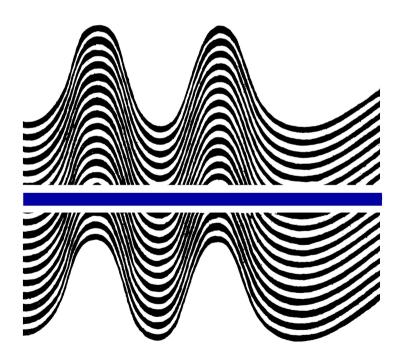
### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

# ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР



### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

#### ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

# ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ



ЕКАТЕРИНБУРГ «НАУКА» УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ 1992 УДК 599:591.5:575.1+452

Экология млекопитающих Уральских гор: Сб. науч. трудов. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992. ISBN 5-7691-0207-1.

Это вторая книга из серии публикаций о млекопитающих Урала, цель которой — как можно более полное описание в географическом и таксономическом аспектах видового состава, высотного и биотопического распределения, а также особенностей экологии этой группы животных Урала. Описание должно стать основой для разработки мер охраны и рационального использования млекопитающих. Первая книга включала материалы о фауне только мелких млекопитающих. В настоящем сборнике продолжено описание этой группы, но значительное внимание уделено представителям насекомоядных землеройкам. Ряд материалов посвящен крупным промысловым видам. В них рассматриваются не только вопросы биологии этих животных, но и их хозяйственное значение. Сборник включает также видовой экологический очерк по слепушонке Южного Урала и Зауралья и статью, посвященную анализу изменчивости серой крысы на Урале в общем ряду изменчивости этого вида на границе ареала.

Представляет интерес для зоологов, экологов, специалистов по охране природы и охотничье-промысловому хозяйству, а также студентов соответствующих специальностей.

Ответственный редактор доктор биологических наук **О. А. Пястолова** 

Репензенты

кандидаты биологических наук А. В. Бородин, Ю. А. Малоземов

#### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР • 1992

#### Л. П. ШАРОВА

### ФАУНА ЗЕМЛЕРОЕК УРАЛА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

Уральский регион, уникальный в природном отношении (Быков, 1954; Горчаковский, 1968, 1975), представляет интерес для изучения особенностей распространения животных по зонам и высотным поясам (Большаков, 1972, 1977). Территория Урала вытянута в меридиональном направлении более чем на 2 тыс. км от тундры на севере до степей Казахстана на юге. Природная среда крайне неоднородна и обусловлена не только большой протяженностью горных хребтов в разных районах Урала, что вносит известные нарушения в картину зонального высотного распределения растительности и животных, характерных для горно-равнинных и чисто горных территорий. Так, в районах низкогорий, в частности на Среднем Урале, где высоты не превышают 380 м над уровнем моря, резких различий в растительности не наблюдается: зоны, подзоны, характерные для равнин, незаметно сливаются со своими горными аналогами. Однако на более возвышенных участках Уральской горной страны, например в районах Северного, Южного Урала, где высота гор над уровнем моря свыше 1000 м, специфичность горной растительности проявляется резче, и следовательно, сходство между элементами зональной и поясной растительности выражено меньше.

Разнообразие природной среды на Урале обусловлено, кроме тесного чередования широтной зональности и высотной поясности, разнообразием типов ландшафтов, свойственных не только наиболее высокой и расчлененной части Урала, но и его низкогорьям. Меридиональная ориентация горных хребтов препятствует распространению воздушных масс в широтном направлении, чем определяются климатические различия между восточным и западным макросклонами Урала. Такая ориентация способствует движению воздушных потоков в направлении север — юг, и потому климатические различия между северными и южными районами сглаживаются. Разнообразие природных условий, естественно, влияет на распространение и характер распределения обитающих здесь животных.

Природа Урала, который является сложным, мошным, разнообразным по своей структуре народнохозяйственным комплексом, подвергается колоссальному антропогенному воздействию, вследствие чего изменяются природные ландшафты и уменьшаются биологические ресурсы региона. Во избежание истощения природных ресурсов Урала в настоящее время ведутся экологические исследования, направленные на сохранение и восстановление его природы, координируемые комплексной многолетней программой «Урал-экология», составной частью которой является изучение закономерностей организации, динамики и устойчивости биогеоценозов в различных регионах Урала. Один из важнейших компонентов биогеоценозов, несомненно, -- население мелких млекопитающих. Изучение закономерностей распространения животных на Урале в настоящее время, обусловленных как естественными, так и антропогенными факторами, составная часть исследований по экологии этих видов, она направлена на сохранение и восстановление биологических ресурсов региона. Кроме того, изучение особенностей распространения тех или иных видов млекопитающих в горных и равнинных районах важно для познания исторического процесса формирования териофауны Урала.

На Урале наиболее полно изучено население грызунов и хищников и определена их роль в фаунистических комплексах. Однако насекомоядные, в частности землеройки, до настоящего времени остаются слабо изученными. На наш взгляд, пробел по исследованию фауны землероек на Урале в некоторой степени обусловлен трудностями определения видов данной группы животных.

В первоначальных работах о фауне и распространении животных на Урале мы встретили лишь отрывочные сведения о местах находок и добыче тех или иных видов животных (Брандт, 1856; Флеров, 1933). В фаунистической работе по Ильменскому заповеднику и прилегающим районам Н. М. Дукельская (1928) приводит список из 17 видов мелких млекопитающих, в числе которых четыре вида насекомоядных: еж, крот, кутора и обыкновенная бурозубка. Биологические особенности двух последних на Южном Урале изучал С. В. Кириков (1952). В работах Е. М. Снигиревской (1947) по Башкирскому заповеднику список видов насекомоядных пополняется малой и средней бурозубками. С. И. Чернявская (1958), исследуя население мелких млекопитающих на горе Денежкин Камень (Северный Урал), описала особенности распространения бурозубок — обыкновенной, средней, малой, крошечной и водяной куторы. Позже С. С. Шварц с соавторами (1951) и М. Я. Марвин (1969) подвели итоги изучения фауны и географического распространения мелких млекопитающих, в том числе и насекомоядных Урала, хотя их сведения в некоторых случаях основаны на неточной диагностике вида.

Все данные упомянутых авторов свидетельствуют о том, что бурозубки предпочитают лесные биотопы, а в степных районах селятся в зарослях прибрежной растительности пойм рек и водоемов. Состав кормов, употребляемых обыкновенной бурозубкой, зависит от местообитания, сезона и климатических условий года.

Цель настоящего очерка — изучение видового состава землероек (сем. Soricidae), распространения и распределения видов на Урале и прилегающих территориях в широтном и поясно-высотном географических и биотопическом аспектах. В связи с этим задачи исследований сводились к следующему: определить границы распространения видов в горных районах и на прилегающей равнине; выявить особенности распределения видов землероек по районам (юг — север) в хребтовой части Урала и на прилегающей равнине, а также по высотным поясам различных гор Урала; изучить особенности размещения землероек в естественных и антропогенных местообитаниях.

#### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

В основу работы положен материал сборов автора во время экспедиционных и стационарных работ в весенне-летне-осенние сезоны ряда лет (1971—1982, 1986—1988) из различных районов Урала (табл. 1). За весь период полевых работ нами отработано около 46,7 тыс. ловушко-суток, 3,7 тыс. канавко-суток и отловлено около 7,3 тыс. землероек (сем. Soricidae). Кроме того, в исследовании населения землероек Урала нами широко использованы фондовые научные коллекции зоологического музея ИЭРиЖ УрО АН СССР (Шарова, Большаков, 1976). Всего исследовано по районам вдоль Уральского хребта и на прилегающей равнине 55 географических точек и изучено более 12 тыс. землероек (см. табл. 1). Видовая диагностика землероек полностью проведена автором.

В исследовании фауны землероек мы учитывали избирательность отлова разных видов насекомоядных при разной технике добычи зверьков (Шарова, 1980). В связи с этим в ряде районов исследований для более полного выявления фауны отлов животных проводили параллельно как линиями ловушек «Геро» по 25 шт. в каждой, отстоящих на 10 м одна от другой с обычной приманкой, так и ловчими канавками стандартного образца, длиной 50 м с пятью вкопанными конусами (Кучерук, 1952; Кучерук и др., 1963; Юдин, 1962). Долевое участие вида в общих уловах землероек рассчитывали в процентах. Сравнение средних показателей обилия проводили по критерию Стьюдента (Ивантер, 1970; Плохинский, 1970).

Пользуясь случаем, выражаю искреннюю благодарность за предоставленные материалы по землеройкам Балахонову В. С., Бердюгину К. И., Водяной М. В., Гашеву Н. С., Глазовой И. М.,

					Буро
Район исследований	Обыкно- венная	Тундряная	Сред- няя	Малая	Круп- нозу- бая
				к ОІ	кный
Горная часть Гора Иремель	+	-	+	+	_
Гора Кукшик Ильменский заповедник Равнинные территории Районы Оренбургской обл.	++	— +	+ +	++	_
Кувандыкский	+	+	_	+	_
Илекский Районы Челябинской обл.	+	-	_	-	
Брединский Карталинский Кунашакский	+++++	_ _ +	_	- + +	_ _ +
	•	, ,		Сре	дний
Горная часть Висимский заповедник	+	_	+	+	+
Районы Свердловской обл. Окрестности пос. Палкино Шалинский Красноуфимский Полевской	+++++	 + 	++++	++++	
Равнинные территории Районы Свердловской обл. Режевской Асбестовский Алапаевский Талицкий Байкаловский НСергинский Туринский Верхотурский Район Курганской обл.	+++++++++++++++++++++++++++++++++++++++	  + 	++++++++	++++++	
Звериноголовский	+	-	+	+	
				Севе	рный
Горная часть Гора Косьвинский Камень	+	+	+	+	_
Гора Чистоп Равнинные территории	+	_	+	+	-
Районы Свердловской обл. Серовский Ивдельский	+ +	_	++	+ +	+

зубки	I		Белозу	бки	
Равно- <b>зубая</b>	Кро- шечная	Водяная кутора	Белобрю- хая	Малая	По данным сборов
Урал		•			
+	+	+	-	_	О. Ф. Садыков, наши данные
-	  -  +	<del>-</del>	_	_ _	(1978—1979 гг.) Наши данные (1971, 1973 гг.) Н. С. Гашев (1971—1973 гг.)
_		+	+	+	Наши данные (1972, 1974, 1976— 1978 гг.) Наши данные (1974 г.)
<del>-</del> + -	_	- + +	-	+ -	Наши данные (1978 г.) Наши данные (1973, 1978 гг.) Наши данные (1975—1976 гг.)
Урал					
+	+	+	_	_	Наши данные (1986—1989 гг.)
-   +   +   -	<del>                                    </del>	- + -	- - -		М.В.Водяная (1977 г.) Наши данные (1978 г.) И.М.Глазова (1971—1973 гг.) О.В.Стадухин (1976—1978 гг.)
+ - + + - +	+ - + +	++1 11++1++			О. В. Стадухин (1976—1978 гг.) О. В. Стадухин (1977 г.) О. В. Стадухин (1976 г.) В. А. Яскин (1975—1977 гг.) Г. А. Саломасова (1972—1977 гг.) Г. М. Котельникова (1967 г.) О. В. Стадухин (1976—1977 гг.) А. В. Судьбин (1979 г.) С. С. Шварц (1955 г.)
Урал	' '		1	,	
	+ +	+ +	<u> </u>	_	Наши данные (1976—1978; 1980—1981 гг.) К.И.Бердюгин (1979 г.)
+++	+	<u>+</u>	_	_	И. М. Глазова (1976—1978 гг.) Г. М. Котельникова (1966—1967 гг.)

					Буро
Район исследований	Обыкно- венная	Тундряная	Сред- няя	Малая	Круп- нозу- бая
			При	поля	рный
<b>Горная часть</b> Гора Неройка Средне <u>е</u> течение р. Маньи	++	++	   +   +	+	_
Район Тюменской обл. Березовский Равнинные территории	+	+	+	_	_
Окрестности пос. Полноват (пойма р. Обн)	+	_	+	+	_
				Поля	рный
Горная часть Гора Красный Камень	+	+	+	+	_
Верхнее течение р. Соби Равнинные территории	+	+	+	+	-
Окрестности пос. Лабытнанги Среднее течение р. Полуй О-в Южный (пойма р. Оби)	++++	++++	_ _ +	++-	- - + -
Среднее течение р. Соби (окрестности пос. Тусигорт) О-в Северный (пойма р. Оби) Окрестности пос. Туш-Вож	++	+	+ .	+	+
(пойма р. Оби) Окрестности пос. Мужи	+	+	+	+	_
(пойма Малой Оби) Окрестности пос. Ниязьмы	+	_	_	+	_
(пойма р. Обн) Окрестности пос. Лопхари	+	_	+	+	_
окрестности пос. Угонхари (пойма р. Оби) Окрестности пос. Ванзеват	+		+	-	
(пойма р. Оби)	+	_	+	+	

Примечание. (+) — вид обнаружен, (—) — не обнаружен.

Котельниковой Г. М., Пястоловой О. А., Садыкову О. Ф., Саломасовой Г. А., Стадухину О. В., Судьбину А. В., Яскину В. А.

## ПОВИДОВОЙ ОБЗОР ОСОБЕННОСТЕЙ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЗЕМЛЕРОЕК

Первоначальной задачей было выявление видового состава землероек на исследуемой территории. Объединив наши материалы (см. табл. 1) и литературные сведения, мы составили такой список. Он включает 10 видов сем. Soricidae, в том числе

зубки			Белозу	бки	
Равно- зубая	Кро- шечная	Водяная кутора	Белобрю- хая	Малая	По данным сборов
Урал	I				
+	_ _	=		_ _	К. И. Бердюгин (1977—1979 гг.) К. И. Бердюгин (1979 г.)
_	_	_			К. И. Бердюгин (1983 г.)
-	+		_		С. С. Шварц (1965 г.)
Урал	i				
-	_	++		_	С. С. Шварц (1960—1962 гг.) В. С. Балахонов (1983 г.) С. С. Шварц (1961 г.)
			 	_ _ _	В. Н. Бойков (1961 г.) В. Н. Бойков (1961—1962 гг.) С. С. Шварц (1965 г.)
<u>-</u>	_	_	_	_ _	С. С. Шварц (1965 г.) С. С. Шварц (1965 г.)
-	-	-		_	С. С. Шварц (1965 г.)
_	_		_	_	В. С. Балахонов (1984 г.)
_	-	_		-	С. С. Шварц (1965 г.)
_	-		_	-	С. С. Шварц (1965 г.)
-	+	+	_	-	С. С. Шварц (1965 г.)
1			}		1

семь видов бурозубок (род. Sorex: обыкновенная, тундряная, средняя, малая, равнозубая, крупнозубая, крошечная; водяная кутора — род Neomys) и два вида белозубок (род. Crocidura: белобрюхая и малая). На основе представленных материалов мы впервые попытались уточнить границы распространения этих видов на Урале и прилегающих территориях. Ниже приводятся повидовые очерки, включающие распространение, распределение животных по горным и равнинным районам (Южному, Среднему, Северному, Приполярному, Полярному Уралу и Зауралью), а также по высотным поясам гор юга (Иремелю, Кукшику) и се-

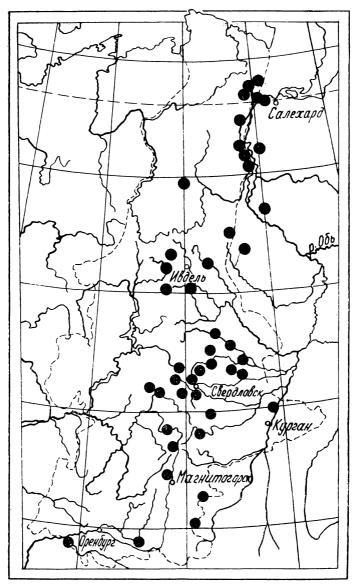


Рис. 1. Распространение обыкновенной бурозубки на Урале и прилегающих территориях Зауралья

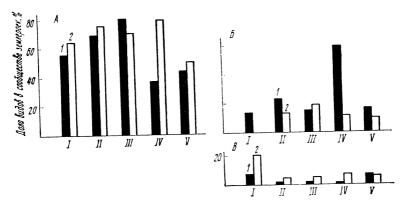


Рис. 2. Особенности количественного распределения бурозубок (A — обыкновенной, B — средней, B — малой) по районам в хребтовой части Урала (1) и в соответствующих районах Зауралья (2)

I — Южный Урал, II — Средний, III — Северный, IV — Приполярный, V — Полярный

вера (Косьвинскому Камню, Чистопу, Неройке, Красному Камню) и биотопическое размещение землероек в естественных (горных и равнинных) и антропогенных местообитаниях.

Sorex araneus 1758 — обыкновенная бурозубка, широко распространена (рис. 1). Северная граница ареала в горной части и на равнине (верховья р. Собь, 67°10′ с.ш., и Южный Ямал) описана С. С. Шварцем (1962). Крайняя южная точка нахождения вида по нашим отловам отмечена в районе Губерлинского мелкосопочника в окрестностях Кувандыка, что несколько южнее указанной в литературе границы распространения вида для равнины европейской части СССР (Гуреев, 1979). Наши данные (табл. 2, рис. 2) показывают, что на Урале бурозубка — не только широко распространенный вид, но и в уловах землероек — самый многочисленный — от 30 до 80,3 %. Так, в горной части лишь на Приполярном Урале бурозубка по обилию уступает место средней бурозубке, а в районах Южного, Среднего, Северного и Полярного Урала — доминирует. Однако доля бурозубки по районам в горной части различна и в целом возрастает (см. рис. 2) от крайних северных пределов обитания к средней части хребта и равнины. На равнинах, прилегающих к горным районам, бурозубка не только обычный, но и более многочисленный вид (от 65,4 до 79 %), чем в горных районах (табл. 2, рис. 3). Доля ее в уловах землероек увеличивается так же, как по районам в горной части, — от крайних пределов распространения (тундровой зоны на севере, степной и лесостепной на юге) к зонам северной и средней тайги (см. рис. 2).

В ряде районов Урала, по нашим данным, у обыкновенной бурозубки наблюдались существенные изменения среднелетних показателей обилия по годам. Так, в горной части Северного

Видовой состав и обилие землероек по районам в хребтовой части Урада и равнинным зонам Зауралья, % по группе

	Физико-географический район									
Вид	Юж	Южный		дний	Север	оный	Приполярный		Полярный	
	1	II	I	II	I	II	I	11	I	II
Бурозубки Обыкновенная Тундряная Средняя Малая Крупнозубая Равнозубая Крошечная Водяная кутора Белозубки Белобрюхая Малая Общее кол-во зверьков	0,02 13,9 7,5 — 19,8 0,78 1,4	$ \begin{vmatrix} 1,8 \\ -\\ 23 \\ 0,2 \\ 0,1 \\ -\\ 10,4 \\ 0,1 \\ 0,7 \end{vmatrix} $	0,4	0,2 13,4 4,9 0,1 4,4 0,6 0,5	0,5 15,3 2,2 —	0,7	58,8 i,4 — 1,4	1,0	43,5 31,7 17,2 7,2 — 0,2 — 670 5	13,6 9,7 6,0 0,2 — 0,4 —

Примечание. I— горная часть, II— прилегающая равнина; прочерк— вид не обнаружен.

Урала (Карпинский район) доля бурозубки в уловах землероек изменилась от 98 % в 1976 г. до 67,6 % в 1981 г. Наибольшие пределы колебания этого показателя у бурозубки отмечены в равнинных районах: Серовском (Северный Урал) — от 43 % (1977 г.) до 95 % (1978 г.) и Кувандыкском (Южный Урал) — от 36 % (1976 г.) до 90,5 % (1978 г.), что, по-видимому, обусловлено наибольшим влиянием абиотических факторов в равнинной части в сравнении с горными районами.

