньше.

Нами на территории Джабык-Карагайского бора 14. XI—1973 г. и 13. XII — 1974 г. были добыты полуторагодовалые самцы с рогами, а 26. X — 1977 г. — полуторагодовалый самец, у которого рога находились перед стадией сбрасывания. При усилии в 10—15 *кг* (при попытке перетащить косулю за рог) он отломился. Процесс роста и сбрасывания первичных рогов очень растянут по сравнению с ростом и сбрасыванием рогов у косуль в старшем возрасте. Видимо, одной из причин может быть то, что рождение косуль происходит не одновременно,

а растянуто с мая по июль. Самцы, рожденные в мае, при прочих одинаковых условиях развиваются быстрее самцов, рожденных в июне — июле, и у них раньше формируются рога. Поэтому сбрасывание рогов происходит в разные сроки. У самок рождается от одного до четырех косуль. Косулята, которых в помете один или два, развиваются быстрее, чем те, которых в помете трое или четверо, так как одному или двум косулятам материнского молока достается больше. Процесс роста и формирования рогов у этой группы косулят заканчивается раньше, и раньше наступает период сбрасывания рогов. Имеются случаи, когда по разным причинам в период лактации погибает самка. Оставшиеся в живых молодые косули росли слабыми, у них резко задерживался процесс развития и формирования рогов. Нами 13.XI — 1973 г. и 14.XXII — 1974 г. были добыты самцы сеголетки, которые находились отдельно от других косуль. Эти самцы по общему состоянию и развитию рогов значительно отставали от других сеголетков. Рожки у них находились только в начальной стадии развития (на черепе имелись выступы высотой около 1 *см*). Естественно, что дальнейшее развитие и формирование рогов у таких самцов происходит с опозданием. И, соответственно, сбрасывание рогов у них будет происходить в более поздние сроки, по сравнению с нормально развитыми животными.

Рост вторичных рогов у самцов косуль начинается со второй половины января, т. е. в возрасте 1 год 8 мес., с утолщения пеньков и образования сферической выпуклости в верхней части пенька, как и у взрослых животных. Рога растут сравнительно быстро. В первой декаде марта рога косуль во время начальной стадии формирования имели в длину 18 *см* первого отростка. В этот период они покрыты кожей и густым мехом. Нижняя и средняя части рога проходят стадию окостенения, а средняя и верхняя остаются неокостеневшими. На этой стадии рога легко повреждаются. При отлове и содержании косуль, рога у всех самцов травмировались, животные теряли много крови.

В конце апреля рост рогов заканчивался. В последней декаде мая начиналась чистка рогов (Новиков, Тимофеева, 1964). Кора обдирается на протяжении 30—70 *см* по длине ствола, начиная с 10—40 *см* от земли и вплоть до 50—110 *см*. По нашим наблюдениям, чистка рогов на Урале начиналась в те же сроки. Вторичные рога вырастают, как правило, с тремя отростками на каждом роге. У больных и раненых особей рога вырастают без отростков или только с двумя отростками. В этом возрасте рога большинства самцов значительно меньше рогов более старших самцов. В последующие годы рост и развитие происходит примерно в те же сроки. В более старшем возрасте (4—8 лет) рога начинают расти несколько раньше. Так, 12 марта 1975 г. нами был отловлен взрослый самец (пяти лет), ко-

торый имел рога длиной 30 *см* с тремя сформированными отростками.

Наиболее мощные рога вырастают у самцов в возрасте от 4 до 8 лет. Сбрасывание рогов в этом возрасте, по нашим наблюдениям, происходит с третьей декады октября до 10 ноября. Осенью, после окончания гона, на месте соприкосновения рога с пеньком появляются «полоски», которые постепенно увеличиваются, в результате чего рог отваливается (Лавров, 1929). По данным Н. П. Лаврова (1929) и нашим исследованиям, плоскости разлома рогов не всегда бывают ровными и горизонтальными, как отмечал А. А. Браунер (1923). Диаметр «пенька» с возрастом животного увеличивается, а его высота уменьшается за счет отслоения части костной ткани с ежегодно сбрасываемыми рогами. На территории Джабык-Карагайского бора 6 и 7 октября 1977 г. мы добыли двух взрослых самцов, рога у которых не были подготовлены к сбрасыванию. В том же бору 22 и 23 октября отловлены два самца, рога у которых находились в стадии сбрасывания (при легком усилии рог отламывался от «пенька»). В 1973 г. все взрослые самцы, отстрелянные в Свердловской области после 6 ноября, были без рогов. Однако в 1974 г. 8 ноября отстрелян самец с рогами в стадии сбрасывания. В 1975 г. 8 и 11 ноября отстреляно два взрослых самца с рогами. На рост и развитие рогов и сроки их сбрасывания влияют многие факторы, в том числе и травмы.