Близкие нашим данным показатели обилия обыкновенной бурозубки известны по отловам землероек из других частей ареала вида: степного Зауралья — 81 % (Шварц, 1955), районов Западной Сибири — 69 % (Юдин, 1962), Карелии — от 66,7 до 88,7 % (Ивантер, 1975), Белорусского Поозерья Витебской области — 72 % (Неделин, 1970).

Известно, что в горах Южной Сибири обыкновенная бурозубка широко распространена и среди землероек доминирует как в предгорной части, так и в разных высотных поясах гор (Юдин и др., 1979). Данные этих авторов свидетельствуют о том, что этот вид в районах Алтая, Западного Саяна, Кузнецкого Алатау отлавливался на высотах от 500 до 2300 м над уровнем моря, где деля его в горно-лесном поясе составляла от 35 до 82%, а в горных тундрах значительно ниже — от 0,9 до 36%.

Наши материалы о распределении бурозубки по высотным поясам в горах Урала (табл. 3) показывают, что и в высоко-

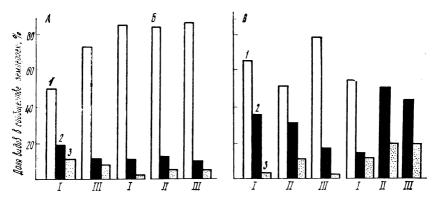


Рис. 3. Особенности количественного распределения бурозубок (I — обыкновенной, 2 — средней, 3 — малой) в высотных поясах гор Урала (A — Иремель, B — Қосьвинский Қамень, B — Чистоп,  $\Gamma$  — Қрасный Қамень) Пояса: I — горно-лесной, II — подгольцовый, III — горно-тундровый

горьях другой части ареала она также обычна среди землероек. но для каждого района горного Урала характерны свои особенности распространения. Так, на горах Иремель и Кукшик (Южный Урал), Косьвинский Камень и Чистоп (Северный Урал) бурозубка встречается в различных высотных поясах и всюду многочисленна. Лишь на высотах до 1200 м на горе Неройка в отловах мелких млекопитающих К. И. Бердюгиным добыты единичные зверьки. На горе Красный Камень (Полярный Урал) в землероек В. С. Балахоновым, В. Н. Бойковым, О. А. Пястоловой, А. В. Судьбиным и С. С. Шварцем обыкновенная бурозубка в верхних поясах подгольцового и горнотундрового поясов не зафиксирована, а в темнохвойной тайге горно-лесного пояса доминировала среди землероек (53,8 %). На рис. З приводятся данные распространения бурозубки по высотным поясам на различных хребтах Урала. Видно, что на Южном Урале (гора Иремель) ее доля в уловах землероек возрастает от нижнего горно-лесного пояса к верхнему горно-тундровому (от 48,9 до 66,9 %). На Северном Урале (гора Косьвинский Камень) обилие ее по высотным поясам — горно-лесному, подгольцовому и горно-тундровому — выражено в сходных величинах. На другой горе этого района — Чистоп, расположенной значительно севернее Косьвинского Камня, отмеченная тенденция увеличения доли бурозубки в уловах землероек от горнолесного к горно-тундровому поясу статистически незначима.

Близкие показатели обилия бурозубки в местообитаниях горно-лесного пояса (до 79 %) в сравнении с таковыми гор Косьвинский Камень и Чистоп приводятся С. И. Чернявской (1958) для другой горы Северного Урала — Денежкина Камня.

В ряде региональных работ по фауне землероек содержат-

## Видовой состав и обилие землероек в разных высотных поясах в горах Урала, % по группе

	Район исследований								
Вид			ремел Урал)			Қукшин Урал)			ин <b>ский</b> в. Урал)
	1		3		1	1	2		3
Бурозубка Обыкновенная	48,	,9	66	,9	84,2	84,1	83,	.3	85,2
Тундряная	_	-	_	-		1,0	-	-	
Средняя	17,	9	11	,0	8,3	10,5	11,	4	9,1
Малая	10,	7	7	,6	7,5	1,3	4,	4	3,9
Равнозубая	20,	4	12	,4		_	-	-	_
Крошечная	0,	4	1	,4		1,3	0,	9	1,8
Водяная кутора	1,	7	0	,7		1,8	-	-	_
Общее количество зверьков	241	4	1	45	133	390	11	4	77
Общее кол-во видов		6		6	3	6		4	4
		<u> </u>		Pa	Žov. vo		8		
				1		ледова			
Вид		а Чи ев. У			ра Нер иполяр.	ойка Урал)		(расны о <b>ляр</b> . 3	й Қамень Урал)
	ı	2	3	1	2	3	1	2	3
Бурозубка Обыкновенная	63,0	50,0	76,8	25,0	62,5	88,8	53,8	_	_
Тундряная		_		16,7	·		20,4	37,1	39,2
Средняя	34,8	30,0	21,5	41,7	37,5	11,2	12,8	49,7	42,8
Малая	2,2	10,0	1,7	8,3	-		10,7	18,6	18,0
Равнозубая	_	_	_	8,3	_	_	_	_	_
Крошечная	_	10,0	_	_	_	_			_
Водяная кутора	_	_	_	_	_	_	2,3		_
Общее количество зверьков	92	10	13	12	8	9	93	41	28
Общее кол-во видов	3	4	3	5	2	2	5	3	3
	Ι.	l						ļ	1

Примечание. Пояса: 1 — горно-лесной, 2 — подгольцовый, 3 — горно-тундровый; прочерк — вид не обнаружен.

ся достаточно точные сведения о биотопическом распределении обыкновенной бурозубки в этих регионах: В. А. Попова (1960) для Татарской АССР; Ю. В. Ревина (1968), Млекопитающие Якутии (1971) — для Якутии; Э. В. Ивантера (1975) — для Карелии; Н. Ф. Реймерса (1966) — для Средней Сибири; Б. С. Юдина (1962) и С. В. Пучковского (1975) — для Западной и Южной Сибири; Б. И. Шефтеля (1983) — для енисейской тайги и лесотундры; И. М. Лапиня (1963) - для Прибалтики. Данные ряда авторов свидетельствуют о том, что бурозубка в местообитаниях таежного северо-запада СССР найдена во всех биотопах, но заселяет их с различной плотностью — от 8,5 до 55 %. что связано с сезоном года, метеорологическими условиями и составом корма. На территории Волжско-Камского края бурозубку отлавливали также в разнообразных биотопах, но наибольшие доли ее в уловах землероек отмечены в широколиственно-смешанном лесу (80 %), а наименьшие — в березовых спелых лесах и сухих борах-беломошниках (0,9-18,0 %). В естественных биотопах Западно-Сибирской низменности доля бурозубок составляла от 26 до 50 %, а в антропогенных (на многолетних вырубках и гарях района южной тайги Средней Сибири) — от 2,2 до 7,0 %. Подобные исследования биотопического распределения землероек на Урале ранее не проводились.

В табл. 4 приводятся наши данные о распределении 10 видов землероек в 43 естественных (в том числе и антропогенных) биотопах на горном Урале и равнинных территориях Зауралья. Материалы показывают, что обыкновенная бурозубка обнаружена во всех исследуемых биотопах, кроме лиственного редколесья и горных тундр, расположенных в верхних высотных поясах горы Красный Камень (Полярный Урал), что согласуется с результатами исследований В. С. Балахонова (1978). Кроме того, бурозубка во всех местообитаниях достаточно многочисленна, а в сообществе землероек является видом-доминантом. Обыкновенная бурозубка лишь в одной биотопической пробе производном березовом лесу вейниково-хвощово-разнотравном среднетаежной зоны Висимского заповедника — по (38,4 %) уступала средней бурозубке. Из табл. 4 также видно, что доля бурозубки в уловах землероек в естественных стациях горной части Урала составляла от 38 до 85,1 %, равнинной от 60,4 до 90,9 %, а в антропогенных — от 47,3 до 90,9 %, что значительно выше, чем в аналогичных биотопах других частей ареала вида.

Sorex tundrensis Merriam, 1902 — тундряная бурозубка. В фауне Урала рядом авторов (Шварц, 1962, 1959; Балахонов, 1978, 1981, 1986; Шарова, 1975, 1981) отмечено обитание арктической бурозубки, что и вошло во все имеющиеся сводки прошлых лет. Однако исследования последнего времени показали, что следует говорить об обитании на Урале не арктической, а тундряной бурозубки.

# Биотопическое распределение землероек территориях Зауралья,

	1				
Биотоп	Место нахождения	Общее кол-во зверьков	Обыкно- вемная	Тундря- ная	Буро Средняя
	·				Горные
Пихтово-еловый лес (южно-таежный) .	Гора Ире- мель	682	46,9		18,3
Еловый лес увлажнен- ный	Там же »	1083 145	47,3 66,9	<u>-</u>	18,1 11,0
во-еловые (подта- ежные) редкостой- ные леса	Гора Кук- шик	133	84,2	_	8,3
Сосново-березовые предлесостепные леса, образовавшиеся на					
образовавшиеся на месте предлесостепных сосновых боров Елово-сосново-березовый	Ильменский заповедник Красноуфим-	105	50,5	0,9	40,0
лес	ский р-н	113	55,3	_	23,2
Пихтово-еловый лес лип- няково-папоротнико- вый разнотравный. Еловый лес хвощово- зеленомошно-сфаг-	Висимский заповедник	25	60,0	_	28,0
новый мелкотрав- ный	Там же	331	44,1	_	41,0
ково-хвощово-разнотравный (производный)	»	26	38,4	-	42,3
крупнопапоротнико- вый	Там же	<b>3</b> 53	56,0	_	30,0
Хвойно-лиственный лес (среднетаежный) . Темнохвойная тайга	Шалинский р-н Гора Кось-	452	58,4	2,0	24,5
	винский Камень	148	75,6		18,2
Кедрово-еловое криво- лесье Лишайниковая тундра .	Там же »	131 74	69,5 85,1	_	22,9 9,5
Пихтово-еловый лес с примесью кедра	Гора Чистоп	74	55,4		43,2
сочетании с камени- стыми россыпями .	Там же	i0	50,0	_	30,0

на горном Урале и на равнинных % по группе

зубка					Белоз	зубка
Малая	Крупнозубая	Равнозубая	Крошеч- ная	Водяная кутора	Белобрю- хая	Малая
биотог	<b>ты</b>					
7,7	_	25,4	0,7	1,0	-	
11,7 7,6	<u> </u>	20,0 12,4	0,1 1,4	2,8 0,7	_	_
7,5	_			_	_	
4,8		3,8		_	_	
8,0	1,9	2,7	8,9	_	_	_
4,0	_	4,0	4,0	-	_	_
6,0	0,7	7,5	0,7	_	_	
3,9	_	11,5	3,9	_	_	_
6,5	_	6,7		0,8	_	
4,0	_	10,2	0,2	0,7	_	_
3,4		_	1,4	1,4	_	_
4,5 4,1	_	_	0,8 1,3	2,3	_	_
1,4	_	_	_		-	_
10,0	_		10,0	_	_	

•	_	06			Буро
Биотоп	Место нахождения	Общее кол-но зверьков	Обыкно- венная	Тундря- ная	Средняя
Ерниковая тундра	Гора Чистоп Гора Крас-	38	55,3	_	42,1
_ резовый лес	ный Камень	63	53,3	20,9	19,4
Лиственничное редко- лесье Горная тундра	Там же »	41 28		31,7 39,2	49,7 42,8
Лесотундровое редко-	Тусигорт	34	57,1	23,5	17,6
				Рав	нинные
Широколиственно-бере- зово-осиновые колки с примесью степных кустарников у под- ножия холмов Широколиственный лес	Кувандык- ский р-н	25	52,0	_	_
избыточного увлаж- нения	Там же »	53 230	62,3 60,4	0,9	 
Березово-осиновые колки	Кунашак- ский р-н	211	64,3	6,0	
Заросли степных кустарников	Там же	272	65,4	7,0	_ '
Березовый лес разно- травный	Байкалов- ский р-н	66	74,6	_	9,0
Осиновый лес разнотравный	Там же	47	80,8		17,0
рослями можже- вельника Сосново-березовый лес	»	80	58,7		28,7
избыточно увлаж- ненный Березово-еловый лес с	»	71	58,7		28,7
примесью листвен- ,ницы	Серовский р-н Там же	149 18	·68,3 83,3	<u>-</u>	20,2 16,7
мошный	» Ванзеват	25 230	88,0 71,7	2,6	22,0 14,8
колесье	Туш-Вож	371	69,5	20,4	6,5
'			A	нтропо	генные
Вырубка: осиново-бере- зовый лес с при- месью пихты, ели .	Гора Ире- мель	644	53,8	_	16,9

убка					Белозубка		
Малая	Крупнозубая	Равнозубая	Крошеч- ная	Водяная кутора	Белобрю- хая	Малая	
2,6	_	<u>-</u>	_	<del></del>	_		
3,2	_	_		3,2			
18,6 18,0		_	_	_	_	_	
0,9	0,9	_	_		_	_	
иотоп	ы						
24,0	_			4,0	_	20,0	
1,9 20,9		_	_	35,8 16,1	0,4	1,3	
27,3	1,9	_		0,5		_	
27,2	-	_		0,4		_	
2,9	·1,5	7,6	-	4,4	-	_	
2,2	-		_	-	-		
3,7		6,2		2,7	_		
3,7	_	6,2	_	2,7	_		
4,7	1,3	2,0	1,3	2,0	_	_	
10,0	_			0,9	_	_	
3,6	-		_		-		
биотоп	! PI				· '		
12,1		15,8	0,9	0,5	_	_	

					Бур
Биотоп	Место нахож дения	Общее кол-во зверьков	Обыкно- венная	Тундря- ная	Средняя
Посадки кустарников у подножия холмов вдоль железнодорожного полотна	Кувандык- ский р-н	19	47,3		
Вырубка: сосново-бере- зовый лес с при- месью липы Вырубка молодая, об- разовавшаяся на	Байкалов- ский р-н	36	75,0	_	16,6
месте темнохвойной первобытной тайги в пойме р. Сулем . Дражные отвалы с во-	Висимский заповедник Подножие горы Кесь-	32	87,3	_	12,7
зобновляющейся ра- стительностью Вырубка елово-березо-	винский Камень	91	69,5		22,9
во-пихтовая	Гора Чистоп	26	53,8		42,6
Вырубка елово-березовая с примесью пихты	Серовский р-н	11	90,9		9,1
травный с примесью осины, пихты, образовавшийся на месте добычи полезных ископаемых	Гора Кось- винский Камень	<b>40</b> 2	72,1	0,9	13,6

Примечание. Прочерк — вид не обнаружен.

В 1936 г. С. У. Строганов (1957) отнес к этому виду бурозубку с низовий р. Колымы — Sorex araneus ultimus. Позже он же и некоторые другие авторы (Bee, Hall, 1956) объединили тундряную бурозубку с арктической — Sorex arcticus Kerr, 1972. Под этим названием до 1983 г. она существовала в отечественной литературе.

Однако современные кариологические исследования арктической бурозубки (Иваницкая, Козловский, 1983; Охотина, 1983) позволили окончательно решить систематический статус этого вида. Новые кариологические данные этих авторов подтвердили отсутствие в фауне Палеарктики арктической бурозубки, распространение которой ограничено Канадой, на основании чего бывшей бурозубке Sorex arcticus следует вернуть название Sorex tundrensis Merriamm — тундряная бурозубка.

Известно, что последняя — самый широко распространенный вид не только в фауне СССР, но и в мировой фауне (Строганов,

⁄бка					Белоз	убка
Малая	Крупнозубая	Равноз убая	Крошеч- ная	Водяная кутора	Белобрю- хая	Малая
26,3	_	_	_	5,4	_	21,0
2,8	_	2,8	2,8		_	
	_	_	_	_		
4,5	_	_	0,8	2,3	_	_
3,9	_	_			_	-
-		_			_	_
8,0			0,7	4.7		
0,0			0,7	4,7		_

1957; Долгов, 1967; Юдин, 1971; Гуреев, 1979). На Урале и прилегающих территориях крайний северный предел распространения вида совпадает с таковым обыкновенной бурозубки и описан С. С. Шварцем (1962).

По нашим данным (см. табл. 2, рис. 4), тундряная бурозубка распространена по всему Уралу. Крайняя южная точка нахождения вида отмечена в пойме р. Сакмары вблизи пос. Кашкук Кувандыкского района Оренбургской области, где в разреженных степных кустарниках в июле 1974 г. ловчими канавками добыты лактирующая зимовавшая самка и прибылой самец. Кроме того, тундряную бурозубку мы также отлавливали в лесостепной зоне Южного Зауралья — в окрестностях оз. Шугуняк Кунашакского района Челябинской области, что значительно севернее поймы р. Сакмары. Здесь бурозубка составляла от улова землероек в березово-осиновом редколесье 7 % (20 экз.), а в зарослях степных кустарников — 6,0 % (13 экз.).

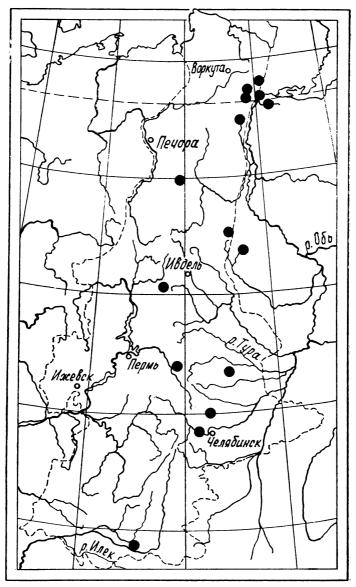


Рис. 4. Распространение тундряной бурозубки на Урале и прилегающих территориях Зауралья

Крайне редко бурозубка встречается в Ильменском заповеднике. Так, в массовых отловах землероек Н. С. Гашевым (1971—1973 гг.) добыта в сосново-березовых предлесостепных лесах, образовавшихся на месте предлесостепных сосновых боров заповедника, одна тундряная бурозубка.

В низкогорной части Среднего Урала, в частности, у подножия горы Утка, нами отловлено (1978 г.) в хвойно-лиственном лесу девять особей этого вида, что составило от улова землероек 2%. Редка бурозубка и в лесных районах Среднего Зауралья. По результатам многолетних стационарных исследований в Байкаловском районе Свердловской области в окрестностях пос. Калиновка зоологами Свердловской областной санитарно-эпидемиологической станции добыт в сосново-березовом лесу один экземпляр этого вида.

На Северном Урале тундряная бурозубка также относится к крайне редким видам землероек, о чем свидетельствуют единичные поимки зверьков данного вида (см. табл. 2). Так, в районе горы Косьвинский Камень К. И. Бердюгиным добыто (VIII, 1977 г.) в березовом мелколесье с хвойным подростом вторичного происхождения четыре бурозубки, в том числе два зимовавших самца и две прибылые самки, одна из которых с

девятью эмбрионами на выходе.

На Приполярном Урале и в Зауралье тундряная бурозубка также редка. Так, экспедицией, возглавляемой академиком С. С. Шварцем (1961—1962, 1965 гг.), добыто в пойме р. Оби вблизи окрестностей Полноват зоны северной тайги при массовых отловах грызунов и землероек три бурозубки. Кроме того, К. И. Бердюгиным отловлена одна тундряная бурозубка в смешанной тайге горно-лесного пояса на горе Неройка.