Самцы, добытые в ноябре с рогами, имели травмы. Один самец был ранен в прошедшем году в голову дробью № 1. Дробина вошла в кость черепа и обросла костной тканью. Второй самец имел травму внутреннего левого уха, возможно, вследствие ранения или заболевания.

Рога косули имеют большую индивидуальную изменчивость. У самцов косуль уже в шестимесячном возрасте прослеживается индивидуальная изменчивость рогов по диаметру, их длине и внутреннему расстоянию. В этом возрасте у добытых нами самцов длина рожек («шпилек») колеблется от 1 до 5,5 *см*, а диаметр — от 0,8 до 1,5 *см*. Внутреннее расстояние между рожками возле черепа составляет 2,6—4,2 *см* (Киселев, 1977).

В полуторагодовалом возрасте, кроме указанных трех признаков, появляются различия в строении правого и левого рогов. Рога животных в этом возрасте отличаются по размерам розетки, по количеству и форме «жемчужин». Характерным признаком различия становится развал рогов. У добытых нами самцов-второгодков в октябре, ноябре и первой половине декабря 1973, 1974, 1976 и 1977 гг. рога имели длину 13—15 *см*, развал рогов составлял в пределах 10,5—13 *см*, все они были одноконечные, но на отдельных рогах в вершине рога имелись раздвоения (рис. 1).

На третьем году жизни у большинства особей рога вырастают с тремя отростками. В этом возрасте, кроме перечислен-

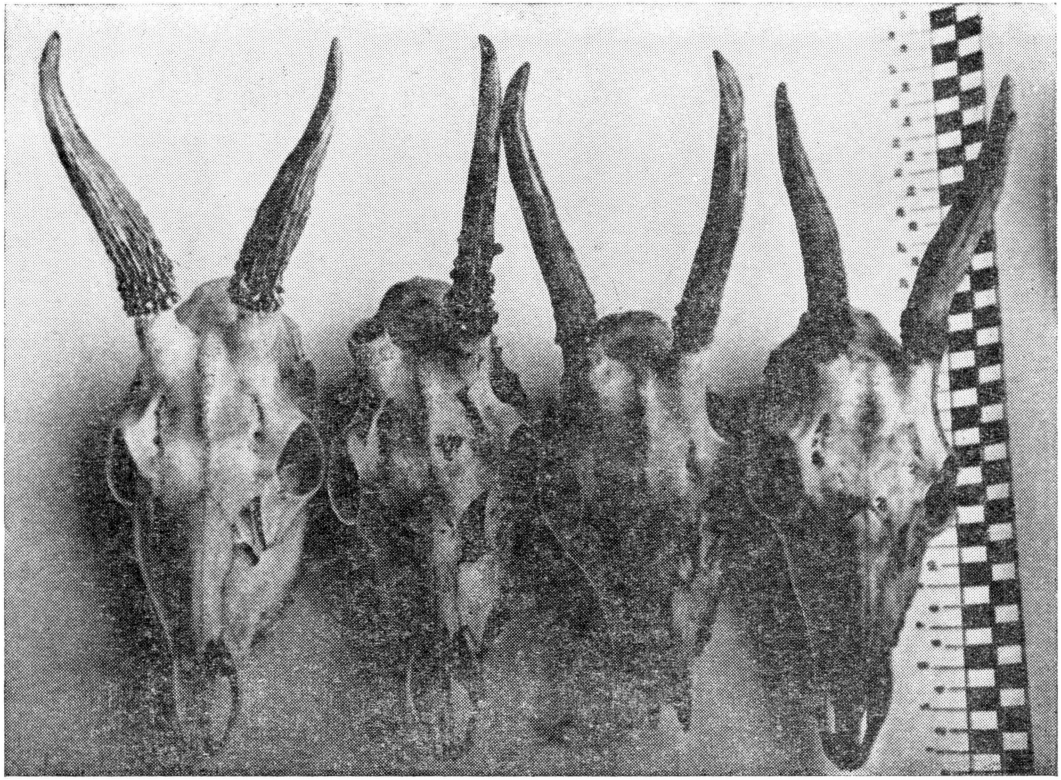


Рис. 1. Рога косуль в возрасте полутора лет.

ных признаков, они отличаются друг от друга по количеству, длине и диаметру отростков, а также по их расположению на стволе рога. Добытые нами косули в этом возрасте имели следующие размеры рогов: наибольшую длину 190—220, развал (размах) рогов 170—180, диаметр розетки 28—32 и диаметр основного рога 20 *мм*. Наибольшие индивидуальные различия в морфологической структуре рогов наблюдались у косуль в возрасте старше 4 лет. Из табл. 1 видно, что рога у взрослых самцов, обитающих в северной части ареала, крупнее, чем у косуль, обитающих южнее. Общая и основная длина рогов и длина третьего отростка у самцов из Свердловской области достоверно больше, чем из Челябинской. Длина отростков рогов очень изменчива. Большая индивидуальная изменчивость имеется по размаху рогов, расстоянию между концами первых отростков, диаметру розетки и «пенька» рога. Географическая изменчивость рогов косули на протяжении всего ареала не так велика. У нормально развитых рогов взрослых животных во всех регионах имеется по три отростка на каждом роге. Отростки одинаково располагаются на стволе рога. Однако по ряду признаков рога косуль, обитающих на Урале, значительно отличаются от рогов косуль из других регионов (табл. 2).

Из табл. 2 (по Пастернаку, 1955) видно, что исследованные нами рога косуль, обитающих на Урале, по своим размерам близки к рогам косуль, обитающих в Казахстане, на Алтае и в Саянах. Уральские косули имеют самый большой раскид рогов, по длине первого отростка они также превосходят рога косуль из других регионов. Уральские косули имеют более крупную розетку рога. Различают пять типов рогов (Пастернак, 1955).

Первый тип. Осевые стержни прямые, раскид их мал, левый и правый стержни расходятся под углом не более 15°. Рогов такого типа среди обследованных нами самцов не имелось.

Второй тип. Осевые стержни рогов почти прямые, но раскид их значительно выше (прямые, раскинутые). Такого типа рогов среди обследованных нами самцов имелась одна пара.

Третий тип. Осевые стержни в нижней своей трети выгибаются наружу и в верхней части снова сгибаются в большей или меньшей степени внутрь (яйцевидные рога). Рогов такого типа среди обследованных косуль имелось 14 пар (42,7%).

Четвертый тип. Осевые стержни сразу или близко от розеток изгибаются наружу, и рога при этом получают значительный раскид (корзинообразные). К такому типу относятся 18 пар или 54,6% от обследованных рогов.

Пятый тип. Осевые стержни в нижней своей части направлены под острым углом внутрь, затем, почти соприкасаясь в месте изгиба, резко изгибаются в стороны и в верхней части вновь сближаются (лировидные). Рогов такого типа из обследованных нами нет.

Размеры рогов взрослых самцов косули на территории Свердловской

Размер, *мм*	Свердловская область			
	n	$M \pm m$	Lim	σ
Общая длина рогов	24	329±4,5	295—374	22
Основная длина рогов	24	318±5,5	270—345	26,8
Длина отростков				
первого	24	76±3,2	45—105	15,6
второго	23	79±3	59—114	14,8
третьего	24	97±3,2	63—122	16,0
Размах рогов	21	298±12,2	181—360	54,7
Расстояние между концами первых отростков	20	173±11,6	45—250	52,1
Длина первого стержня	21	152±3,4	122—179	15,5
Длина осевого стержня	21	230±5,8	200—281	26,5
Диаметр				
основного стержня	81	25,4±0,9	19—34	3,7
осевого стержня	10	22,1±0,8	19—27	2,6
розетки	24	44,8±1,4	37—57	6,9
«пенька» рога	17	26,1±1	20—37	4,2

Всего обследовано нами 95 пар рогов в возрасте старше 3 лет, за исключением рогов уродливых.

У взрослых самцов довольно часто встречаются уродливые рога (Динник, 1910; Лавров, 1929). А. С. Фетисов (1953) писал, что на голове самцов косуль иногда появляется сплошной наплыв роговой массы шарообразной формы. Он бывает настолько массивным, что доходит до ротового отверстия, закрывая при этом глаза. Причиной образования уродливых рогов чаще всего служит повреждение краев венечного отростка лобной кости. Уродливость, как и сплошные роговые наплывы, может возникать и вследствие повреждения семенников (при отстреле и т. д.). Подобных наплывов на голове самцов косуль, обитающих на Урале, нам не известно. Однако в коллекции музея Ильменского государственного заповедника имеются рога с кораллообразными наростами на основном и осевом стрежнях рогов. Аналогичные рога найдены нами на территории Ирбитского района Свердловской области. Эти рога имеют сильно разросшиеся розетки диаметром 85 *мм*, вплотную подходящие друг к другу. Высота розеток достигает 50 *мм*. Основная длина рогов превышает 250 *мм*. Имеются четко видимые три отростка на каждом роге. На левом роге они имеют относительно правильное расположение, а на правом и первый, и второй отростки сильно изогнуты и асимметричны. Почти на всей поверхности рогов находятся мелкие наросты, различные по величине и форме. Обращает на себя внимание их значительный вес