Однако на Полярном Урале и в Зауралье (см. табл. 2) доля тундряной бурозубки в уловах землероек резко возрастает, по обилию вид несколько уступает лишь виду-доминанту — обыкновенной бурозубке. В высотных поясах горы Красный Камень (см. табл. 3) бурозубка также обычна и многочисленна. В горно-лесном поясе по обилию она уступает обыкновенной (20,4%), а в подгольцовом и горно-тундровом — средней бурозубке (31,7 и 39,2%). Как видно из приведенных данных, ее доля в уловах землероек, как и обыкновенной бурозубки на горах Иремель и Чистоп, достоверно возрастает от горно-лесного к горно-тундровому поясу.

Анализ биотопических проб землероек (см. табл. 4) показывает, что тундряная бурозубка обильна в биотопах северной тайги (до 39,2 %), реже встречается в биотопах северотаежной и лесостепной зон (до 7 %), крайне редка в биотопах южнотаежной и степной зон Южного Урала (до 0,9 %). Тундряная бурозубка не обнаружена в биотопах высотных поясов гор Иремель, Чистоп, а на Неройке и Косьвинском Камне она выше горно-лесного пояса не заходит. Однако следует заметить, что

в местообитаниях Урала и на прилегающих территориях тундряная бурозубка, как и в других частях ареала, всюду приурочена

только к разреженным либо открытым биотопам.

Sorex caecutiens Laxmann, 1788 — средняя бурозубка, по характеру распространения относится к числу транспалеарктических видов (Строганов, 1957; Бобринский и др., 1965; Юдин, 1971; Гуреев, 1979).

Э. В. Ивантер (1975), анализируя литературные данные обилия бурозубки в уловах землероек в различных районах страны, приходит к выводу о том, что оно (обилие) постоянно в различных частях ареала и закономерно снижается по направлению к западу. Так, по данным автора, на Дальнем Востоке и в Восточной Сибири на долю этого вида приходится 40—60 % и он занимает там по обилию первое место; в Западной Сибири — 20 %, в европейской части СССР — от 2 до 15 % (третье место после обыкновенной и малой бурозубок) в Карелии — от 1,9 до 8,9 % (средняя бурозубка уступает обыкновенной). На Урале и прилегающих территориях, по нашим данным (см. табл. 2, рис. 5), средняя бурозубка, как и два предыдущих вида, распространена широко.

Крайний северный предел обитания вида в хребтовой части Урала и на прилегающей равнине описан С. С. Шварцем (1962). По нашим данным и литературным сведениям (Снигиревская, 1947; Шварц, 1955), крайняя южная точка нахождения средней бурозубки отмечена в горной части Урала, а именно, в низкогорьях хребта Ирендык, что значительно южнее горы Иремель, а на равнине южная граница распространения вида проходит в лесостепной зоне Южного и Среднего Зауралья — от Звериноголовского района Курганской области на северо-запад к припышминским борам Талицкого района Свердловской об-

ласти.

Наши данные показывают, что на изученной территории средняя бурозубка наряду с обыкновенной многочисленна. Однако в этой части ареала доля бурозубки в сообществе землероек в широтно-зональном распределении (юг — север), как и в ареале этого вида в целом по стране по районам с запада на восток, не одинакова (см. табл. 2, рис. 2). Видно, что ее обилие в горной части отмечается только на Приполярном Урале (58,8 %). Здесь этот показатель в 5 раз выше, чем на Приполярном Зауралье (11,3 %, при t=4,5;  $P \le 0,05$ ), где она является видомдоминантом. В ряду землероек средняя бурозубка на Северном Урале уступает обыкновенной, на Полярном — обыкновенной и тундряной, а на Южном — обыкновенной и равнозубой. В средней части Урала и Зауралья средняя бурозубка является субдоминантом обыкновенной, но доля ее в уловах землероек на равнине, как и на Приполярном Зауралье, меньше, чем в горной части (13,4 и 23,3 %; t=3.8;  $P \le 0.05$ ). Аналогичная картина несходства обилия бурозубки отмечена в сравниваемых про-

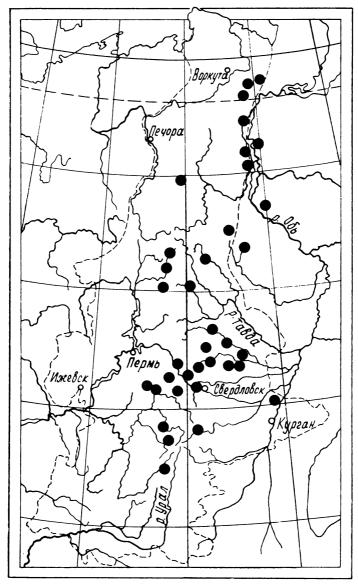


Рис. 5. Распространение средней бурозубки на Урале и прилегающих территориях Зауралья

бах равнинных и горных животных на Полярном Урале и в Зауралье, но наблюдаемая тенденция статистически незначима.

В горах Урала средняя бурозубка заселяет все высотные пояса, но количественное распределение по ним также неоднозначно (см. табл. 3, рис. 3). В высотных поясах гор Южного и Северного Урала бурозубка уступает место обыкновенной, а в горно-лесном поясе горы Неройка (Приполярный Урал), подгольцовом и горно-тундровом горы Красный Камень (Полярный Урал) доминирует. У бурозубки в широтно-зональном количественном распределении (юг — север) какой-либо закономерности не наблюдалось, но вертикальное распределение ее представляется более упорядоченным (см. рис. 3). Так, на горах Иремель, Косьвинский Камень, Чистоп и Неройка доля бурозубки в уловах землероек уменьшается от горно-лесного к горно-тундровому поясу. Обратная зависимость количественного распределения бурозубки по высотным поясам отмечена на горе Красный Камень. Кроме того, исследуя население мелких млекопитающих здесь, В. С. Балахонов (1978) наблюдал сезонные изменения обилия видов землероек, характерные только для горно-лесного пояса. Так, по данным автора, осенью 1975 г. доминировала тундряная (52 %), в июле 1976 г.— обыкновенная (42 %), а в августе — средняя бурозубка (54 %).

Подобные изменения обилия средней бурозубки отмечены и в других районах Урала. По нашим данным, в низкогорной части Среднего Урала на территории Висимского заповедника у подножия горы Сутук среднелетний показатель обилия средней бурозубки изменялся по годам (1986—1988) от 32 до 52 %, где она в июле-августе 1987 г. по численности вытесняет обыкновенную и становится видом-доминантом.

Известно, что в высотных поясах гор Южной Сибири, в сравнении с нашими данными (см. табл. 3, рис. 3), средняя бурозубка менее обильна — от 0,3 до 5,7 % (Юдин и др., 1979).

Согласно данным литературы, средняя бурозубка относится к числу наиболее эвритопных видов землероек, заселяет те же территории, что и обыкновенная, но более тяготеет к увлажненным лесам, не избегая заболоченных мест с моховым покровом (Строганов, 1957; Юдин, 1962, 1971; Реймерс, 1966; Ревин, 1968). В Волжско-Камском крае и Карелии средняя бурозубка предпочитает сосновые леса (Попов, 1960; Ивантер, 1975).

В целом наши данные биотопического распределения средней бурозубки на Урале и прилегающих территориях (см. табл. 4) совпадают со сведениями названных авторов для других частей ареала, но есть некоторые особенности. Средняя бурозубка заселяет различные типы биотопов, но с различной плотностью. Так, в горных биотопах она наиболее обильна в разного типа ельниках (28—41 %), находящихся в средней части Уральского хребта, а также в высокогорных биотопах северного участка хребта — в пихтово-еловом лесу с примесью кедра (43,2 %), где

в ряду землероек она занимает второе место, а в лиственничноелово-березовом лесу (49,7 %) и в горной тундре (42,8 %) на горе Красный Камень доминирует. Однако обилие бурозубки в горных тундрах в средней и южной частях хребта (9,5 и 7,6 %) в 4 раза меньше, чем в тундрах на северных хребтах (42,1 и 42,8 %), где она в ряду землероек остается на втором месте, а в тундрах Южного Урала — на третьем. В равнинных биотопах у средней бурозубки наиболее высокие показатели обилия отмечены лишь в разного типа сосняках (20,2-28,7 %). Следует отметить, что средняя бурозубка наряду с обыкновенной с высокой плотностью заселяет и антропогенные биотопы (второе место среди землероек), кроме одного — березового леса вейниково-хвощово-разнотравного, где бурозубка доминирует (42,3 %). Самое низкое обилие средней бурозубки, кроме отмеченных горных тундр на северных хребтах, наблюдали также в широколиственно-пихтово-еловых редкостойных лесах (8,3 %) на Южном Урале и в предлесотундровом редколесье (6,5 %) в Полярном Зауралье.

Таким образом, если обыкновенная бурозубка свой ареал осваивает с высокой плотностью, тундряная размещена мозаично, то средняя осваивает его спорадически.

Sorex minutus L., 1766 — малая бурозубка — типичный западный палеарктический вид. В пределах СССР она распространена широко, и ареал вида достаточно изучен (Строганов, 1957; Юдин, 1971, 1989; Гуреев, 1979; Долгов, 1985).

На Урале и прилегающих территориях северная граница распространения малой бурозубки совпадает с таковой обыкновенной, тундряной, средней бурозубок и также описана С. С. Шварцем (1959).

По нашим данным (см. табл. 2, рис. 6), в исследуемом регионе малая бурозубка, как и обыкновенная, тундряная и средняя, распространена широко — от Южного до Полярного Урала и Зауралья. Южная граница распространения вида в горной части и на равнине совпадает с таковой обыкновенной бурозубки. По численности среди землероек находится на третьем либо четвертом месте. Так, в горных районах на Южном и Среднем Урале малая бурозубка уступает место обыкновенной, средней и равнозубой, а на Приполярном и Полярном еще и тундряной (см. табл. 2, рис. 2). В районе Северного Урала малая бурозубка после обыкновенной и средней стоит на третьем месте.

В районах зауральской равнины местонахождение малой бурозубки в сообществе землероек меняется (см. табл. 2, рис. 2). Кроме того, в широтно-зональных районах ее доля в уловах землероек неодинакова. На Южном и Полярном Урале ее обилие в 2,5 раза выше (7,2—7,5%), чем на Среднем, Северном и Приполярном (1,4—2,2%). Малая бурозубка наиболее обильна на равнине Южного Зауралья (21,4%), где она является субдоминантом обыкновенной. В других районах зауральской равнины

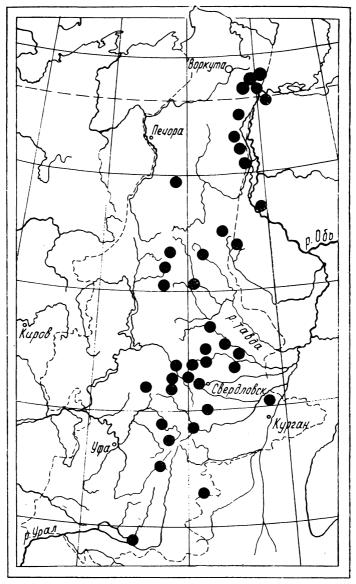


Рис. 6. Распространение малой бурозубки на Урале и прилегающих территориях Зауралья

ее обилие выражено в сходных значениях (4,9-7,0%) и это в 3 раза ниже, чем на Южном Урале. Кроме того, в отличие от средней бурозубки в районах зауральской равнины обилие малой выше, чем в горных, за исключением Полярного Урала, где показатели обилия проб животных горных и равнинных не различаются (6,0-7,2%).

В целом в горной части Урала доля малой бурозубки в сообществе землероек возрастает от средних районов (Средний, Северный, Приполярный Урал) к южным и северным границам распространения вида (см. рис. 2), что не характерно для районов зауральской равнины.

По нашим данным (см. табл. 3, рис. 3), поясно-высотное распределение малой бурозубки в горах Урала также неоднозначно. Видно, что малая бурозубка обитает в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах гор Иремель, Кукшик, Косьвинский Камень, Чистоп, Красный Камень, а на горе Неройка она не найдена в подгольцовом и горно-тундровом поясах. Малая бурозубка в сообществе землероек в большинстве высотных поясов занимает третье место после обыкновенной и средней. Однако в горно-лесном поясе горы Красный Камень, а также в горно-лесном и горно-тундровом на горе Иремель бурозубка занимает четвертое место в связи с внедрением в высокогорную фауну на Южном Урале равнозубой бурозубки, а на Полярном — из-за резко возросшей численности тундряной. Поскольку на горе Красный Камень обыкновенная бурозубка выше горно-лесного пояса не поднимается, то малая бурозубка в верхних высотных поясах также занимает третье место.

В целом у малой бурозубки характер вертикального распределения во многом совпадает с таковым средней, но есть некоторые различия (рис. 10). Так, ее обилие, как и средней, от горно-таежного к подгольцовому и горно-тундровому поясу увеличивается на горе Красный Камень, уменьшается на горе Иремель, но в отличие от средней бурозубки эти различия не достоверны. Кроме того, на горе Косьвинский Камень количественное распределение малой бурозубки по высотным поясам так же, как и обыкновенной и средней, выражено в сходных показателях. На горе Чистоп, хотя и прослеживается уменьшение доли малой бурозубки от среднего пояса к крайним — верхнему и нижнему, сравниваемые поясно-высотные пробы животных этого вида, как и в других горах Урала, статистически незначимы (см. табл. 3).

Известно, что в высотных поясах гор Южной Сибири по сравнению с Уралом малая бурозубка более многочисленна, доля ее в уловах землероек составляла до 50 % (Юдин и др., 1979). В Западной Сибири бурозубка занимает самые разнообразные биотопы, а доля ее в уловах землероек колеблется от 4,9 до 43,5 % и по обилию вид уступает место лишь обыкновенной (Юдин, 1969). В пределах Средней Сибири бурозубка так-

же распространена повсеместно, но тяготеет к смешанным лесам (Реймерс, 1966).

В таежных районах северо-запада СССР малая бурозубка отлавливалась в разнообразных биотопах, но максимальные доли ее отмечены в лиственном мелколесье (Ивантер, 1975). В районах Татарской АССР, по многолетним наблюдениям В. А. Попова (1960), малая бурозубка заселяла разнообразные биотопы, где в уловах землероек ее доля составляла от 3,7 до 19,5%, а в пойменных лесах даже доминировала (40%).

На Урале и прилегающих территориях, по нашим данным (см. табл. 4), малая бурозубка, как в других частях ареала, заселяет разные типы биотопов, с различной плотностью. Она не отлавливалась лишь на свежих вырубках в пойме р. Сулем (Средний Урал), а также в естественных и антропогенных биотопах в Северном Зауралье, в основном в разного типа сосновых лесах, хвойно-лиственных молодых вырубках. Наиболее обильна в некоторых биотопах степной зоны Южного Зауралья — от 20,9 до 27,3 %, где она по численности как в естественных, так и в антропогенных условиях является субдоминантом обыкновенной бурозубки и редка в сомкнутых широколиственных лесах избыточного увлажнения (1,9 %). Редко встречается в разного типа березняках и хвойно-березовых вырубках на Среднем и Северном Зауралье, а также в предлесотундровом редколесье на Полярном Зауралье (2,2—3,6 %).

В горных биотопах малая бурозубка наиболее тяготеет к разного типа ельникам (6,0-18,6%), мохово-травяной тундре (11,7%), а реже встречается в лишайниковой и ерниковой тундрах (2,6-4,1%), лиственнично-елово-березовом лесу (3,2%), лесотундровом редколесье (0,9%) и пихтово-еловом лесу с примесью кедра (1,4%).

Малая бурозубка, как и обыкновенная и средняя, охотно заселяет антропогенные биотопы (см. табл. 4), особенно тяготеет к многолетним горным вырубкам с возобновленной растительностью и кустарниковым посадкам, а избегает свежие вырубки и елово-пихтово-березовый лес. Таким образом, освоение рассматриваемой территории малой бурозубкой, как и средней, носит спорадический характер.

Sorex daphaenodon Thomas, 1907— крупнозубая бурозубка, по характеру распространения— типичный восточный палеаркт (Бобринский и др., 1965; Юдин, 1971, 1989; Гуреев, 1979; Долгов, 1985). По данным этих авторов, в фауне СССР данный вид встречается от р. Оби на восток до Чукотки и Приморья спорадически.

Известно, что западная граница распространения вида проходит по территории бывшего Кондо-Сосьвинского заповедника, а юго-западная — южнее г. Тюмени, в районе Упоровского бассейна р. Ишим (Строганов, 1957). Северная граница распространения вида точно не выяснена (Юдин, 1989). Литературные

сведения о распространении крупнозубой бурозубки на Урале

и прилегающих территориях отсутствуют.

По нашим данным (см. табл. 2, рис. 7), крупнозубая бурозубка на Урале и в зонах Зауралья — крайне редкий вид. В коллекции зоологического музея Института экологии растений и животных УрО АН СССР хранится лишь 11 экз. бурозубки, собранных на Урале (Шарова, Большаков, 1976). Так, в 1975 г. добыто нами на Южном Урале в березово-осиновом редколесье в окрестностях оз. Шугуняк Челябинской области четыре прибылых зверька — два самца и две самки.

Во время стационарных исследований (1973—1978 гг.) зоологом Свердловской областной санитарно-эпидемиологической станции Г. А. Саломасовой отловлена в Среднем Зауралье в березняке разнотравном в окрестностях пос. Калиновка Байкаловского района прибылая неполовозрелая самка (см. табл. 4). Кроме того, в период стационарных работ (1975—1978 гг.) добыто также зоологом Свердловской облСЭС И. М Глазовой на Северном Зауралье в березово-еловом лесу с примесью лиственницы в окрестностях с. Семеновка Серовского района два зверька этого вида.

Во время попутных сборов мелких млекопитающих (1966 г.) научным сотрудником Свердловского института вирусных инфекций Г. М. Котельниковой также в Северном Зауралье, несколько севернее находки бурозубки из Серовского района, в хвойнолиственном лесу окрестностей пос. Пелым Ивдельского района

отловлены две бурозубки (см. рис. 1, 2).

В период стационарных исследований (1986—1989 гг.) в Висимском заповеднике нами впервые обнаружена крупнозубая бурозубка. В коренном еловом лесу хвощово-зеленомошно-сфагновом мелкотравном 12 июля 1987 г. отловлены две зимовавшие лактирующие самки без следов плацентарных пятен, с сильно растянутой маткой, покрытой сетью кровеносных сосудов. Масса тела животных составляла 7,1 г, длина тела с головой —. 61 и 64 мм, длина хвоста — 36 и 37 мм, а длина задней ступни — 11 и 12 мм.

Вторичный просмотр Б. С. Юдиным коллекций бурозубок из районов Полярного Урала и Зауралья, добытых в 1961, 1965 гг. экспедицией, возглавляемой С. С. Шварцем, и хранящихся в фондовой коллекции зоологического музея ИЭРиЖ УрО АН СССР, показал, что в предгорном лесотундровом редколесье в окрестностях пос. Тусигорт, расположенного южнее горы Красный Камень, в 10 км от пос. Лабытнанги, отловлены две прибылые бурозубки. Установлено также, что обнаружение крупнозубой бурозубки С. С. Шварцем в районе исследований п-ова Ямал не подтвердилось.