Таблица 1

и Челябинской областей

Челябинская область				
n	$M \pm m$	Lim	σ	t
16	310±5,1	280—340	20,3	2,8
16	291±5,0	250—325	20,0	3,6
15	82±4,8	40—100	19,3	1,0
14	79±4,8	50—115	19,3	0,1
16	72±4,5	20—110	18,2	4,6
11	278±14,3	205—330	47,5	1,1
9	170±9,5	125—215	28,4	0,2
16	147±3,9	113—182	15,5	1,0
16	222±4,5	195—265	17,8	1,0
16	26,0±0,5	22—30	2,0	0,6
14	21,5±0,6	18—24	2,3	0,6
15	44,8±2,1	35—62	8,2	—
23	28,2±0,7	22—37	3,2	1,8

(0,9 *кг*) и объем (320 *см*^{3}), в то время как нормально развитые рога имеют вес 0,5 *кг*. Среди других уродств встречается и вырастание дополнительного отростка от основания рога, которое по своим размерам значительно превосходит все остальные отростки. Из 48 исследованных нами рогов этот вид уродства имелся у двух особей.

Встречаются случаи, когда основной рог разделяется на два или три отростка, которые имеют иногда почти одинаковую длину. Встречаемость такого признака уродства составила 4,2%. Исключительно редко видели самцов с тремя рогами. В нашей коллекции имеется одна пара таких рогов. Самец с такими рогами был добыт на территории Свердловской области. Имеются рога, у которых первый отросток отделяется от ствола рога значительно ближе к основанию розетки, чем обычно, а на втором стволе рога первого отростка нет. На одном из рогов на стволе осевого рога, вместо первого отростка, было три отростка.

На территории Свердловской области 8 ноября 1972 г. был отловлен самец с одним нормально развитым рогом. Второй рог был выломлен, вероятно, вместе с «пеньком». По следам слома можно сделать заключение, что рог был уродивый и рос в сторону, под углом близким к 90° по отношению ко второму рогу. Место слома на черепе заросло костной тканью. Оставшийся рог, особенно розетка, передняя часть рога и первый отросток, сильно стерты (рис. 2). Это дает основание предполагать, что в связи с травмой черепа оставшийся рог длительное время не сбрасывался. Вышеперечисленные отклонения от нормального роста рогов происходят от повреждения венечного отростка лобной кости (Фетисов, 1953; Пастернак, 1955) и семенников. По нашим наблюдениям, уродливые рога вырастают и от повреждения их в начальной стадии роста, и от травмирования черепа. На формирование рогов влияют и другие факторы. После сильного лесного пожара (июнь 1975 г.) в Джабык-Карагайском бору на следующий год частота встречи сам-

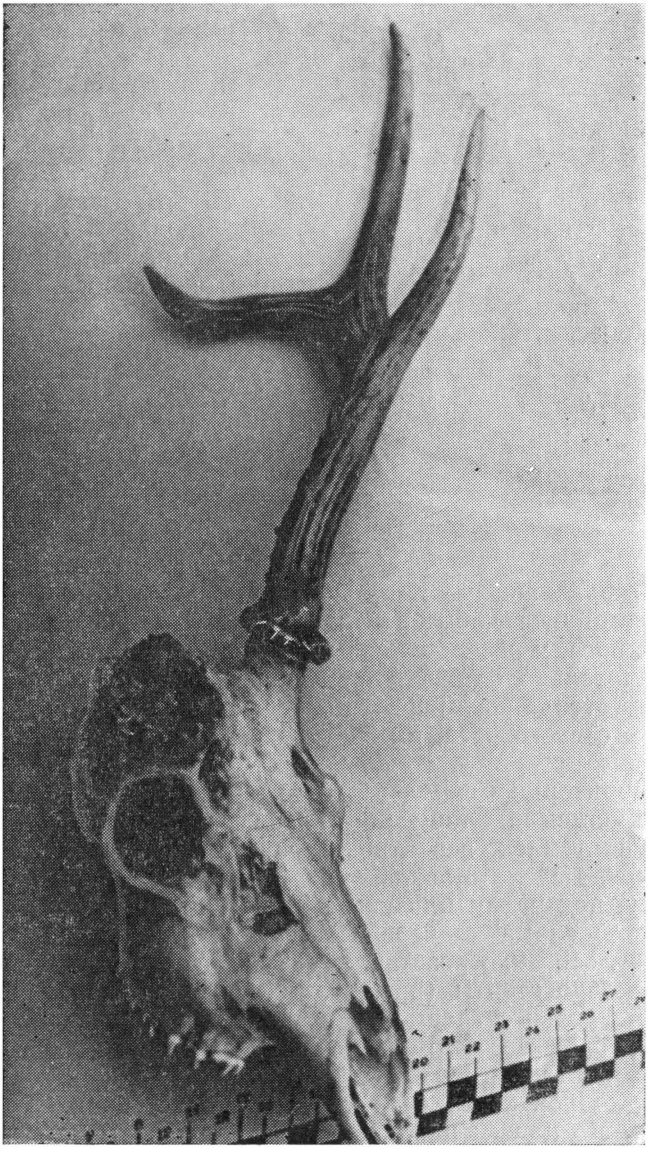


Рис. 2. Череп косули со сломанным рогом.