В других частях ареала крупнозубая бурозубка почти всюду малочисленна и, как в горах Урала, не заходит в верхние пояса гор (Ревин, 1968; Млекопитающие Якутии, 1971; Юдин, 1962;

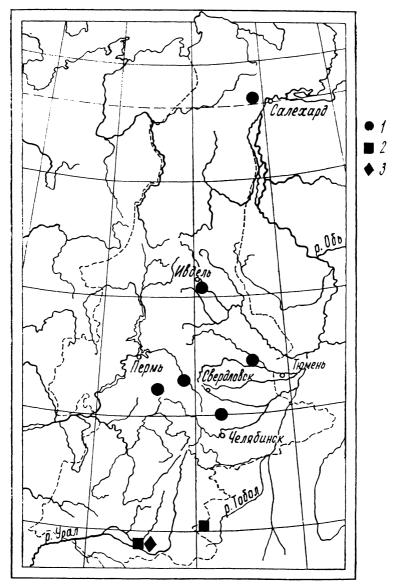


Рис. 7. Распространение редких видов землероек на Урале и прилегающих территориях Зауралья 1- крупнозубая бурозубка, 2- малая белозубка, 3- белобрюхая белозубка

Юдин и др., 1979). Известно, что в районах Дальнего Востока бурозубка обычна, а ее обилие колеблется от 0,8 до 70 % (Юдин и др., 1976).

Наши данные о находках крупнозубой бурозубки на Урале и в районах Зауралья позволяют расширить ранее установлен-

ные западную и юго-западную границы ареала вида.

Sorex isodon Turov, 1924 — равнозубая бурозубка, в фауне СССР — типичный восточный палеаркт, где ареал ее сходен с таковым средней бурозубки (Реймерс и др., 1963; Юдин, 1971; Юдин и др., 1979).

Литературные сведения о распространении равнозубой бурозубки на Урале до наших исследований (Шарова, 1980, 1981; Шарова, Садыков, 1980) ограничивались лишь работой по Южному Уралу С. В. Пучковского (1976). Автор, исследуя фауну млекопитающих Башкирского заповедника, впервые указал (наряду с обыкновенной, средней и малой) на равнозубую буро-

зубку (28 %), обитающую в этом районе.

По нашим данным (см. табл. 2, рис. 8), на Урале равнозубая бурозубка в сравнении с обыкновенной, тундряной, средней и малой распространена менее широко. Северная граница распространения вида проходит в районе Приполярного Урала, где-в период стационарных исследований 1977—1979 гг. К. И. Бердюгиным в кедровом ельнике зеленомошном с осоковым разнотравьем в пойме р. Кобыла горно-таежного пояса горы Неройка отловлена одна бурозубка. Южная граница распространения вида проходит по территории Башкирского заповедника.

Граница распространения вида на зауральской равнине уже, чем в горах Урала. На юге граница распространения проходит по Джабык-Карагайскому бору Челябинской области, далее по Белозерскому и Звериноголовскому районам Курганской области, на юго-западе включает Талицкий, а на западе — Асбестовский, Режевской, Алапаевский, Туринский, Верхотурский районы. Равнозубая бурозубка наряду с другими землеройками отлавливалась Г. М. Котельниковой в Северном Зауралье — в окрестностях пос. Пелым Ивдельского района. Анализ наших данных (см. табл. 1, 2) и литературных сведений (Раевский, 1982) позволяет провести северную границу распространения равнозубой бурозубки по территории бывшего Кондо-Сосьвинского заповедника (Северное Зауралье), где она отлавливалась только в поймах рек Ем-Еган и Адым-Нейп-Еган и отнесена к редким видам землероек.

В Анадырской низменности (Охотина, 1973) и на северозападе (Долгов, 1985) северная граница распространения этого вида проходит на уровне Полярного круга, что значительно севернее, чем на Приполярном Урале и в Северном Зауралье.

По нашим данным (см. табл. 3), равнозубая бурозубка обитает лишь в горно-лесном, горно-тундровом поясах горы Иремель и горно-таежном горы Неройка. В высотных поясах гор

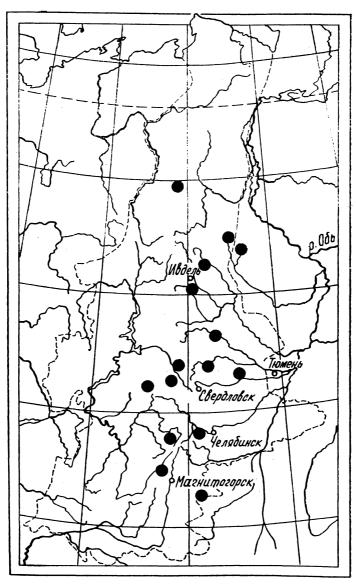


Рис. 8. Распространение равнозубой бурозубки на Урале и прилегающих территориях Зауралья

Кукшик, Косьвинский Камень, Чистоп, Красный Камень бурозубка не обнаружена. Кроме того, на горе Иремель бурозубка не только широко распространена, но и многочисленна, здесь она субдоминант, а доля ее в сообществе землероек составляет в горно-лесном — 20,4 %, горно-тундровом поясе — 12,4 %.

Однако если на горе Иремель равнозубая бурозубка распространена широко, то в высотных поясах другого хребта Южного Урала — Ирендык она также не обнаружена (Мелкие млеко-

питающие Уральских гор, 1986).

В горах Южной Сибири в отличие от гор Урала равнозубая бурозубка распространена значительно шире, поскольку отлавливалась во всех высотных поясах на высотах до 2500 м, составляя в уловах землероек от 0,4 до 42 % (Юдин и др., 1979).

Известно, что в пределах ареала равнозубая бурозубка встречается в самых разнообразных биотопах (Долгов и др., 1968; Ревин, 1968; Перминов, 1973; Попов, 1960; Пучковский 1969, 1970, 1973, 1974; Юдин и др., 1979). Но большинство авторов указывают, что она в основном предпочитает хвойные и смешанные хвойно-лиственные леса.

На Урале, как и в других частях ареала, равнозубую бурозубку отлавливали в разнообразных биотопах (см. табл. 4). Однако в сообществе землероек доли бурозубки в биотопических пробах различные. Так, в размещении ее по ареалу в горной части нами отмечено, что она малочисленна, а среди землероек в производных сосново-березовых предлесостепных лесах на территории Ильменского заповедника (3,8 %), а также в разного типа ельниках (4,0—7,5 %) и елово-сосново-березовых лесах (2,7 %) низкогорий Среднего Урала занимает третье либо четвертое место. Равнозубая бурозубка наиболее многочисленна в пойменных и заболоченных лесах, на заболоченных вырубках, в разнотравном пихтово-еловом лесу горно-таежного пояса горы Иремель, где по численности (15,8—25,3 %) уступает лишь обыкновенной бурозубке. Обилие ее в мохово-травяной тундре несколько ниже (12,4 %), чем в биотопах нижнего пояса, но место в сообществе землероек сохраняется.

В размещении равнозубой бурозубки по ареалу на Зауральской равнине также отмечены некоторые биотопические особенности (см. табл. 4). В биотопах Южного Зауралья она крайне редка. В ряде биотопов Среднего Зауралья, как и в горах Среднего Урала, она по численности занимает третье место после обыкновенной и средней бурозубок. Малочисленна в сосновоберезовых вырубках (2,8 %) и еще реже встречается в биотопах Северного Зауралья — в разного типа березняках, сосняковом лесу зеленомошном и на хвойно-березовых вырубках, где по численности уступает еще и малой бурозубке.

Наши данные показывают, что освоение исследуемого региона равнозубой бурозубкой носит мозаичный характер.

Sorex minutissimus Zimmermann, 1780 — крошечная бурозуб-

ка — широко распространенный вид фауны СССР (Юдин, 1971; Охотина, 1973, 1977; Потапкина, 1973; Реймерс, 1966; Гуреев, 1979), однако по всему ареалу малочисленный (Юдин, 1962; Реймерс, 1966; Ревин, 1968; Млекопитающие Якутии, 1971; Равкин, Лукьянов, 1976; Юдин и др., 1979; Раевский, 1982).

Распространение крошечной бурозубки на Урале не изучено. По нашим данным (см. табл. 1, 2, рис. 9), а также ранее опубликованным материалам (Куликова, Шарова, 1981, 1986), в горах Урала и в зонах Зауралья крошечная бурозубка распространена широко, но ареал ее уже, чем обыкновенной, тундряной, средней, малой бурозубок, и сходен с таковым равнозубой (за исключением гор Приполярного Урала, где крошечной бурозубки нет, а равнозубая есть, и прилегающей равнины, где картина обратная). В горной части Урала крайняя северная точка нахождения вида проходит по Северному Уралу, где К. И. Бердюгиным в лиственничном редколесье с лишайниковым покровом в сочетании с курумами в подгольцовом поясе горы Чистоп отловлена одна бурозубка. Поскольку в Башкирском заповеднике крошечная бурозубка не обнаружена (Дукельская, 1928; Снигиревская, 1947; Пучковский, 1976), то крайняя южная точка нахождения вида нами отмечена на горном Иремеле.

На Зауральской равнине крайняя северная точка нахождения вида проходит в пойме р. Обь в окрестностях пос. Полноват, где в 1965 г. зоологами северной экспедиции, возглавляемой С. С. Шварцем, добыты в темнохвойной тайге три бурозубки. Крайняя южная точка нахождения вида на равнине отмечена в Среднем Зауралье по припышминским борам, где отловлен во время стационарных работ (1975—1977 гг.) В. А. Яскиным один экземпляр этого вида.

В степной и лесостепной зонах Южного Зауралья крошечная

бурозубка не обнаружена.

Широко распространена в высотных поясах гор Иремель, Косьвинский Камень, на горе Чистоп зафиксирована только в подгольцовом поясе, а в горно-лесном на горе Кукшик не обнаружена (см. табл. 3). По данным О. Ф. Садыкова (Мелкие млекопитающие ..., 1986), в горно-степном, горно-лесостепном и поясе дубового криволесья наряду с равнозубой также не обнаружена. Нет ее и в высотных поясах гор Южной Сибири, в горно-степном, горно-лесостепном и подгольцовом поясах широколиственного редколесья (Юдин и др., 1979).

В пределах ареала рассматриваемого нами региона крошечная бурозубка размещена неравномерно (см. табл. 4). Отлавливалась в разнообразных естественных и антропогенных биотопах. В целом доля крошечной бурозубки в уловах землероек составляла в биотопических пробах в горах — от 0,1 до 10 %, на равнине — от 1,5 до 2,8 %, а в антропогенных — от 0,8 до 3,9 %. Так, на Южном Урале она более тяготеет к горным тундрам (1,4 %), избегая естественные широколиственные пихтово-

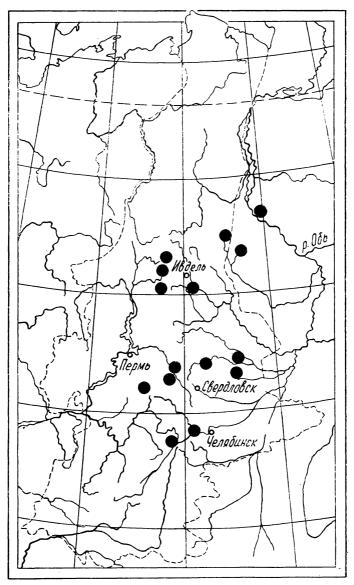


Рис. 9. Распространение крошечной бурозубки на Урале и прилегающих территориях Зауралья

еловые леса на горе Кукшик и производные сосново-березовые предлесостепные леса Ильменского заповедника. На Среднем Урале наиболее обильна в елово-сосново-березовом лесу (8,9 %), где в сообществе землероек занимает третье место, уступая широко распространенным многочисленным видам — обыкновенной и средней бурозубкам, а также в пихтово-еловом липняковопапоротниковом лесу (4,0 %), где занимает наряду с малой и равнозубой бурозубками третье место, что не характерно для равнинных и антропогенных местообитаний. Крошечная бурозубка редко встречается в хвойно-лиственных лесах (0,2 %) и в ельнике хвощово-зеленомошно-сфагновом (0,7 %), избегает наряду со средней и малой свежие вырубки.

Биотопическое распределение крошечной бурозубки в других регионах нашей страны, как и на Урале, из-за крайней малочис-

ленности ее изучено слабо.

По нашему мнению, на Урале и в Зауралье, как и в других частях ареала вида, среди массовых отловов землероек единичные поимки зверьков широко распространенного вида — крошечной бурозубки — в некоторой степени, вероятно, обусловлены неадекватностью используемой териологами техники отлова этих животных.

Neomys fodiens Pennant., 1771 — водяная кутора, в фауне СССР это широко распространенный вид (Юдин, 1971, 1989; Гуреев, 1979). На Урале и прилегающих территориях Зауралья водяная кутора также широко распространена (см. табл. 2, рис. 10). На горном Урале северная граница распространения вида проходит за Полярным кругом (Шварц, 1962), а южная в нагорно-степных участках в районе Губерлинского мелкосопочника (Кириков, 1952; наши данные, см. табл. 1, 2). В зонах Зауралья северный ареал куторы уже, чем в хребтовой части, и проходит по пойме р. Малой Оби, где в 1965 г. в окрестностях пос. Ванзеват добыты экспедицией, возглавляемой С. С. Шварцем, единичные зверьки. Южная граница распространения вида на равнинных территориях совпадает с таковой у обыкновенной, тундряной и малой бурозубок и проходит в Южном Зауралье по пойме р. Сакмары в окрестностях пос. Кувандык (см. табл. 1, 2, рис. 10).

Однако, по нашим данным, численность куторы в разных районах описываемого региона весьма различна. Максимальная доля куторы среди землероек (10,6%) отмечена нами лишь в Южном Зауралье, в лесостепной и степной зонах, где она занимает третье место, уступая обыкновенной и малой бурозубкам. В других районах Урала и Зауралья водяная кутора крайне малочисленна (от 0,2 до 1,4%), а на Приполярном Урале не обнаружена (см. табл. 2).

Высотное распределение куторы специфично (см. табл. 3). На горах Косьвинский Камень, Чистоп (Северный Урал) и Красный Камень (Полярный Урал) единичные зверьки встречаются

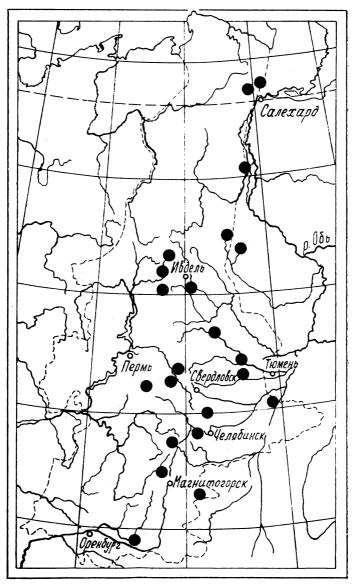


Рис. 10. Распространение водяной куторы на Урале и прилегающих территориях Зауралья

только в горно-лесном поясе. На Иремеле (Южный Урал) кутора отлавливалась не только в нижнем горно-лесном поясе, но и в горной тундре (Шарова, Садыков, 1980). Известно, что в горных районах Алтая и Саян водяная кутора также отлавливалась лишь в нижнем, горно-лесном поясе (Янушевич, Юрлов, 1950; Штильмарк, 1968).

Наши данные биотопического распределения куторы на Урале и территориях Зауралья показывают, что она заселяет разнообразные биотопы как в горах, так и на равнине, но всюду приурочена к берегам различных водоемов, а также к поймам и заболоченным участкам. Максимальные отловы куторы (от 16 до 35 %) получены только в прибрежной уреме на р. Сакмаре и в увлажненном широколиственном сомкнутом лесу, тянущемся вдоль безымянного ручья, впадающего в р. Сакмару. В горных биотопах водяная кутора отлавливалась также вблизи рек и ручьев, но численность ее не превышала 4,7 %. Между тем нами ОТМЕЧЕНЫ СЛУЧАИ ПОИМКИ ЗВЕРЬКОВ В ОТНОСИТЕЛЬНО СУХИХ МЕСТОобитаниях на значительном удалении от ближайших водоемов. Так, в нагорно-степных колках Южного Урала, в 3 км от ближайшего водоема, отловлены (1976—1977 гг.) три зверька, в том числе зимовавший самец и два прибылых зверька. Вероятно, это явление обусловлено повышенной активностью зверьков в период выхода и расселения молодняка. Подобные поимки кутор отмечены и в других частях ареала вида (Огнев, 1928; Реймерс, 1966) и объясняются тем же.

Однако большинство авторов, отмечая подвижность водяной куторы, все-таки ограничивают ее удаление от ближайших водоемов радиусом 1,5 км (Формозов, 1948; Кузнецов, 1948; Строганов, 1957; Арзамасов и др., 1969; Айрапетьянц, 1970; Ивачтер, 1975).

На основании наших данных можно утверждать, что в целом на горном Урале и в зонах Зауралья, как и в других частях ареала, водяная кутора, хотя и встречается в разнообразных местообитаниях, в наибольшей степени приурочена к биотопам, соседствующим с водоемами.

Crocidura leucodon Herman., 1780 г.— белобрюхая белозубка в фауне СССР распространена в степных, лесостепных и пустынных зонах, но границы ареала вида изучены недостаточно (Виноградов, 1958; Бобринский и др., 1965; Юдин и др., 1979; Гуреев, 1979; Долгов, 1985; Соколов, Темботов, 1989).

Сведений о нахождении этого вида в Южном Зауралье до наших исследований не было. В период многолетних стационарных работ (1972, 1974, 1976—1978 гг.) в окрестностях пос. Кашкук Кувандыкского района Оренбургской области (южная оконечность Уральских гор) нам впервые удалось отметить этот вид. В крупнотравных вязово-черемуховых зарослях (урема) в пойме р. Сакмары в 1974 г. нами отловлены с помощью ловчих канавок два зверька — зимовавшая лактировавшая самка

без следов плацентарных пятен и прибылой самец (см. табл. 1, 2, 4, рис. 8).

В исследуемом регионе белобрюхую белозубку следует от-

нести к крайне редким видам землероек.

Crocidura suaveolens Pallas, 1811 г.— малая белозубка, в фауне Советского Союза по сравнению с белобрюхой распространена шире, ее границы распространения изучены лучше (Виноградов, 1958; Бобринский и др., 1965; Гуреев, 1971, 1979; Юдин, 1989; Соколов, Темботов, 1989).

В фауне Сибири малая белозубка встречается крайне редко (Юдин, 1971). По данным автора, белозубка отлавливалась в небольших количествах лишь в лесостепной зоне, а в Приморье — в смешанных широколиственных лесах либо в постройках вблизи жилья человека. Имеются сообщения о том, что малая белозубка отлавливалась на Среднем Урале и в Зауралье — в окрестностях Свердловска и Верхотурья, а также на Северном Урале — вблизи пос. Карпинск (Сабанеев, 1874). По данным С. У. Строганова (1957), малая белозубка встречается в Южном Зауралье — вблизи г. Троицка (Челябинская область).

Нами вид обнаружен только в Южном Зауралье в окрестностях пос. Кашкук (Оренбургская область) и в Брединском районе Челябинской области (см. табл. 1, 2, 4, рис. 8). Хотя границы ареала этого вида в изучаемом регионе несколько шире, чем предыдущего, его также следует отнести к числу крайне редких видов.

У нас в коллекциях имеется 12 экз. малой белозубки из Южного Зауралья, отловленных в древесно-кустарниковых зарослях у подножия холмов Губерлинского мелкосопочника и в посадках кустарников, тянущихся вдоль железнодорожного полотна, а также один экземпляр, добытый на границе густых кустарников и открытой степи в окрестностях пос. Рымникское Брединского района Челябинской области. Данные о нахождении малой белозубки в исследуемом регионе приводятся впервые. Мы полагаем, что сведения Л. П. Сабанеева (1874) о нахождении белозубки в лесных районах Урала и Зауралья могут быть ошибочными, поскольку они до настоящего времени не получили подтверждения.

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗЕМЛЕРОЕК В ГОРАХ УРАЛА И НА ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЯХ

Наши данные (см. табл. 2) показывают, что в хребтовой части Урала обитает восемь землероек: обыкновенная, тундряная, малая крупнозубая, равнозубая, крошечная бурозубки и кутора, а на равнине Зауралья, кроме перечисленных, еще два вида белозубок — белобрюхая и малая. Крупнозубая бурозубка отмечена только в низкогорной части хребта, а в высотных поя-

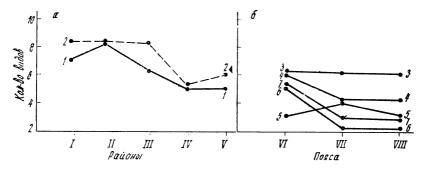


Рис. 11. Особенности широтно-зонального и поясно-высотного распределения количества видов землероек.

а— хребтовая часть Урала (1) и прилегающая равнина (2);  $\delta$ — высотные пояса гор Урала: 3— Иремель, 4— Косьвинский Камень, 5— Чистоп,  $\delta$ — Неройка, 7— Красный Камень, I-V— то же, что на рис. 2, VI— горно-лесной, VII— подгольцовый, VIII— горно-тундровый пояса

сах гор не обнаружена. Пять видов землероек — обыкновенная, тундряная, средняя, бурозубки и кутора относятся к широко распространенным, поскольку как на хребте, так и на равнине, встречаются от Южного до Полярного Урала. Однако эти виды в высотных поясах гор менее распространены (кроме средней бурозубки, которая присутствует во всех высотных поясах). Примечательно, что в горах Южного Урала средняя бурозубка обнаружена в лесостепном и степном поясах, не свойственных аналогичным зонам. Это свидетельствует о том, что данный вид в условиях гор Урала можно отнести к высокоспециализированному горному виду. Три вида землероек — крупнозубая бурозубка, белобрюхая и малая белозубки — для Урала редки.

Видовое распределение землероек по широтно-зональным районам и высотным поясам гор различно (рис. 11). Наибольшее их число и сходный набор видов (семь бурозубок и кутора) характерны для Среднего Урала, а также Среднего и Северного Зауралья. Число видов сокращается к югу в горной части до семи, а к северу на Полярном Урале — до пяти, в Полярном Зауралье — до шести видов от первоначальной величины (восемь).

Кроме того, в ряде равнинных фаунистических комплексов происходит смена одних видов другими. Так, на равнине Южного Зауралья вместо средней, равнозубой, крошечной бурозубок, свойственных южноуральскому фаунистическому комплексу, появляются новые виды — крупнозубая бурозубка, белобрюхая и малая белозубки, а на Приполярном Урале вместо равнозубой — крошечная бурозубка. В фауне Полярного Урала крупнозубая бурозубка с предгорий не спускается на равнину и не заходит в центральные хребты, а в фауне Северного Урала этот вид (наравне с равнозубой) с равнины не заходит в горы, что обусловливает несходство горных и равнинных фаун в со-

ответствующих широтно-зональных фаунистических комплексах. Таким образом, если к югу от среднего участка хребта как в горной части, так и на равнине фауна землероек в результате смены одних видов другими обедняется незначительно, то к Крайнему Северу количество видов постепенно уменьшается на два в горном и на три в равнинном фаунистическом комплексе (см. рис. 11), что обусловлено снижением степени замещения видов.

Распределение количества видов землероек по высотным поясам для каждого горного района специфично (см. рис. 11). Идентичная и наиболее полная фауна по высотным поясам отмечена на горе Иремель, где в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах (по нашим данным, табл. 3, и по данным О. Ф. Садыкова — Мелкие млекопитающие..., 1986) обитает по шесть видов: обыкновенная, средняя, малая, равнозубая, крошечная бурозубки и кутора.

Однако в фауне высотных поясов на других хребтах Южного Урала количество видов этой группы животных сокращается. Так, по данным О. Ф. Садыкова (Мелкие млекопитающие..., 1986), в фауне горно-степного и пояса подгольцового дубового криволесья на хребте Ирендык, а также по нашим данным (см. табл. 3), в фауне горно-лесного пояса горы Кукшик из перечисленных видов не обнаружены равнозубая и крошечная бурозубки, а в последующих двух поясах еще и кутора.

Распределение землероек по высотным поясам в районах гор севера также неоднозначно (см. рис. 11). Так, количество видов землероек в фауне горно-лесного пояса горы Косьвинский Камень совпадает с таковым фаун высотных поясов горы Иремель, но эти фауны несходны по набору видов — вместо равнозубой бурозубки присутствует тундряная. Кроме того, в этом районе при подъеме в горы количество видов сокращается от шести в горно-лесном до четырех в подгольцовом и горно-тундровом поясах, что не свойственно для горы Иремель.

Аналогичная тенденция изменения количества видов землероек по высотным поясам отмечена и в районах гор, наиболее удаленных к северу от Косьвинского Камня. Так, фауна верхних высотных поясов в сравнении с горно-таежным становится беднее на три вида на горе Неройка и на два вида на горе Красный Камень, так как на Приполярном Урале в подгольцовый и горно-тундровый пояса не заходят тундряная, малая, равнозубая бурозубки, а на Полярном — обыкновенная бурозубка и кутора.

Однако население землероек по высотным поясам горы Чистоп, находящейся в хребтовой части между горами Косьвинский Камень и Неройка, меняется незначительно: в подгольцовом поясе присутствует, кроме обыкновенной, средней и малой бурозубок, четвертый вид — крошечная, которая в крайних поясах — нижнем и верхнем — не обнаружена.

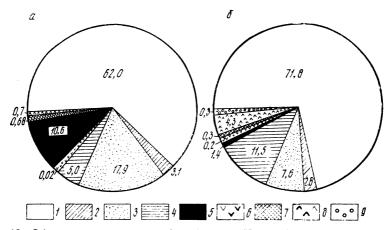


Рис. 12. Обилие землероек в хребтовой части Урала (а) и на прилегающей равнине (б), % по группе

1 — обыкновенная бурозубха, 2 — тундряная, 3 — средняя, 4 — малая, 5 — крупнозубая, 6 — равнозубая, 7 — крошечная, 8 — водяная кутора, 9 — белозубки малая и белобрюхая

В целом в сообществах землероек характер широтно-зонального и поясно-высотного распределения количества видов совпадает, поскольку фауны обедняются как к северным пределам обитания вида, так и к верхним пределам его существования—горным тундрам.

Однако характер широтно-зонального изменения обилия широко распространенных видов по горным районам и зонам Зауралья различен (рис. 12). Так, в сообществе землероек доля обыкновенной бурозубки как в горной, так и в равнинной частях меньше на крайнем южном и крайнем северном пределах ее обитания, чем в остальных районах Урала и Зауралья. Малая бурозубка, наоборот, более обильна на северной и южной оконечностях и менее — в центральных участках региона. Тундряная бурозубка играет заметную роль только в фауне полярных районов, а в остальных — малочисленна. У средней бурозубки в характере изменения обилия на горном участке какой-либо закономерности не наблюдается, но в Зауралье он сходен с таковым обыкновенной.

Характер количественного распределения видов землероек по высотным поясам в различных горах также неоднозначен (см. рис. 10, табл. 3). Например, у обыкновенной бурозубки при подъеме в горы от горно-лесного пояса доля в уловах землероек возрастает на горах Иремель и Неройка, а на горе Чистоп она увеличивается от среднего пояса к крайним — нижнему и верхнему, на горе Косьвинский Камень обилие бурозубки по высотным поясам не меняется, а на Красном Камне она выше горнолесного не полнимается.

У средней бурозубки характер количественного распределения сходен с таковым обыкновенной лишь на горе Косьвинский Камень, а на горах Иремель, Чистоп, Неройка ее доля снизу вверх по высотным поясам уменьшается, на горе Красный Камень — увеличивается.

У малой бурозубки наибольшие доли в уловах землероек, котя и отмечены в верхних высотных поясах хребтов севера — подгольцовом и горно-тундровом на горах Косьвинский Камень, Красный Камень и в подгольцовом на горе Чистоп, различаются в нижних и верхних поясах в каждом случае статистически незначимо. Характер количественного распределения малой бурозубки в высотных поясах в горах на Южном Урале совпадает с таковым средней.

Кроме того, следует отметить, что на крайних южном и северном участках Уральского хребта— в высотных поясах гор Иремель и Красный Камень— в сообществе землероек возрастает роль равнозубой и тундряной бурозубок, характер количественного распределения которых совпадает с таковым средней и малой.

Таким образом, в горах Урала в распространении землероек четко выражена высотная поясность. Однако связь между вертикальной сменой растительных группировок и характером размещения землероек в этих районах неоднозначна. Так, на горе Иремель высотная поясность незначима в распространении землероек, но проявляется в их количественном распределении, а на горе Косьвинский Камень, наоборот, не выражена в количественном плане, а проявляется в характере распространения видов землероек. Связи между вертикальной поясностью и размещением землероек по высотным поясам сильнее проявляются в районах гор, наиболее удаленных от средней части Уральского хребта, хотя и здесь ни один из изученных видов землероек не приурочен к какому-либо высотному поясу.

В характере поясно-высотного размещения видов землероек отмечено, что каждая горная система имеет свои особенности распространения и количественного распределения, границы и характер размещения у большинства видов в широтных районах не совпадают с таковыми высотных поясов.

Исследование в горной части Урала и на прилегающих территориях Зауралья количественного распределения видов в целом показало, что оно также неоднозначно (см. рис. 12). Так, в горной части видом-доминантом является обыкновенная бурозубка (61,5%), а субдоминантом — средняя (17,8%), на третьем месте — равнозубая (11,3%), на четвертом — малая (4,9%), на пятом — тундряная (3,1%), на шестом — кутора (0,7%), на седьмом — крошечная (0,6%), на восьмом — крупнозубая (0,1%).

Однако в равнинной части, прилегающей к Уральскому хребту, обилие существенно не меняется только у малочисленных

видов землероек. Так, доминирующее положение обыкновенной бурозубки в Зауралье сохраняется, но степень доминирования ее на равнине выше (70,2%), чем в горной части  $(t=8,2,P\leqslant 0,05)$ . Средняя бурозубка уступила место малой (12,7%), численность которой возросла почти в 2,6 раза  $(t=5,8,P\leqslant 0,05)$ . Численность водяной куторы (4,9%) увеличилась в 7 раз  $(t=2,2,P\leqslant 0,05)$ , и она заняла четвертое место после средней бурозубки (7,6%), доля которой упала в 2,8 раза  $(t=6,05,P\leqslant 0,05)$ . Численность равнозубой уменьшилась в 6,5 раза (1,7%), с третьего она сместилась на пятое место  $(t=5,1,P\leqslant 0,05)$ . К малочисленным видам, как и в горной части, относятся тундряная (2,2%), крошечная (0,4%) и крупнозубая (0,1%) бурозубки.

В целом наши выводы об особенностях размещения видов землероек на Урале и прилегающих территориях в связи с изученными факторами (широта местности и вертикальная поясность) вполне согласуются с известными данными по мировой фауне мелких млекопитающих, свидетельствующими о несовпадении особенностей их распространения по зонам и высотным поясам (Большаков, 1972).

Анализ размещения землероек на изученной территории показал, что обыкновенная, средняя, малая бурозубки встречаются в разнообразных типах биотопов (см. табл. 4). Однако, если обыкновенная всюду многочисленна и является почти во всех местообитаниях доминантом, то средняя более тяготеет к горным биотопам и лишь к некоторым равнинным, находящимся в средней части ареала вида. Малая бурозубка предпочитает некоторые биотопы на крайних пределах обитания. Так, на юге ареала бурозубка максимально обильна в некоторых естественных и антропогенных биотопах на равнине, а на севере — в биотопах верхних высотных поясов в районе Полярного Урала. Тундряная бурозубка в ареале распространена спорадически. Она обычна и многочисленна только в отдельных биотопах на северной границе ареала, а во всех других случаях крайне редка. Равнозубая и крошечная бурозубки, как и средняя, чаще встречаются в естественных и антропогенных биотопах на горном участке и крайне редко — в равнинных. Водяная кутора в ареале вида, как и тундряная бурозубка, размещена спорадически, но в отличие от последней все-таки предпочитает равнинные биотопы, а местообитания ее всюду приурочены к какомулибо соседствующему водоему. Крупнозубая бурозубка отмечена как в горных, так и в равнинных биотопах, но в обоих случаях встречается исключительно в двух типах лесов — разного рода ельниках и березняках. Белобрюхая и малая бурозубки приурочены только к равнинным биотопам — открытой степи и наряду с крупнозубой в антропогенных биотопах не обнаружены.

- 1. Анализ наших данных и литературных сведений показывает, что из десяти изученных видов землероек, обитающих на Урале и прилегающих территориях Зауралья, нет ни одного вида, одновременно встречающегося во всех высотных поясах и во всех широтно-зональных районах. Однако к высокоспециализированному горному виду для Урала относится средняя бурозубка, которая обнаружена во всех высотных поясах, и даже не свойственных аналогичным ландшафтным зонам. Ареал крупнозубой бурозубки расположен значительно дальше на запад и юго-запад, чем это было установлено ранее.
- 2. Тем не менее по особенностям распространения землеройки могут быть четко подразделены на несколько групп:
- I виды широко распространенные, встречающиеся в большинстве ландшафтных зон от Южного до Полярного Урала и Зауралья, а также в большинстве высотных поясов — обыкновенная, тундряная, средняя, малая бурозубки и кутора;
- II равнинно-горные виды, встречающиеся от Южного до Приполярного Урала и Зауралья равнозубая и крошечная бурозубки;
- III редкие виды, не заходящие в районы высокогорий Урала, два вида белозубок, встречающиеся только на южной равнине, и крупнозубая бурозубка, ареал которой несколько шире, чем белозубок.
- 3. Число видов землероек в разных районах различно и сокращается от средней части Урала и Зауралья к крайним северным пределам обитания, а также от нижнего горно-лесного пояса к горным тундрам на хребтах севера.
- 4. Распространение землероек по высотным поясам специфично. Для каждой горной системы характерны свои особенности распространения вида, которые не всегда совпадают со сменой растительных группировок.
- 5. Установлена специфика формирования широтно-зональных (север юг) и поясно-высотных фаунистических сообществ, обусловленная в северных сообществах и в высотных поясах на хребтах севера уменьшением числа видов и сменой видов доминантов, а на Приполярном и Южном Урале только замещением одних видов другими, что не характерно для формирования сообществ высотных поясов.
- 6. Выявленные особенности биотопического размещения землероек на исследуемой территории позволяют отнести обыкновенную, среднюю, малую бурозубок к эвритопным, тундряную, равнозубую, крошечную и кутору к менее эвритопным, а крупнозубую бурозубку, белобрюхую и малую белозубок к стенотопным.

Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленин-

градской области. Л., 1970. С. 47-63.

Арзамасов И. Т., Меркушева И. В., Михолап О. Н., Чикилевская И. В. Насекомоядные и их паразиты на территории Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1969. 241 с. Балахонов В. С. Мелкие млекопитающие высотных поясов Полярного

Урала // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск,

1978. C. 101—103.

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

Балахонов В. С. Мелкие млекопитающие гор Полярного Урала// Мелкие млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1986. С. 78—93. Балахонов В. С., Шарова Л. П. К фауне землероек Полярного Урала// Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. С. 56—57.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель

млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Большаков В. Н. Млекопитающие в горах Урала // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977. C. 116—117.

Брандт И. Ф. Позвоночные Севера Европейской России и в особенно-

сти Северного Урала. Спб., 1856.

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

нальности // Вестн. АН КазССР. 1954. № 8. С. 4—12. Виноградов Б. С. О строении наружных гениталий у землероек (Crocidura, Insectivora, Mammalia) как диагностическом признаке // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 8. С. 1236—1243. Воронов Г. А., Загородских Е. Е., Перминов Л. Е. Землерой-

ки-бурозубки Северного Сахалина // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1969.

№ 79. C. 65—74.

Воронов В. Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974.

Горчаковский П. Л. Растительность // Урал и Приуралье. М., 1968. C. 211-261.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.:

Наука, 1975. 281 с.

Гуреев А. А. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.: Наука, 1971.

Гуреев А. А. Насекомоядные. Л.: Наука, 1979. 502 с. (Фауна СССР;

Т. 4, вып. 2).

Долгов В. А. Распределение и численность палеарктических бурозубок

(Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 2. С. 1701—1712.

Долгов В. А. Белобрюхая белозубка (Crocidura leucodon Hermann, 1780) в Копетдаге (Insectivora, Mammalia) // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1978. T. 18. C. 257-263.

Долгов В. А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985. 219 с. Долгов В. А., Чабовский В. И., Шилова С. А., Эфрон К. И. Некоторые вопросы экологии бурозубки (Mammalia, Sorex) и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Вып. 73, № 6. C. 17—28.

Дукельская Н. М. Опыт обзора фауны млекопитающих Государственного Ильменского заповедника // Труды по изучению заповедника. М.,

19/28. Вып. 10. С. 1—12.

Иваницкая Е. Ю., Козловский И. Кариотипические доказательства отсутствия в Палеарктике арктической бурозубки (Sorex arcticus) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 3. С. 399—408.

И в а н т е р Э. В. Основы практической биометрии. Петрозаводск: Карел.

фил. АН СССР, 1970. 100 с.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 245 с. Кадыралиев А. К. Землеройки (Soricidae) хребта Тарской-Ялатау (Северный Тянь-Шань) // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 8. С. 1256—1258.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.

Кривошеев В. Г. Зоогеографический очерк фауны млекопитающих Якутии // Фауна Сибири. Новосибирск, 1973. С. 338—373.

Кузнецов Б. А. Звери Киргизии. М.: Изд. МОИП, 1948. Куликова И. Л., Шарова Л. П. Население землероек (сем. Soricidae) и некоторые экологические особенности обыкновенной бурозубки в естественных местообитаниях гор Северного Урала // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 47—51.

Куликова И. Л., Шарова Л. П. О формировании населения мелких млекопитающих в связи с разработками полезных ископаемых на Урале // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Свердловск, 1986. С. 34—35.

Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределе-

ния наземных позвоночных. М., 1952. С. 9-46.

Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Овсеева В. С., Заклинская В. А. Опыт критического анализа методики количественного учета грызунов и насекомоядных при помощи ловушко-линий // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 218—227.

Лапинь И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитаю-

щих Латвийской ССР. Рига: Изд. АН ЛатССР, 1963. 135 с.

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

УрГУ, 1969. 156 с.

Мелкие млекопитающие Уральских гор / В. Н. Большаков. В. С. Балахонов, И. Е. Бененсон и др. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 101 с.

Млекопитающие Якутии / В. А. Тавровский, О. В. Егоров, В. Г. Кривошеев, М. В. Попов, Ю. В. Лабутин. М.: Наука, 1971. 660 с.

Неделин К. Т. Мелкие лесные насекомоядные и грызуны // Животный

мир Белорусского Поозерья. Минск, 1970. Вып. 1. С. 30—36.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.: Главнаука, 1928. T. 1. 375 c.

Охотина М. В. Бурозубки (Insectivora, Sorex) Анадырской низменности // Вестн. зоологии. 1973. № 5. С. 30-34.

Охотина М. В. Землеройки (Insectivora, Soricidae) острова Сахали-

на // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 2. С. 243—249.

Охотина М. В. Таксономическая ревизия Sorex arcticus Kerr, 1972: (Soricidae, Insectivora) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 3. С. 409—417.

Перминов Л. Е. Равнозубая бурозубка в Прикамье // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1973. № 109. С. 25—30.

Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Казан. фил. АН СССР, 1960. 468 с.

Потапкина А. Ф. Эколого-фаунистический очерк млекопитающих Абайской степи и прилежащих районов // Фауна Сибири. Новосибирск, 1973. С. 320—337. (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР; Вып. 16).