Таблица 2

Географическая изменчивость некоторых абсолютных и относительных размеров рогов

Размер	Урал	Беловежская пуща	Северный Кавказ	Казахстан	Алтай	Монголия	Дальний Восток
Наибольшая длина рога, *мм*	320	225	291	311,8	335,5	291,9	262,5
Раскид (размах) рогов, *мм*	228	152,1	221,2	240	242,9	235	138
Длина отростка, *мм*							
первого	79	40,72	71,2	49,7	73,5	58,1	52,2
второго	84	45,6	67,7	87,3	85,4	78,7	53
третьего	78	45	70	75,5	69,8	70,6	53
Длина осевого стержня рога, *мм*	226	162,2	200	210,9	230,2	208,1	191,1
Диаметр розеток, *мм*	44,8	32,6	36,1	36,2	37	35,7	33,3
Длина отростка, % длины осевого стержня							
первого	37	39	37,8	32,4	32,4	31,1	33
второго	37	42,1	45,9	40,5	35,9	39,7	41,8
третьего	34	36,6	34,8	32,3	29	32,5	37,9

цов с неправильно развитыми и уродливыми рогами увеличилась до 30%. Из общего количества обследованных нами рогов взрослых косуль на территории Свердловской и Челябинской областей уродливых имелось 12,4%. У европейских косуль на территории Польши среди трехлетних самцов с деформированными рогами зарегистрировано около 50%, среди четырех- и пятилетних — 39%, у шести- и семилетних — 30%, а у восьмилетних и старше — 24%.

Из результатов обследования видно, что на территории Урала у самцов косуль имеются рога преимущественно трех и четырех типов (97%).

При сравнении рогов из разных регионов (см. табл. 2) видно, что исследованные нами рога по своим размерам близки к рогам косуль, обитающих в Казахстане, на Алтае и в Саянах. Уральские косули имеют самый большой раскид рогов, по длине первого отростка они также превосходят рога из других регионов. Уральские косули имеют более крупную розетку рога.

Заключение

1. У исследованных нами самцов-сеголетков к пяти-, семимесячному возрасту первичные рожки вырастают до 5,5 *см*. У самцов в полуторагодовалом возрасте вырастают одноконечные рога длиной 15 *см*. Рога с двумя и тремя отростками могут вырастать только в особо благоприятных условиях при доставке кормов в течение всего периода роста рогов, что в есте-

ственных условиях бывает довольно редко. В возрасте двух с половиной лет вырастают полностью сформированные рога с тремя отростками, но они в большинстве случаев по диаметру основного и осевого стержня рога и по величине, и количеству жемчужин уступают рогам более взрослых самцов.

2. Сроки роста и формирование рогов зависят от общей упитанности животного, его физиологического состояния и от наличия доступных кормов в местах обитания.

3. Самцы, обитающие в северной части ареала, имеют более мощные рога по сравнению с косулями из южной части ареала.

4. Сбрасывание рогов у взрослых самцов происходит в период с 25 октября по 10 ноября. У самцов в полугодовалом возрасте сбрасывание рогов происходит с 1 ноября по 15 декабря. Сроки сбрасывания рогов зависят от физиологического состояния животного и погодных условий.

5. У большинства уральских косуль рога имеют «корзинообразное» строение. Основные стержни сразу или близко от розеток изгибаются наружу, и рога при этом получают значительный раскид (размах).

6. Среди взрослых самцов уродливость рогов достигает 12,4%. Она происходит при повреждении венечного отростка лобной кости и при повреждении рога в начальной стадии его роста, а также при ранении или заболевании животного.

7. Среди обследованных косуль имеются самки с рогами в пределах 6% от общего количества взрослых самок. Выросты рогов у самок являются отклонением от нормального развития.

ЛИТЕРАТУРА

Аверин Ю. В. Экология косули в Ильменском заповеднике.— Труды Ильменского гос. заповедника, 1949, вып. 4, с. 9—62.

Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. М.: ГИЗ, 1923, с. 83—85.

Дементьев Г. П. Косуля. М.; Л., 1933, 52 с.