Пучковский С. В. Особенности распределения бурозубок (Insectivora, Soricidae) по биотопам в тайге Онежского полуострова // Уч. зап. Моск. пед. ин-та\_им. В. И. Ленина. 1969. № 362. С. 100—109.

Пучковский С. В. Сравнительно-экологическое исследование бурозубок Онежского полуострова: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1970.

Пучковский С. В. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок (р. Sorex) // Науч. тр. Свердл. гос. пед. ин-та. 1973. № 221. C. 109—125.

Пучковский С. В. Материалы по морфологии бурозубок (Soricidae,

Mammalia) // Териология. Новосибирск, 1974. Т. 2. С. 42—47.

Пучковский С. В. Равнозубая бурозубка в фауне мелких млекопитающих Башкирской АССР // Фауна и экология животных Тюменской области. Тюмень, 1976. С. 70—75.

Равкин Ю. С., Лукьянов И. В. География позвоночных южной тай-

ги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 330 с.

Раевский В. В. Позвоночные животные Северного Зауралья. М.: Наука, 1982. С. 7—29.

Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 5-36.

Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири.

.М.; Л.: Наука, 1966. 420 с.

Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны Верхней

Лены. Иркутск: Кн. изд-во, 1963. 191 с.

Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Крошечная бурозубка на юге Саха-

лина // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1968. № 52. С. 95—97.

Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Моск. Императ. о-во испытателей природы, 1874. 204 с. Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колеба-

ния численности землероек в Башкирском заповеднике // Тр. Башкир. гос. заповедника. 1947. Вып. 1. С. 5—16.

Соколов В. Е., Темботов А. К. Млекопитающие насекомоядные.

М.: Наука, 1989. 247 с.

Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд-во АН СССР.

1957. 267 с. Чернявская С. И. Млекопитающие заповедника «Денежкий Ка-"Почомкий Камень» 1958. Вып. 1. С. 87—168.

Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. 1933. Сер. 7, отд. математики и естествознания. С. 445—470.

Формозов А. Н. Мелкие млекопитающие Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. // Фауна и экология грызунов (ма-

териалы по грызунам). М., 1948. Вып. 3. С. 3—110. Шарова Л. П. Видовой состав и популяционная изменчивость землероек (р. Sorex) степных боров Зауралья и Казахстана // Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975. С. 91—97.

Шарова Л. П. О влиянии метода отлова зверьков на результаты популяционного анализа землероек // Внутри- и межпопуляционная изменчивость

млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 82-88.

Шарова Л. П. Видовой состав землероек (сем. Soricidae) и их распределение в фаунистических комплексах Урала // Фауна Урала и Европейского

Севера. Свердловск, 1981. С. 13—27.

Шарова Л. П., Большаков В. Н. Коллекции млекопитающих Зоологического музея ИЭРиЖ УНЦ АН СССР // Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976. С. 3—15.

Шарова Л. П., Садыков О. Ф. Фауна землероек верхних поясов Уральских гор // Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980. С. 32—33.

Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья // Зоол. журн.

1955. Т. 34, вып. 3. С. 915—927.

Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки (Sorex arcticus Kerr.) // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использование. Тюмень, 1959. С. 255-271.

Ш в а р ц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек

на крайнем северном пределе их распространения // Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. Вып. 29. С. 45-53.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Давыдов Н. Н. Животный мир

Урала. Свердловск: Облгиз, 1951. 174 с.

Шефтель Б. И. Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих Енисейской тайги и лесотундры // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., 1983. С. 184-230.

Штильмарк Ф. Р. Изменение фауны млекопитающих и птиц в лесах западного Саяна и Салаирского кряжа под влиянием деятельности человека // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. М., 1968. Т. 73, вып. 5.

Ю дин Б. С. Экология бурозубок (р. Sorex) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск, C. 33-134.

Юдин Б. С. Комплексы насекомоядных млекопитающих в ландшафтах Новосибирской области. Новосибирск, 1969. С. 13:1—142.

Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири (определитель). Новосибирск: Наука, 1971. 170 с.

Ю дин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Нау-

ка, 1989. 547 с.

Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 293 с.

Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитаю-

щие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 269 с.

Янушевич А. И., Юрлов К. Т. Вертикальное распространение млекопитающих и птиц в Западном Саяне // Изв. Зап. Сиб. фил. АН СССР, зоол. Новосибирск, 1950. Т. 3, вып. 2. С. 3—33. Вее J. W., Hall E. R. Mammals of Northen Alaska on the Arctic Slope //

Univ. Hans. Publs. Mus. Hist. 1956, V. 5. P. 117-121.

### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

1992

### Н. А. ТЮРИНА, А. Т., ГАБИТОВА

### ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА ГОР ЮЖНОГО УРАЛА

### **ВВЕДЕНИЕ**

Важнейшими экологическими адаптациями, позволяющими насекомоядным, в частности бурозубкам, успешно осваивать горные районы, являются особенности их размножения и половозрастной структуры популяции. Сведения же о половом и возрастном составе популяций, о размножении бурозубок, самого богатого видами отряда насекомоядных млекопитающих фауны Урала, еще очень скудны.

Данные по размножению обыкновенной бурозубки, обитающей на территории СССР, свидетельствуют о значительной изменчивости основных показателей размножения под влиянием определенного комплекса факторов. Высокая лабильность показателей размножения обыкновенной бурозубки в меняющейся среде обитания имеет важное значение для поддержания оптимальной плотности населения в том или ином конкретном элементе пространственной и временной экологической мозаики.

Изучение хромосомных наборов приобрело особенно важное значение в таксономических, зоогеографических и эволюционных исследованиях млекопитающих. Кариологические исследования последних 20 лет заново подняли интерес к систематике разных групп млекопитающих. Многие интересные результаты были получены при кариологическом изучении обычных для систематики видов. Описано впечатляющее разнообразие внутривидовых кариологических форм у обыкновенной бурозубки Sorex araneus. Тем не менее в настоящее время данные о кариологическом статусе обыкновенной бурозубки Урала полностью отсутствуют.

На Южном Урале сотрудниками ИЭРиЖ УрО АН СССР были проведены комплексные исследования бурозубок. Данная статья — часть этих исследований. Цель ее — изучение размножения, половозрастной структуры и кариотипа одного вида рода Sorex — обыкновенной бурозубки. Это актуально с той точки зрения, что почти никаких математически значимых различий

по морфологическим и морфофизиологическим показателям этого вида насекомоядных на Южном Урале (Иремельский горный массив) не было выявлено (Тюрина, 1986а).

### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Материалом для данной работы послужили результаты исследований 1978—1985 гг.\*, проведенных на Южном Урале (Иремельский горный массив, 1586 м над уровнем моря, Белорецкий район БАССР). В ходе экспедиционных работ как орудие лова в основном использовали конуса с канавками и без них в количестве 400 шт. одновременно, отрыто 10 км ловчих канав, что позволило нам получить репрезентативные выборки. Конуса были выставлены в параллельные трансекты во всех высотных поясах до горно-тундрового включительно, использовали как стандартные канавы длиной 50 м, так и канавы длиной свыше 250 м. Длина линий конусов без канав превышала 500 м. Таким образом, Иремельский массив был перекрыт конусами. Период работы линий 2—4 мес.

Кариологические исследования проводили методом высушенных препаратов и окрашивали азур-эозином. Визуальный анализ препаратов проводили на микроскопе МБИ-6 с иммерсионным объективом  $\Phi$ MИ-90  $\times$  1,25. Точную видовую принадлежность бурозубок определяли в лабораторных условиях.

### ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА — SOREX ARANEUS L. (1758)

Наиболее многочисленный и повсеместно распространенный на Урале представитель отряда насекомоядных млекопитающих, который встречается практически во всех высотных поясах и биотопах гор Южного Урала, вплоть до максимальных отметок изученного нами Иремельского горного массива, где этот вид заселяет каменистые и пятнистые тундры до высоты 1586 м

над уровнем моря.

Только на склонах Иремельского массива добыто более 4 тыс. экз. обыкновенной бурозубки. Зоны максимального обилия оказались приуроченными к возвышенным частям вырубок пяти-, шести- и более чем десятилетней давности. Периодически ловили обыкновенных бурозубок в каменистых россыпях во всем интервале высот от 600 до 1586 м. Отсутствие унифицированных методов учета бурозубок в каменистых и некаменистых стациях не позволяет нам сделать окончательное заключение о их численности в россыпях. Тем не менее данные наших отловов свидетельствуют о стабильности и достаточно высокой численности населения обыкновенной бурозубки во всех типах

<sup>\*</sup> Авторы благодарят О. Ф. Садыкова за предоставленные им материалы иремельской популяции обыкновенной бурозубки за 1978—1981 гг.

каменистых местообитаний, что делает этот вид насекомоядных эвритопным не только на равнинах, но и в горах.

#### 1. РАЗМНОЖЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Одним из наиболее изменчивых показателей размножения можно считать сроки начала и окончания репродуктивного периода. Беременные самки обыкновенной бурозубки с сильноувеличенными матками, имеющими длину рогов 10-13 мм, начинали попадаться в конуса на Иремельском горном массиве в конце мая (30.05.79 г.). Кормящие же самки отлавливались в течение всего летнего периода начиная с первых чисел июня до конца сентября, последняя кормящая самка была отловлена 29.09.79 г. Следовательно, размножение обыкновенной бурозубки в условиях гор Южного Урала начинается в мае и продолжается до конца сентября (Тюрина, 1985). Но в разных горных поясах сроки начала репродуктивного периода не совпадают. Раньше всего размножение начинается в лесном поясе, через одну-две недели - в подгольцовом поясе, а в горно-тундровом может задержаться еще недели на две, до полного таяния снежного покрова.

Таким образом, в горах Южного Урала в разные годы и в разных высотных поясах сроки начала размножения весьма изменчивы, но в целом вписываются во временной диапазон, установленный для этого вида во всем его ареале.

Не менее изменчивы и сроки окончания размножения. В годы с неблагоприятными климатическими условиями размножение может прекращаться уже в августе, иногда же часть популяции размножается на Южном Урале 3—4 мес. Самки за весь

репродуктивный период дают два-три помета.

Особого внимания заслуживает вопрос о возможности участия в размножении сеголеток. Ранее считалось, что землеройки всех видов, как правило, не созревают в год своего рождения и впервые размножаются только весной следующего года после зимовки. С. С. Шварц (1955) в качестве одного из факторов, тормозящих раннее половое созревание землероек, называет метеорологические условия в период размножения. Денель (Dehnel, 1949) выдвинул «ледниковую» гипотезу, согласно которой перерыв в развитии гонад является наследием ледникового периода и служит приспособлением к полярному климату. Вольская (Wolska, 1952) связывает несозревание молодых бурозубок в год их рождения со специфическими кормовыми условиями, а также с процессом осенней линьки, которая, вызывая значительный расход запасов организма, не оставляет их на размножение. Вольская (Wolska, 1952), Кроукрофт (Croucroft, 1964) и Пуцек (Pucek, 1964) показали, что в лабораторных условиях при дополнительном освещении и кормлении животных обильной витаминизированной пищей можно добиться ускоренного полового созревания молодых землероек, не сопровождающегося обычным скачком роста и массы тела.

Однако, наряду с мнением против возможности достаточно массового участия сеголеток в размножении, все чаще появляются сообщения о раннем созревании большого числа прибылых самок бурозубок (Снигиревская, 1947; Шварц, 1962; Попов, 1960; Шарова, 1979; и др.). В районе исследований добыты две молодые беременные самки (1984 г.) со средним количеством эмбрионов 7,5±1,5. В 1984 г. отмечена низкая численность и, вероятно, созревание бурозубок-сеголеток в год депрессии в горах Южного Урала компенсирует низкую численность зверьков и служит регуляторным механизмом в популяции (Тюрина, 1986 б).

Исследования 1978—1985 гг. показывают, что средняя величина выводков обыкновенной бурозубки варьирует в смежных высотных поясах гор Южного Урала. Данные о размерах выводков обыкновенной бурозубки в горно-тундровом (I), подгольцовом (II) и горно-лесном (III) поясах Иремельского горного массива следующие (в числителе —  $M \pm m$ , в знаменателе — n):

Ранее считали (Садыков, 1981), что размножающиеся самки обыкновенной бурозубки на Иремельском горном массиве не встречаются в горно-тундровом поясе. Нами в 1985 г. в этом горном поясе отловлены пять беременных самок со средним количеством эмбрионов 6,6±0,7.

Максимальная плодовитость отмечена у самок обыкновенной бурозубки в горно-лесном поясе —  $8,1\pm0,4$  (1979 г.) и  $8,8\pm0,7$  (1985 г.), наименьшая величина выводков установлена в горно-тундровом поясе —  $6,6\pm0,7$ . Данные по горно-лесному и подгольцовому поясам совпадают в эти годы (это время высокой численности зверьков).

В годы с благоприятными для землероек погодными условиями нами прослежена средняя величина выводков обыкновенной бурозубки в течение всего репродуктивного периода по месяцам (в числителе —  $M \pm m$ , в знаменателе — n):

Год	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
1979 1985	$9,5\pm0,5/2 \\ 9,5\pm0,5/2$	$8,4\pm0,4/7 \\ 8,6\pm1,4/3$	$7,8\pm0,6/5$ $7,2\pm0,4/11$	$7.4\pm0.7/7$ $-/0$

Максимальная средняя величина выводка — в июне, затем наблюдаем ее снижение. Кроме того, среднее количество эмбрионов у беременных самок обыкновенной бурозубки различается по годам. Так, в годы высокой численности обыкновенной бурозубки (1979, 1985) этот показатель приблизительно равен  $8.0\pm0.3$  (1979) и  $7.75\pm0.4$  (1985). В год средней численности

(1983) средняя величина выводка равна  $6.0\pm1.0$  и в год низкой численности (1984) —  $7.5\pm1.5$ .

Следует заметить, что в 1984 г. отловили всего четыре беременные самки, две из них — сеголетки. Показатель среднего количества эмбрионов на самку выше в 1984 г., чем в 1983 г. из-за участия в размножении молодых особей. Кроме того, в год депрессии численности животных (1984) все беременные самки обыкновенной бурозубки были пойманы в течение репродуктивного периода только в горно-лесном поясе. Следовательно, зона популяционной резервации этого вида бурозубок приурочена к горно-лесному поясу (Тюрина, 1986 б).

Полученные в смежных поясах Иремельского горного массива значения средней величины выводков обыкновенных бурозубок соответствуют известным из литературы (Снигиревская, 1947; Дунаева, 1955; Шварц, 1955; Попов, 1960; Юдин, 1962; Ивантер, 1975; и др.), они изменяются от 5,6 до 8,0 эмбрионов на самку.

Участие в размножении взрослых самцов оценивали по массе семенников. У неполовозрелых самцов семенники малы, придатки и семенные пузырьки недоразвиты. Половое созревание происходит лишь на второй год жизни. У половозрелых самцов семенники имеют продолговатую форму и хорошо заметны в виде вздутий на нижней стороне тела (Ивантер, 1975).

Среди отловленных в июле самцов размножавшиеся составили  $11,6\,\%$ , тогда как в июне размножалось  $50\,\%$ . В августе их доля была только  $7,7\,\%$ , в сентябре —  $7,2\,\%$ . Изменения в массе семенников в репродуктивный период 1979 и 1985 гг. (n=100) приведены ниже. Наиболее крупные семенники (до  $116,6\pm3,8$ ) имели самцы бурозубок, отловленные в августе, в июне же семенники более мелкие  $(72,4\pm9,9)$ , следовательно, пик размножения обыкновенной бурозубки приходится на август (в числителе —  $M\pm m$ , мг, в знаменателе — n):

 Год
 Июнь
 Июль
 Август

 1979
 72,4±9,9/21
 104,8±3,9/25
 116,6±3,8/5

 1985
 85,5±0,5/2
 111,0±3,6/24
 109,0±6,6/23

### 2. ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Весьма изменчив половой состав популяций у обыкновенной бурозубки. По материалам Е. М. Снигиревской (1947), например в Башкирском заповеднике, у обыкновенной бурозубки среди взрослых особей в течение 3 лет стойко преобладали самцы, хотя и не в одинаковой мере в разные годы (в числителе — просмотрено особей, в знаменателе — самцы):

Возраст бурозубон	1937	1938	1939
Средневоз- растные Старые	$398/57,1\pm2,5$ $36/58,4\pm8,2$	$472/75,5\pm1,98$ $36/94,5\pm3,8$	$70/62,9\pm5,8$ 10/70,0+14,5

Кроме того, с возрастом численное преобладание самцов у этого вида не только не снижалось, но, как правило, даже возрастало, что свидетельствует о более интенсивном отмирании взрослых самок обыкновенной бурозубки, во всяком случае, в условиях Башкирского заповедника.

Исследования, проводившиеся на Южном Урале О. Ф. Садыковым (1981), позволили сделать заключение о том, что у взрослых бурозубок самцы преобладают в различных высотных поясах, особенно значительно — в горно-тундровом (до 80 %) на высоте более 1500 м над уровнем моря. Стойкое количественное преобладание самцов среди взрослых землероек этого вида обнаружил Э. В. Ивантер (1975) в таежных биотопах северо-запада СССР, а И. Ф. Куприянова (1978) — в средней тайге европейского Севера нашей страны. По этим данным, в апреле-мае самцы среди отловленных взрослых бурозубок составляют на массовом материале от 51 до 77 % в разные годы, но в дальнейшем их численное преобладание в уловах, как правило, несколько уменьшается, по-видимому, как в результате их повышенной гибели в период размножения, так и вследствие снижения подвижности (Ивантер, 1978; Куприянова, 1978). Более того, в отдельные годы в конце лета самки среди взрослых отловленных животных могут даже несколько преобладать (август, 1975 г., по данным И. Ф. Куприяновой).

Таким образом, для обыкновенной бурозубки обычно численное преобладание самцов среди взрослых животных и наблюдается оно повсеместно в разных частях ареала этого вида, хотя степень такого преобладания варьирует как в хронологическом, так и в хорологическом аспектах (Большаков, Кубанцев, 1984).

Наши данные 1983—1985 гг., полученные при проведении работ на Иремельском горном массиве, частично подтверждают этот вывод. Данные по численному соотношению полов обыкновенной бурозубки иремельской популяции представлены в табл. 1.

Несколько иначе выглядит соотношение полов у молодых обыкновенных бурозубок. В северо-западных районах СССР среди молодых обыкновенных бурозубок почти всегда преобладают самцы, хотя и с колебаниями численности по месяцам. Только в августе в отдельные годы наблюдается незначительное численное преобладание самок в этой возрастной группе (Ивантер, 1978). По мнению последнего, в данном районе ареала обыкновенной бурозубки для нее свойственно численное преобладание самцов, но гибель особей этого пола в постэмбриональный период нередко превышает темпы отмирания самок.

Неустойчивый по годам и месяцам каждого года половой состав сеголеток обыкновенной бурозубки с колебаниями от 45.7 до 65.2 % самцов наблюдала в средней тайге севера евро-

Таблица 1

## Численное соотношение полов у молодых и взрослых особей обыкновенной бурозубки иремельской популяции по поясам

	Горно-лесной		Подг	ольцовый	Горно-тундровый		
Год	n	Самцы	п	п Самцы		Самцы	
1983	216	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	<u>14</u> 65	$\frac{64,4\pm 12,8}{52,4\pm 6,2}$	14	$\frac{42,5\pm13,2}{57,6\pm4,8}$	
1984	<u>16</u> 40	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\frac{3}{16}$	$\begin{array}{r} 66,6\pm27,2\\ \hline 50,0\pm12,5 \end{array}$		$\frac{-}{36,3\pm14,5}$	
1985	32 451	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	17 112	$\frac{58,8\pm11,9}{55,3\pm4,7}$	67 176	$\frac{52,2\pm6,1}{55,2\pm3,8}$	

Примечание. В числителе — взрослые особи, в знаменателе — сеголетки.