Динник Н. Я. Звери Кавказа, ч. 1.— Зап. Кавказ. отд. Русского географ. о-ва. Тифлис, 1910, кн. 27, вып. 1, с. 64—93.

Киселев А. А. Изменчивость рогов косули сибирской.— В кн.: Фауна и морфологическая изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 21—22.

Лавов М. А. Косуля.— В кн.: Охота на копытных. Биологические основы промысла. М., 1976, с. 65—102.

Лавров Н. П. Географическое распространение, биология и хозяйственное значение косули в СССР.— Труды по лесному опытному делу Центральной лесной опытной станции, 1929, вып. 6, с. 49—81.

Новиков Г. А., Тимофеева Е. К. Питание и лесохозяйственное значение косули в лесостепных дубравах.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 2, с. 39—53.

Пастернак Ф. А. Материалы к систематике и биологии косули.— Уч. зап, Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, 1955, т. 38, вып. 3, с. 29—114.

Северцев С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 97 с.

Северцев С. А. Проблемы экологии животных, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 171 с.

Смирнов М. Н. Экологическая морфология рогов косуль Западного Забайкалья.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975.

Смирнов М. Н. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978. 188 с.

Соколов И. И. К методике определения возраста косули (*C. capreolus* L.).— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 8, с. 1238—1249.

Соколов И. И. Копытные звери.— В кн.: Фауна СССР, т. 1, вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 144—172.

Туркин Н. В., Сатунин К. А. Звери России. М., 1902, с. 399—490.

Фетисов А. С. Козуля в Восточной Сибири (ее биология и промысел). Иркутск, 1953. 74 с.

Флеров К. К. Кабарги и олени.— В кн.: Фауна СССР (млекопитающие), т. 1, вып. 2. М.; Л., 1952, с. 92—113.

СОДЕРЖАНИЕ

Г. В. Быкова, Э. А. Гилева, В. Н. Большаков. Кариосистематика (*Clethrionomys* и *Alticola* (Rodentia, Microtinae). Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость у *C. frater, C. glareolus, C. rufocanus* и *C. rutilus* 3

Н. Г. Смирнов, И. Е. Бененсон. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (*Arvicola terrestris.* L.) методом канонического анализа 11

Н. М. Прушинская, В. Н. Большаков, И. Е. Бененсон, Э. А. Гилева. Изменчивость краниологических признаков у двух подвидов копытного лемминга *Dicrostonyx torguatus* Pall. (1779) . . 18

К. И. Бердюгин. Территориальные взаимоотношения грызунов — обитателей каменистых россыпей Урала . 37

Р. А. Семенов, А. В. Судьбин. Динамика размножения, структуры популяции и хронографическая изменчивость морфофизиологических показателей красно-серой полевки на Полярном Урале 54

О. Ф. Садыков. Экологические особенности полевок рода *Clethrionomys* Иремельского горного массива . . . 65

Л. П. Шарова. О влиянии метода отлова зверьков на результаты популяционного анализа землероек 82

Н. Г. Евдокимов. Влияние весеннего паводка на популяционную структуру населения мелких грызунов пойменного биотопа 89

Е. С. Некрасов. Структура популяции и динамика численности большого суслика на северной границе ареала . .101

А. А. Киселев. Рост, строение и изменчивость рогов косули на Урале 109

УДК 599.323.4+576.312.32

Кариосистематика *Clethrionomys* и *Alticola* (*Rodentia, Microtinae*). Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость у *C. frater, C. glareolus, C. rufocanus, C. rutilus*. Быкова Г. В., Гилева Э. А., Большаков В. Н.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Изучены хромосомные наборы красной, красно-серой и рыжей полевок из ряда районов Урала и прилежащих к Уралу территорий, а также тянь-шаньской лесной полевки. Все изученные формы имеют диплоидное число хромосом, равное 56, среди аутосом 52 акроцентрика и два малых метацентрика. *X*-хромосома — крупный акроцентрик; *Y* — самый малый элемент набора, форма которого у разных видов неодинакова. *C. frater*, а также изученные нами подвиды красной и рыжей полевок имеют метацентрическую *Y*-хромосому. У номинального подвида *C. rufocanus* из Башкирии *Y*-хромосома оказалась акроцентрической. У всех широко распространенных видов *Clethrionomys* наблюдается сходная изменчивость формы *X*-хромосомы.

С помощью критерия χ^2 проведено сравнение характера распределения хромосом по относительным длинам в наборах четырех видов. Полученная таким образом схема соотношения видов хорошо соответствует существующим представлениям о филогенетических связях в роде *Clethrionomys*.

Таблиц 1. Илл. 3. Библ. 13 назв.