Таблица 2

## Результаты измерений хромосом по 10 метафазным пластинам с индексомспирализации 29-36% обыкновенной бурозубки иремельской популяции

№ пар хромосом	Относительная длина хромосом (L, °/00)			Центром (	Соотношение плеч				
	М	$\sigma_x$	m	М	$\sigma_x$	m	М	$\sigma_x$	m
1 2 3 4 5 6 7 8 9	188,4 167,1 92,68 86,85 80,05 75,50 68,89 58,31 35,37 167,1	12,47 12,83 3,99 5,01 5,32 6,78 3,90 6,70 4,17 9,14	3,94 4,06 1,26 1,58 1,68 2,14 1,23 2,12 1,32 2,89	46,97 35,93 41,27 44,74 42,43 39,50 41,41 45,40 48,78 46,02	1,30 1,18 4,48 5,35 3,67 3,14 3,20 3,22 1,36 2,19	0,41 0,37 1,42 1,69 1,16 0,99 1,01 1,02 0,43 0,69	1,13 1,80 1,47 1,28 1,35 1,65 1,46 1,22 1,05 1,19	0,07 0,10 0,25 0,63 0,16 0,18 0,17 0,16 0,06 0,13	0,02 0,03 0,08 0,10 0,05 0,06 0,05 0,05 0,02 0,04
$\stackrel{Y_1}{Y_2}$	21,0 88,75	5,29 10,96	3,05 5,48	12,80	3,05	1,76	7,56	2,11	1,06

Таблица 3

### Комбинация плеч некоторых хромосомных пар

Место отлова	Комбинации плеч следующих пар						
	Второй	Четвертой	Пятой	Шестой			
Тульская обл. Московская обл. Звенигород Иремель	Cm Cm Cm Cm	См М См М	М См М М	См См См См			

Примечание. М- метацентрическая, См - субметацентрическая.

пейской части СССР И. Ф. Куприянова (1978). В Башкирском заповеднике среди молодых землероек в течение 3-летних исследований Е. М. Снигиревской в популяции постоянно существенно и статистически достоверно преобладали самки, хотя по годам доля самцов изменялась от 27,2 до 46,6 % (просмот-

рен 561 зверек).

Таким образом, в Башкирском заповеднике постоянно увеличивалось с возрастом относительное число самцов. Условия существования бурозубок здесь в 1937—1939 гг., по свидетельству Е. М. Снигиревской, довольно сильно различались по годам, однако не наблюдалось закономерности в динамике полового состава популяции. Более того, хотя в наименее благоприятном для землероек 1939 г. вместе с падением их численности несколько увеличилась доля самок среди взрослых животных (видимо, в результате более сильного отмирания самцов), в то же время возросла относительная численность самцов среди молодняка.

Исследования О. Ф. Садыкова, проведенные на Южном Урале в 1979—1981 гг., показали, что соотношение полов у молодых зверьков во всех высотных поясах было 1:1, кроме горнотундрового — 3:1, где оно было сдвинуто в пользу самцов.

Наши исследования этой части ареала обыкновенной бурозубки, проведенные в 1983—1985 гг., показали, что в разные годы в зависимости от уровня численности или плотности популяции соотношение полов незначительно варьирует (см. табл. 1).

Значительное преобладание половозрелых самцов отмечено в год депрессии (1984) в горно-лесном (75,0 $\pm$ 10,8) и подгольцовом поясе (66,6  $\pm$  27,2). А у молодых неполовозрелых особей в этом же году доля самцов была минимальна (36,3 $\pm$ 14,5) в горно-тундровом поясе. Доля молодых животных в отловах летом и осенью всегда выше, она варьирует от 52 до 99 %.

### 3. ҚАРИОТИПЫ ОБЫҚНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Нами определен кариотип у 22 особей обыкновенной бурозубки. В диплоидном наборе всех самок 20 хромосом и у самцов 21 хромосома, при NF<sub>a</sub>=36. Все девять пар аутосом метаи субметацентрические. Следовательно, хромосомный набор относится к типу В.

Среди аутосом выделяются размерами одна пара метацентрических хромосом и две пары несколько меньших размеров субметацентрических с соотношением плеч 1,799 (параметрические характеристики хромосом приведены в табл. 2). Заметно меньше их остальные пары аутосом. Третья и четвертая пары среди них легко выделяются по размерам, обе метацентрические. Причем четвертая пара имеет больший центромерный индекс. На некоторых метафазных пластинах было трудно визуально идентифицировать пятую и шестую пары. Они близки по длине и могут на конкретных метафазных пластинах очень несущественно отличаться. Но главный критерий их выделения то, что шестая пара субметацентрическая, а пятая — метацентрическая. Три последние пары — седьмая, восьмая и девятая — метацентрические и убывают в размерах.

Половые хромосомы у обыкновенной бурозубки выявляются легко. X-хромосома такая же крупная, как и первая и вторая пары аутосом. Первая пара и X-хромосома, имея сходные центральные индексы, достоверно отличаются по относительной длине. Отличить X-хромосому от второй пары легко, так как последняя — субметацентрическая;  $Y_1$  и  $Y_2$ -хромосомы — акроцентрические;  $Y_1$  — крупная единственная акроцентрическая хромосома набора, а  $Y_2$  — мелкая. Достоверность их идентификации несомненна.

Следует заметить, что всегда возможна визуальная идентификация первой, второй — четвертой и седьмой — девятой параутосом и X,  $Y_1$ ,  $Y_2$  половых хромосом. Пятую и шестую пары нужно проверять по поликариограммам.

По литературным данным, на территории европейской части СССР В. Н. Орловым и В. П. Алениным (1968) в окрестностях Москвы, В. Н. Орловым и А. И. Козловским (1969) в районе Звенигорода Московской области также описана хромосомная раса обыкновенной бурозубки с диплоидным числом у самцов 21 хромосома и у самок 20 хромосом при NF<sub>2</sub>=36.

В раскладке В. Н. Орлова и В. П. Аленина пятая и шестая пары субметацентрические, а в звенигородской популяции субметацентрические четвертая и шестая пары, причем последняя приближается к этому соотношением плеч 1,65. В иремельской популяции субметацентрическая только шестая пара с соотношением 1,651. Остальные пары аутосом все метацентрические.

Во всех трех случаях существенно сказывается отсутствие полиморфизма по числу аутосом. Также полиморфизм найден А. Мейланом (Meylan, 1964) не во всех 16 обследованных точках Западной Европы. В трех из них (Дания и Южная Швеция) все обследованные бурозубки (15 особей) имели 18 аутосом. Бурозубки с 18 аутосомами отмечены также в Южной Норвегии и Англии.

В тульской популяции обыкновенной бурозубки (Козловский, 1972) содержится в диплоидном наборе самок 20 хромосом, а у самцов 21, при NF<sub>a</sub>=36. Достоверно идентифицированы семь пар аутосом из девяти и половые хромосомы. Трудность выделения составляли седьмая и восьмая пары, так как они имели сходные центромерные индексы и по относительной длине их параметры частично перекрываются. В связи с этим не на всех метафазных пластинах удавалось различить гомологичные хромосомы этих пар, поэтому их рассматривал А. И. Козловский как группу из четырех хромосом.

По положению центромеры в Тульской популяции метацен-

трическими являются аутосомы первой, третьей, пятой — девятой пар и X-хромосома. Из них наибольшее соотношение имеют аутосомы шестой пары (1,65), явно приближаясь к категории субметацентрических. Аутосомы второй и четвертой пар субметацентрические. Акроцентрические, как и в других перечисленных популяциях,  $Y_1$  и  $Y_2$ .

У двух землероек этой популяции обнаружены иные диплоидные числа: одна самка имела в диплоидном наборе 21 хромосому и один самец — 22 хромосомы.

Раскладка позволила предположить, что у этих животных полиморфна шестая пара, в данном случае представлена аутосомным тривалентом. Для более тщательной идентификации хромосом у самцов было промерено 10 метафазных пластинок с индексом спирализации 32,40 %. Параметрические характеристики хромосом этих самцов и самок с 21 хромосомой в диплоидном наборе достоверно не различаются.

Аутосомный тривалент у самца с 22 хромосомами представлен непарной метацентрической хромосомой и, вероятно, гомологичными ей двумя неравными по величине акроцентрическими хромосомами. Самая мелкая акроцентрическая аутосома и У-хромосома имеют весьма сходные размеры, поэтому пришлось выяснить, возможна ли достоверная их идентификация. Для этого сравнивали и индексы с короткого плеча хромосом шестой пары и У-хромосомы у самцов с диплоидным набором, равным 21, поскольку в кариотипах этих землероек У-хромосома легко отличается от других хромосом. Индекс короткого плеча хромосом шестой пары составляет  $27,74\pm0,689$ , а для  $Y_1$  он равен  $30,19\pm1,30$ . Определение критерия достоверности разности  $Y_1$  и короткого плеча хромосом шестой пары показало, что существующие различия недостоверны при всех порогах вероятности безошибочных прогнозов (t=1,55-2,1-2,9-1,1)—3,9). В связи с этим пришлось при раскладке кариограмм у самцов с 22 хромосомами к аутосомному триваленту относить ту из двух мелких акроцентрических хромосом, которая более всего по размерам соответствовала короткому плечу непарной метацентрической хромосомы. При этом возможны ошибки. Тем не менее по индексу L параметры непарной метацентрической хромосомы (71,74) и суммарная длина двух акроцентрических хромосом (70,43) почти совпадают, фенотипически самцы не различаются.

В аутосомном триваленте самки с диплоидным набором, равным 21, находятся непарная метацентрическая хромосома, по форме гомологичная шестой паре аутосом самки с 20 хромосомами, и, две примерно равные по величине акроцентрические хромосомы. На одной их этих аутосом сильно выступают короткие плечи, даже на сильно спирализованных пластинах, в то время как у самца с 22 хромосомами они не видны даже на растянутых. Кроме того, акроцентрические хромосомы этого

тривалента примерно равны, и ни одна из них по размерам не соответствует большим плечам непарной метацентрической хромосомы (если не учитывать длину коротких плеч одной из акроцентрических аутосом).

Так, в тульской популяции самки в диплоидном наборе имеют 20-21 хромосому, самцы - 21-22. Полиморфные животные составляют 7,4 % от исследованных. Этим, пишет А. И. Козловский (1972), подтверждается вывод В. Н. Орлова о том, что в отдельно езятой популяции хромосомный полиморфизм по числу аутосом ограничен одной-двумя хромосомными перестройками, которые не в состоянии репродуктивно изолировать родителей подобных структурных изменений кариотипа от других особей своего вида. Автор отмечает, что вопрос об эволюции полиморфных по кариотипу популяций остается дискуссионным. Он придерживается концепции центрических соединений, приводящих в итоге к уменьшению диплоидного набора у млекопитающих этого вида. В. Н. Орлов (1974) по поводу тульской популяции считает, что здесь происходит стабилизация хромосомного набора и полиморфизм постепенно замещается 18-аутосомной морфой.

В табл. З приведены комбинации плеч хромосомных пар из четырех точек отлова по территории СССР. Примечательно, что шестая пара в Тульской области, Звенигороде и на Иремеле приближается к субметацентрической с одинаковым соотношением плеч 1,65. В Московской области, по данным В. Н. Орлова и В. П. Аленина (1968), она субметацентрическая.

Основываясь на том, что эволюция кариотипа млекопитающих обыкновенной бурозубки, в частности, характеризуется двумя тенденциями: уменьшением числа хромосом и увеличением доли двуплечных хромосом (Раджабли, Графодатский, 1977), можно считать, что этот путь проходил неодинаково в четырех упомянутых популяциях.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.

Дунаева Т. Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки и куторы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 6. С. 24—43.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таеж-

ного северо-запада СССР. М.: Наука, 1975. 244 с.

И вантер Э. В. Половая структура популяций мелких млекопитающих и ее роль в процессах регуляции численности // II съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. М., 1978. С. 132—133.

Козловский А. И. Хромосомный анализ полиморфной популяции обык-

новенной бурозубки // Цитология. 1972. Т. 14. С. 756—768.

Куприянова И. Ф. Биология и межвидовые отношения мелких лесных млекопитающих средней тайги Европейского Севера СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.

Орлов В. Н., Аленин В. П. Кариотипы некоторых видов землероек рода Sorex (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 5. C. 107/1—1074.

Орлов В. Н., Козловский А. И. Хромосомные наборы двух популяций и их место в общей систематике хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки // Цитология. 1969. Т. 11. С. 1129—1136.

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

468 c

Раджабли С. И., Графодатский А. С. Эволюция кариотипа млекопитающих: Структурные перестройки хромосом и гетерохроматин // Цитогенетика кариотипов и мутации и эволюция кариотипа. Новосибирск, 1977. C. 231-249.

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

Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике // Тр. Башкир. гос.

заповедника. 1947. Вып. 1. С. 3-28.

Тюрина Н. А. Пространственная структура популяций бурозубок Южного Урала // IV съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. М., 1986а. С. 361—363.

Тюрина Н. А. Особенности размножения и половозрастная структура популяции обыкновенной бурозубки на Южном Урале // Горные экосистемы и проблемы рационального природопользования (информ. матер.). Свердловск, 1986 б. С. 77.

Тюрина Н. А. Распределение и размножение бурозубок Иремельского горного массива // Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического мониторинга. Свердловск, 1985. С. 71.

Шарова Л. П. Экологический анализ населения землероек вертикальных поясов гор Северного Урала // Млекопитающие Уральских гор (информ. матер.). Свердловск, 1979. С. 82—84. Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья // Зоол. журн.

1955. Т. 34, вып. 3. С. 915—927. Шварц С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1962. Вып. 29. С. 45—51.

Юдин Б. С. Экология бурозубок (род Sorex) Западной Сибири // Тр.

Биол. ин-та СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 33—134.

Croucroft P. Note on the sexual maturation of shreus (Sorex araneus L., 1758) in captivity // Acta Theriol. 1964. V. 8. N 5. P. 89-93.

Dehnel A. Badania had rodzajem Sorex L. // Am. Univ. M. Curie —

Sklod. 1949. V. 4, N 2. P. 17—102.

Meylan A. Fe-polymorphism chromosomique oll Sorex araneus L. (Mammalia, Insectivora) // Rew. Suisse Zool. 1964. V. 71. P. 903-983.

Pucek L. Morphological changes in Shrews kept in captivity // Acta

Theriol. 1964. V. 8, N 9. P. 137—166.
Wolska J. Rozwoj aparatu plecowego. S. araneus L. W. zycionym// Ann. Univ. M. Cwrie-Sclod. Sect C. 1952. V. 7, N 8. P. 73-82.

### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1992

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

## Ю. Л. ВИГОРОВ

### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕРОЙ КРЫСЫ НА УРАЛЕ

Морфологическая дифференциация популяций серой крысы (пасюка) на периферии евразийского ареала наблюдается в местах давней колонизации и на территории Западной Сибири, куда пасюк проник лишь в начале XX в. (Лозан, 1971: Картель. 1974; Лялин, 1980; Арутюнян, Дулицкий, 1988). Морфологические различия крыс выявляются как при сравнении выборок грызунов, неодинаковых по образу жизни (Лозан, 1971; Хайруллин, 1972; Рыльников, 1983; Арутюнян, Дулицкий, 1988), так и при относительно схожих условиях обитания — на животноводческих фермах Западной Сибири, различающихся по географической долготе (Лялин, 1980). Любые популяции животных биологически своеобразны. Однако для пасюка — вида, который многие зоологи считают «специализированным и устойчивым с постоянными признаками» (Ралль, 1960, с. 133), важно знать тенденции, масштабы и факторы дифференциации на разных участках ареала. Необходимо сопоставить тенденции и масштабы его морфологической дифференциации с дифференциацией по другим биологическим характеристикам, потому что в соотношении этих процессов может быть скрыта одна из причин высокой экологической пластичности и неистребимости этого вредителя.

У пасюков хлебозаводов г. Свердловска и мясокомбината г. Уфы выявлены межпопуляционные различия в структуре ДНК и морфологических вариантах хромосом (Яснова, Гилева, 1976; Мирошниченко и др., 1976). Незадолго до этого Н. Н. Хайруллин (1972) сравнил крыс холодильного цеха этого же мясокомбината Уфы с крысами убойного цеха мясокомбината пос. Раевка в 150 км от Уфы. На большом материале он показал, что крысы двух объектов различались характеристиками размножения, содержанием аксерофтола в печени, экстерьерными, интерьерными и черепными признаками. В частности, масса и длина тела крыс Уфы, обитающих в холодной камере, были меньше, а относительная длина черепа и задней ступни, абсолютная

### Внешние размеры и масса пасюков Урала

Выбори	a	Длина тела, мм	Дляна хвоста, мм	Индекс хвоста, %	Длина ступни, мм	Высота уха, мм	Масса тела, г		
Свердловск									
Хлебозавод さる		224,91 35 (18,90)	171,18 27 (17,41)	77,01 28 (4,44)	41,29 35 (2,62)	<u>-</u>	327,43 35 (80,36)		
<b>ē ⊅</b>		216,94 35 (15,37)	175,23 31 (14,27)	81,42 32 (5,75)	$\frac{39,57}{35(2,38)}$	_ _	288,49 35 (66,81)		
Ботсад ЗЗ		224,11 26 (16,52)	176,06 22 (16,28)	78,35 22 (5,41)	41,81 22 (2,06)	$\frac{20,32}{24 (1,16)}$	311,60 6 (140,1)		
<b>\$</b> \$		211,19 21 (13,9)	166,57 17 (11,43)	78,21 17 (3,11)	40,23 18 (1,31)	19,76 21 (0,87)	208,0 2 (41,01)		
		ı	Уd	i þa	I	i	1		
<b>Мясокомбин</b> そそ	іат	228,45 49 (19,82)	183,65 40 (15,85)	80,95 40 (5,85)	41,84 49 (2,24)	<u> </u>	337,22 49 (89,22)		
22		218,5 28 (15,15)	179,81 21 (16,16)	82,52 21 (6,03)	40,1 29 (2,18)	<u> </u>	328,21 29 (80,5)		
		1	1	I	ı		1		

Примечание. Здесь и в табл. 3: в числителе — среднее арифметическое, в знаменателе — объем выборки в экземплярах и среднеквадратическое отклонение (в скобках).

Таблица 2 Внешние и черепные размеры пасюков мясокомбината г. Уфы

	Длина, <b>мм</b>							
Выборка	Масса тела, г	тела	хвеста	задней ступни	верх- ней диа- стемы	наи- боль- шая черепа	ниж- него зуб- ного ряда	Скуловая ширина черепа, мм
Холодильник								
ිරීරී (18)	356,06		185,22 (19,4)					23,75 (2,01)
오오 (9)	316,78	210,56	176,22	39,56	12,48	45,18	7,41	22,16
Чердак	(101,0)	(14,3)	(19,0)	(2,24)	(0,11)	(2,30)	(0,19)	(1,64)
ਨੋਟੈ (5)			185,00 (8,94)					23,08 (1,94)
♀♀ (9)	330,78	221,67	190,78	39,78	13,29	47,08	7,61	`23 <b>,59</b>
Мясокомбинат	(02,4)	(14,0)	(9,42)	(2,17)	(0,40)	(1,23)	(0,33)	(1,30)
රීරී (34)			180,00					23,06 (1,72)
♀♀ (22)	321,18	216,68	(14,3) 181,50 (14,0)	40,50	12,94	46,02	7,45	23,01 (2,10)
	(13,3)	(13,3)	(14,0)	[(1,31)	(1,10)	10,41)	(0,04)	(~,10)

Примечание. В скобках — среднеквадратическое отклонение.