УДК 591.15 : 591.431.4 : 599.323.4

Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M_1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом канонического анализа. Смирнов Н. Г., Бененсон И. Е.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Работа выполнена на основе анализа промеров и индексов передней непарной петли M_1 водяной полевки. В анализе использовано по пять признаков 606 экземпляров M_1 современных и позднеголоценовых полевок из районов Ямала, Северного Урала, западного и восточного склонов Среднего Урала, Зауралья и Южного Урала. Анализ каждого из изученных признаков не позволил установить различий между какими-либо группами. Величина только одного из признаков M_1 из правых нижнечелюстных ветвей оказалась больше, чем из левых, почти во всех выборках. Канонический анализ показал, что по первой канонической оси выявляются четкие различия между правыми и левыми M_1; по второй канонической оси обнаружена ясная географическая (ландшафтная) изменчивость обобщенных характеристик M_1. Наличие вековой изменчивости четко установить не удалось.

Таблиц 2. Илл. 2. Библ. 4 назв.

УДК 599.323.4+575.2+591.471.4

Изменчивость краниологических признаков у двух подвидов копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779). Прушинская Н. М., Большаков В. Н., Бененсон И. Е., Гилева Э. А.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

С помощью трехфакторного дисперсионного анализа изучали влияние пола с учетом хромосомной конституции и сезона рождения на изменчивость размеров и пропорций черепа у двух подвидов копытного лемминга: *D. t. torquatus* и *D. t. chionopaes*. Ранее было показано, что у этого вида, помимо самок с обычной конституцией половых хромосом (*XX*), имеются многочисленные фертильные самки с одной *X*-хромосомой (*XO*). По большинству признаков различия между подвидами не превышают уровня внутрипопуляционной изменчивости. Только в случае межглазничного промежутка подвиды различаются достаточно четко, в то время как внутрипопуляционная вариабильность этого признака незначительна. Анализ взаимодействий между факторами выявил дифференциальную реакцию морфологии черепа на сезон у изученных подвидов, а также у самцов и самок *XX* и *XO*. Черепа самок *XO* оказались крупнее, чем у самцов и самок с обычной хромосомной конституцией.

Таблиц 5. Илл. 2. Библ. 22 назв.

УДК 599.323.4(234.85)+591.524

Территориальные взаимоотношения грызунов — обитателей каменистых россыпей Урала. Бердюгин К. И.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На примере красно-серой, красной и рыжей полевок — основных обитателей каменистых россыпей Урала — рассматриваются особенности внутрипопуляционных взаимоотношений грызунов в местообитаниях с мозаичным субстратом и обедненным растительным покровом. На приводимом в статье материале, в основном полученном методом мечения повторных отловов, показаны повышенная подвижность животных, выражающаяся в увеличении мигрирующей части популяции, сокращении сроков оседлости и размеров индивидуальных участков животных, видовые различия в использовании разных биотопов, влияние некоторых внутрипопуляционных и внешних факторов на пространственные взаимоотношения. На основании характера перемещения животных доказана приуроченность оседлого населения к языкам курумов и отсутствие предпочитаемых направлений при передвижениях. Выявлены неравномерность распределения населения не только на разных субстратах, но и на россыпях, и, как следствие, значительные колебания размеров заселенной части каждого курума.

Таблиц 8. Илл. 1. Библ. 28 назв.

УДК 599.323.4(470.5)+591.526

Динамика размножения, структуры популяции и хронографическая изменчивость морфофизиологических показателей красно-серой полевки на Полярном Урале. Семенов Р. А., Судьбин А. В.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На основании материала, собранного на Полярном Урале в 1969, 1970 и 1977 гг., произведен анализ механизмов регуляции численности красно-серой полевки. В год высокой численности отмечено уменьшение плодовитости, сокращение

доли размножающегося молодняка и увеличение частоты резорбций эмбрионов, а также уменьшение индекса почки, свидетельствующее о замедлении развития прибылых зверьков. Обсуждаются причины отсутствия четкой связи относительного веса надпочечника с численностью, закономерности хронографической изменчивости интерьерных показателей и соотношение роли внутрипопуляционных механизмов и факторов внешней среды в динамике численности грызунов. В целом работа доказывает наличие совершенной системы регуляции численности красно-серой полевки на северной границе ее ареала.

Таблиц 5. Илл. 2. Библ. 30 назв.

УДК 599.323.4(470.55/57)+591.52

Экологические особенности полевок рода *Clethrionomys* Иремельского горного массива. Садыков О. Ф.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Изучение пространственно-демографической структуры популяций и популяционной изменчивости красной, красно-серой и рыжей полевок в верхних поясах горы Иремель (отметка 1584 *м*, Белорецкий р-н, Башкирская АССР) показало наличие у них четких отличий от равнинных и низкогорных популяций этих видов на Южном Урале. По своим экологическим и морфологическим признакам лесные полевки Иремельского массива оказались похожими на полевок из самых северных точек их ареалов на Урале и во многом уникальными. Все основные черты северного морфотипа обнаруживаются у лесных полевок горы Иремель уже на высотах 850—1100 *м* и прогрессируют при дальнейшем продвижении в горы.

Выявленные особенности лесных полевок горы Иремель позволяют сделать вывод о наличии специфической популяционной дифференциации населения изученных видов в верхних поясах этого горного массива при отсутствии его территориально-механической изоляции от населения прилежащих территорий.

Таблиц 3. Илл. 1. Библ. 30 назв.

УДК 591.55+599.364+578.08

О влиянии метода отлова зверьков на результаты популяционного анализа землероек. Шарова Л. П.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На примере двух популяций обыкновенной бурозубки Южного Урала (Оренбургская обл., Кувандыкский р-н и Челябинская обл., Карталинский р-н) показано влияние разных методов отлова зверьков (ловушками «Геро» и канавками с ловчими конусами) на экологическую структуру и результаты морфофизиологического анализа. При этом также изучалась уловистость других видов землероек указанными методами.

Отмечено, что доля малой бурозубки и водяной куторы значительно выше в уловах конусами, а доля обыкновенной бурозубки практически одинакова при поимке обоими способами. Процент зимовавших особей, пойманных в ловушки,

в два раза выше, чем в канавки. Отмечено статистически значимое снижение веса тела и индекса печени у бурозубок, добытых канавками. По другим морфофизиологическим признакам различий не обнаружено.

Таблиц 3. Библ. 17 назв.

УДК 599.323.4+591.526

Влияние весеннего паводка на популяционную структуру населения мелких грызунов пойменного биотопа. Евдокимов Н. Г. Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На основе материала, собранного на Южном Урале (Кувандыкский р-н Оренбургской обл.), проведен анализ влияния весеннего паводка в пойме р. Сакмары на популяционную структуру населения мелких грызунов (рыжей полевки, полевки-экономки и лесной мыши). Установлено, что при заселении затопляемого участка видовой состав грызунов определяется их доминирующим или соподчиненным положением на окружающей территории. Возрастной состав грызунов, заселяющих освободившуюся от воды территорию, зависит от их видоспецифичности и активности, но в основном представлен молодыми животными. У рыжей полевки и полевки-экономки восстановление численности на затопляемом участке осуществляется в основном за счет более интенсивного размножения, а у лесной мыши — в большей мере за счет миграции. Приводятся сравнительные данные по морфофизиологическому состоянию отдельных возрастных групп изученных видов грызунов на затопляемом и незатопляемом участках.

Таблиц 4. Илл. 5. Библ. 50 назв.

УДК 591.52 : 599.322

Структура популяции и динамики численности большого суслика на северной границе ареала. Некрасов Е. С.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

С 1968 по 1976 гг. на стационарной площадке, расположенной в Свердловской области, проводились наблюдения за изменением численности большого суслика на Среднем Урале. В результате проведенных исследований установлены причины низкой численности суслика, а также сделаны некоторые обобщения относительно возрастной и половой структуры популяции и факторов смертности.

Таблиц 1. Библ. 9 назв.

УДК 591.15 : 591.478 : 599.73.3

Рост, строение и изменчивость рогов косули на Урале. Киселев А. А.— В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

На основании литературных данных и собственных материалов проведен анализ развития и строения рогов косули на Урале. Определены сроки начала и окончания роста рогов по возрастным группам (сеголетки, полуторагодовалые и взрослые). Изучена индивидуальная изменчивость строения рогов у взрослых косуль по 13 показателям. Проведен сравнительный анализ рогов косуль, обитающих в северной (Свердловская обл.) и южной (Челябинская обл.) частях ареала. Уста-

новлены статистически достоверные различия по общей и основной длине рога, а также длине третьего отростка в пользу свердловской популяции. Рассмотрена географическая изменчивость рогов по некоторым абсолютным и относительным размерным признакам у косуль, обитающих в разных регионах.

Таблиц 2. Илл. 2. Библ. 18 назв.

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА

Утверждено к печати
Ученым советом Института экологии
растений и животных и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор **Т. П. Бондарович**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Корректоры **Е. М. Бородулина, Г. Н. Старкова**

РИСО УНЦ № 989—17 (80). Сдано в набор 7.01.80. Подписано к печати 19.08.80. НС 11505. Усл. печ. л. 8. Уч.-изд. л. 10. Формат 60×90 1/16 Бумага типографская № 1. Тираж 800. Заказ 41. Цена 1 руб.

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

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, просп. Ленина, 49.