# Внешние и черепные размеры пасюков Башкирии Н. Н. Хайруллина,

				···	Длина,
Выборка, группа по массе тела	Масса тела, г	тела	хвоста	ступни	диастемы
	·				Уфа
21 21 C	224,7	196,9 73 (14,78)	154,6	39,7	12,7
රීටී, III	74 (29,25)	73 (14,78)	38 (14,18)	67 (1,96)	29 (0,70)
7) 7) ***	310,0	217,9	172,3	43,1	13,8
රීරී, IV	176 (29,19)	165 (11,95)	64 (10,4)	164 (29,45)	51 (0,50)
	414,1	228,3	183,0	43,9	14,6
ਰੌਰੌ, V	238 (40,11)		64 (9,44)	214 (2,19)	68 (0,58)
	208,2	195,3	152,4	37,8	12,7
Ç♀, III	142 (28,60)	121 (15,29)			38 (0,86)
	283,8	195,6	163,3	38,0	13,5
♀♀, IV	173 (30,25)	172 (17,70)		,	46 (0, 34)
	393,7	223,1	182,9	40,0	14.3
<b>♀♀, V</b>	97 (34,47)		25 (17,05)		$\frac{14,3}{22(0,75)}$
	,		` ' '	, , ,	
	ļ		1		
					Раевка
77	207,6	215,3	149,9	41,8	12,2
∂ීට, III	39 (28,73)	215,3 29 (20,25)	11 (19,24)	36 (3,96)	$\frac{12,2}{18(0,98)}$
	329,4	219,8	158,5	41,6	13,7
<b>♀♀, ΙV</b>	65 (30,64)	52 (10,46)	16 (20,96)	51 (2,21)	24 (0,59)
00 11	430,3	238,9	168,6	41,8	14,2
♀♀, V	102 (46,46)	95 (10,72)	30 (12,05)	41,8 93 (5,40)	$\frac{14,2}{24 (0,78)}$
	204,3	200,6	155,0	36,8	13,1
φφ, III	53 (26,94)	47 (17,14)	20 (14,76)	42 (2,79)	15 (0,77)
	297,3	216,2	168,3	36,9	13,3
<b>♀</b> ♀, IV	79 (31,11)	62 (14,96)	26 (13,77)	60 (4,03)	33 (0,75)
00. 17	412,4	229,9	169,9	36,8	14,0
₽ <b>♀, V</b>	51 (47,85)	47 (12,34)	22 (15,95)	43 (3,28)	20 (0,09)
			İ		

(по данным 1972)

мм	
нижнего зубного ряда	Скуловая ширина, <b>мм</b>
6,8	21,4
6,8 29 (0,21)	$\frac{21,4}{20(1,21)}$
6,8	24,0
6,8	24,0 28 (1,69)
7,0	24,4
$\frac{7,0}{68(0,25)}$	24,4 34 (1,11)
$\frac{7,0}{40(0,25)}$	22,2 25 (1,45)
40 (0,25)	25 (1,45)
6,9 53 (0,22)	$\frac{23,0}{31(1,11)}$
53 (0,22)	31 (1,11)
6,9 32 (0,11)	24,3 21 (1,33)
32 (0,11)	21 (1,33)
$\frac{7,0}{17(0,04)}$	$\frac{22,6}{12(1,73)}$
17 (0,04)	12 (1,73)
$\frac{7,1}{20(0,22)}$	$\frac{23,4}{12(1,39)}$
20 (0,22)	12 (1,39)
7,1	$\frac{24,1}{12(1,39)}$
46 (0,27)	12 (1,39)
7,0	$\frac{21,4}{9(1,29)}$
21 (0,09)	,
7,1	$\frac{23,2}{15(1,16)}$
` ' /	, , ,
7,1	25,2 11 (1,19)
20 (0,31)	11 (1,19)

и относительная длина хвоста — больше, чем в раевской популяции крыс, живущих в более теплых условиях.

Не ссылаясь на эту работу и неточно указывая происхождение использованного материала, к противоположному выводу пришли А. Н. Терехина с соавторами (Terechina et а1., 1987). По данным зоологического музея Института экологии растений и животных УрО АН СССР, результатам измерений М. В. Ясновой пасюков, отловленных ею, Ю. М. Малафеевым и Э. А. Гилевой в 1972 г., А. Н. Терехина с соавторами пытались показать, что крысы из холодильной камеры мясокомбината Уфы были длиннее и тяжелее, чем крысы, отловленные на комбинате вне холодильника (они назвали выборку «shambles»).

различались результаты сравнения крыс одного и того же мясокомбината. Надо было выяснить, действительно ли температурные условия обитания на одном объекте являются существенным фактором дифференциации пасюка, насколько с ними связана дифференциация вида в пределах региона. Следовало узнать сопровождается ли хромосом-

Нам предстояло узнать, почему

нать, сопровождается ли хромосомная и биохимическая дифференциация крыс Урала существенной морфологической дифференциацией. Необходимо было сопоставить масштаб дифференциации пасюков на Урале с отличием этих крыс от других представителей номинативного под-

Использованы коллекции зоомузея Института экологии растений и животных УрО АН СССР, авторские коллекции пасюков Оренбургской области (г. Кувандык), Кубани, Ташкента, окрестностей Бахчисарая и Поти, белых лабораторных

вида.

крыс Вистар (из вивария ИЭРиЖ) и собранная на экспериментальной базе Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР «Черноголовка» коллекция гибридов московских пасюков с крысами, прошедшими небольшой отбор на уменьшенную злобность по отношению к человеку («линия» К. Л. Ляпуновой). Объемы выборок и морфологическая характеристика крыс Среднего и Южного Урала приведены в табл. 1—4.

Крыс Уфимского мясокомбината разделили согласно обозначениям на этикетках на три группы: «холодильник», «чердак» («крыша») и собственно «мясокомбинат». С ними сравнивали крыс пос. Мраморский (в 36 км к ЮЮЗ от Свердловска), хлебозавода Свердловска— из коллекций указанного зоологического музея, а также пасюков, отловленных автором в 1983—1986 гг. в строениях Ботанического сада УрО АН СССР. Основу питания этих крыс, переселившихся из расположенных неподалеку дворов южной окраины Свердловска, составляли отходы вивария, в котором разводили грызунов, запасы овса и моркови в виварии, сараях, содержимое свалки и т. п.

Внешние измерения крыс Уфы и хлебозавода Свердловска сделала М. В. Яснова, крыс Ботанического сада и все черепные измерения — автор статьи. Черепа промеряли с точностью до 0,1 мм. При подготовке матриц к многомерному анализу недостающие промеры у небольшого числа черепов заполняли средними арифметическими для той же выборки черепов крыс того же пола. Обычно это были высота черепа в области барабанных камер и скуловая ширина черепа. Вычисление расстояний Махаланобиса и канонический анализ (Андерсон, 1963; Смирнов, Бененсон, 1980) выполнили на ЭВМ СМ-3 по программе, составленной И. Е. Бененсоном. Для сравнения отбирали только данные измерений экстерьерных и черепных признаков крыс с длиной тела, большей или равной 190 мм. Эта величина — модальное значение диапазона (156—212 мм) длин тела пасюков Молдавии, Кубани, Северного Казахстана, Уфы и Свердловска, начиная с которых размножаются самки и до которых они еще бывают яловыми (Вигоров, 1985 а). При вычислении регрессий длины хвоста на длину тела использовали

#### СООТНОШЕНИЕ РАЗМЕРОВ ТЕЛА КРЫС

результаты измерений взрослых и молодых пасюков вместе.

Средние внешние размеры крыс Свердловска и Уфы приведены в табл. 1, внешние и черепные размеры пасюков разных выборок мясокомбината Уфы — в табл. 2, а черепные признаки крыс Среднего и Южного Урала — в табл. 3. На рис. 1 соотнесены средние размеры тела и хвоста крыс разных выборок.

От Германии до Западной Сибири и Ташкента средние выборочные длины тела варьируют в пределах 200—257 мм. Для 32 выборок самцов и 21 выборки самок (большая часть выборок

Размеры черепа пасюков Среднего Урала и Башкирии, мм

	Номер промера черепа							
1	2	3	4	5	6	7	8	
	Мр	амор	ский					
1 44 37	- - 22 <b>9</b> 0	13 19	1 51 59	l 1 747	1 13 17	1 14 49	l 19 47	
· · ·	,	l '		} ´	1	1	l '	
1(-,-)	,	1	, ,	1 ( ) /	l, , ,	Γ ,,	J , ,	
	Све	ердле	вск					
15 60	02.15	12.00	50.67	1 742	12.50	114 60	12,43	
1 - / -			11	i .		1	I .	
1		i	1	1 ' '	' '	1, ,		
1		i	l .	l '			l '	
	, ,	<u> </u>		` ' '	` '	` '		
		}	l .	1	1 '	i	1	
1.		Ι' ΄		i ' '	1` '	1, ' '	·	
		l '		i '	1	i .	1	
[ , , , , ]	( - , ,	` ′ ′	,,,,,	1 (-7)	J ,	[ ,···,	,	
		Уфа						
15.00	00.00	12.00	FO 00	1 700	1,400	1	10.11	
1 '	,		l .	l .			1	
1				1	1,		1	
, ,	· ·	'	l ′	l '	1	1	1 .	
' '	, , ,	` ′	\		' '	( )		
1 ′	· ·	1 '	l ' '	· '	1	1	1 ''	
1'''	, ,	1 ' '	( )	, , ,	1,	1, ,	, ,	
1 '	,	1	· '	1	1 '	1 ′	1 .	
	` ` `		'			, ,	` '	
1 1		l '	) ´		1 '	1 '		
1, ' '	, ,	l` '	l` '	1 ' ' '	1` '	1, ' '	, ,	
• 1	,				1 '			
(1,3/)	(1,42)	(0,09)	(2,01)	(0,00)	(0,04)	(0,42)	(0,50)	
	44,37 (2,78) 45,68 (2,30) 43,44 (7,86) 45,73 (2,25) 44,20 (1,76) 45,29 (2,47) 44,77 (2,98) 45,85 (2,53) 44,08 (2,80) 45,04 (2,92) 44,99	M p    44,37   22,90     (2,78)   (1,61)     C B 6     45,68   23,15     (2,30)   (1,38)     43,44   22,56     (7,86)   (4,18)     45,73   23,36     (2,25)   (1,01)     44,20   23,17     (1,76)   (0,91)      45,29   23,06     (2,47)   (1,72)     44,77   23,17     (2,98)   (1,95)     45,85   23,74     (2,53)   (2,08)     44,08   22,44     (2,80)   (1,88)     45,04   22,88     (2,92)   (2,03)     44,99   22,98	ТОВЕРДАТО  ТОВЕРДАТО  44,37   22,90   13,12   (2,78)   (1,61)   (1,11)    Свердато  45,68   23,15   13,29   (2,30)   (1,38)   (0,88)    43,44   22,56   12,37   (7,86)   (4,18)   (2,28)    45,73   23,36   13,74   (2,25)   (1,01)   (0,64)    44,20   23,17   12,80   (1,76)   (0,91)   (0,89)    Уфа  45,29   23,06   13,26   (1,76)   (0,94)    45,29   23,17   12,96   (1,95)   (0,94)    45,85   23,74   13,37   (2,98)   (0,71)    44,08   22,44   12,71   (2,80)   (1,88)   (1,02)    45,04   22,88   13,44   (2,92)   (2,03)   (1,24)    44,99   22,98   13,33	1         2         3         4           М раморский           44,37         22,90         13,12         51,59           (2,78)         (1,61)         (1,11)         (0,705)           Свердловск           45,68         23,15         13,29         50,67           (2,30)         (1,38)         (0,88)         (1,07)           43,44         22,56         12,37         50,48           (7,86)         (4,18)         (2,28)         (8,75)           45,73         23,36         13,74         50,13           (2,25)         (1,01)         (0,64)         (1,63)           44,20         23,17         12,80         50,94           (1,76)         (0,91)         (0,89)         (0,93)           Уфа         44,72         23,17         12,96         51,72           (2,98)         (1,95)         (0,94)         (1,42)           45,85         23,74         13,37         51,71           (2,53)         (2,08)         (0,71)         (2,16)           44,08         22,44         12,71         50,84           (2,80)         (1,88)         (1,02)         (1,27)	М раморский           М раморский           44,37         22,90         13,12         51,59         1,747           (2,78)         (1,61)         (1,11)         (0,705)         (0,029)           Свердловск           45,68         23,15         13,29         50,67         1,743           (2,30)         (1,38)         (0,88)         (1,07)         (0,062)           43,44         22,56         12,37         50,48         1,774           (7,86)         (4,18)         (2,28)         (8,75)         (0,31)           45,73         23,36         13,74         50,13         1,697           (2,25)         (1,01)         (0,64)         (1,63)         (0,06)           44,20         23,17         12,80         50,94         1,734           (1,76)         (0,91)         (0,89)         (0,93)         (0,032)           Уфа           45,29         23,06         13,26         50,88         1,738           (2,47)         (1,72)         (0,83)         (1,59)         (0,066)           44,77         23,17         12,96         51,72         1,787           (	Мраморский    44,37   22,90   13,12   51,59   1,747   13,17   (2,78)   (1,61)   (1,11)   (0,705)   (0,029)   (0,70)	Мраморский    44,37   22,90   13,12   51,59   1,747   13,17   14,42     (2,78)   (1,61)   (1,11)   (0,705)   (0,029)   (0,70)   (0,33)     Свердловск      45,68   23,15   13,29   50,67   1,743   13,52   14,62     (2,30)   (1,38)   (0,88)   (1,07)   (0,062)   (0,70)   (0,50)     43,44   22,56   12,37   50,48   1,774   12,81   14,11     (7,86)   (4,18)   (2,28)   (8,75)   (0,31)   (2,31)   (2,49)     45,73   23,36   13,74   50,13   1,697   14,14   14,66     (2,25)   (1,01)   (0,64)   (1,63)   (0,06)   (0,77)   (0,36)     44,20   23,17   12,80   50,94   1,734   13,55   14,92     (1,76)   (0,91)   (0,89)   (0,93)   (0,032)   (0,58)   (0,54)     44,77   23,17   12,96   51,72   1,787   14,14   14,38     (2,98)   (1,95)   (0,94)   (1,42)   (0,054)   (0,73)   (0,65)     45,85   23,74   13,37   51,71   1,774   14,20   14,68     (2,53)   (2,08)   (0,71)   (2,16)   (0,10)   (0,62)   (0,59)     44,08   22,44   12,71   50,84   1,765   14,08   14,07     (2,80)   (1,88)   (1,02)   (1,27)   (0,056)   (0,94)   (0,63)     45,04   22,88   13,44   50,75   1,703   14,66   14,28     (2,92)   (2,03)   (1,24)   (1,77)   (0,038)   (0,84)   (0,58)     44,99   22,98   13,33   51,05   1,723   14,38   14,35     14,35   14,35   14,38   14,35     14,95   14,99   14,38   14,35     14,95   14,99   14,38   14,35     14,95   14,99   14,38   14,35     14,95   14,99   14,38   14,35     14,95   14,99   14,38   14,35     14,95   14,99   14,38   14,35     14,95   14,98   14,35     14,96   14,98   14,95     14,99   14,99   14,49   14,770   14,20   14,68     14,98   14,99	

Примечание. Номера промеров: 1— кондилобазальная длина, 2— скуловая ширина, 3— длина верхней диастемы, 4— индекс схуловой ширины (к кондилобазальной длине), 5— индекс скуловой ширины (к длине верхней диастемы), 6— длина теменной и межтеменной костей, 7— наибольшая высота черепа, 8— ширина теменной части черепа по гребням теменных костей. В скобках— среднеквадратическое отклонение.

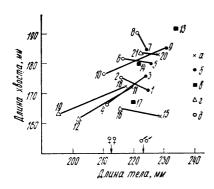


Рис. 1. Соотношение между средними длинами тела и хвоста пасюков Урала а, б, в—самцы, г, д—самки. Выборки: 1, 2—Свердловск, хлебозавод; 3, 4—Свердловск, Ботсад; 5, 6—Уфа, мясокомбинат; 7, 8—чердак мясокомбината; 9, 10—холодильник мясокомбината; 11, 12—холодильник, 111—V группа по массе тела (Хайруллин, 1972); 13—холодильник (Terechina et al., 1987); 14—ханаты ет ана 111—V группы (Хайруллин, 1972); 17—Свердловск, хлебозавод (Тетесhina et al., 1987); 16, 16—Раевка, 111—V группы (Хайруллин, 1972); 17—Свердловск, хлебозавод (Тетесhina et al., 1987); 18, 19—Уфа, холодильник, IV группа; 20, 21—V группа Координаты для самцов и самок одного места и возраста соединены линиями. Стрелки у оси абсцисс—средние для средневыборочных значений длины тела 21 выборки самок и 32 выборки самок и 32 выборки самок и выстрание для согоедсия вегк

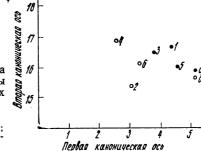


Рис. 2. Средние значения размеров тела и черепа пасюков мясокомбината Уфы в плоскости двух первых канонических осей.

Здесь и на рис. 3—5:

a — самцы,  $\delta$  — самки. 1, 2 — холодильник; 3, 4 — чердак; 5,  $\delta$  — вся территория мясокомбината

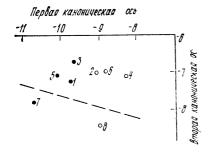
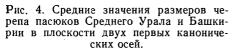
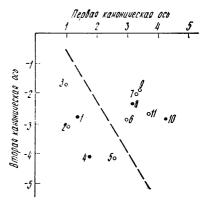


Рис. 3. Средние значения размеров тела и черепа пасюков Уфы (мясокомбинат) и Свердловска (хлебозавод).

1-6 — то же, что на рис. 2; 7, 8 — хлебозавод



1 — пос. Мраморский (самцы и самки); 2, 3 —
 Свердловск, хлебозавод; 4, 5 — Свердловск, ботсад; 6, 7 — Уфа, мясокомбинат; 8, 9 — холодильник мясокомбината; 10, 11 — чердак мясокомбината.
 Пунктирная линия разделяет средние размеры черепа крыс Уфы и Среднего Урала



перечислена в работах: Вигоров, 1985 б; Terechina et al., 1987), они составляют в среднем 223,3±2,1 мм для самцов и 212,8± ±1,7 мм для самок. Эти средние средневыборочных длин тела пасюков номинативного подвида показаны стрелками на рис. 1. Видно, что они, особенно у самцов, совпадают со средними для

средневыборочных длин тела пасюков Урала.

Крысы Уфы, измеренные М. В. Ясновой (выборки 5—10, см. рис. 1), более длиннохвосты, чем измеренные ею же и автором крысы Свердловска (выборки 1—4). Длины тела и хвоста этих уфимских крыс, особенно самок, больше, чем у крыс Уфы, измеренных там же Н. Н. Хайруллиным: Длина тела крыс формы «shambles» (Terechina et al., 1987) в выборке 14 меньше, чем у самцов всех трех выборок (5, 7 и 9) этого же мясокомбината, а длина тела крыс, отловленных в холодильнике (выборка 13), больше, чем у крыс этих трех выборок и особенно у крыс, отловленных Н. Н. Хайруллиным (выборки 11, 18, 20).

Вероятно, к такому отклонению данных А. Н. Терехиной с соавторами (Тегесніпа et al., 1987) от результатов Н. Н. Хайруллина (1972) и даже от усредненных автором размеров крыс той самой коллекции, которой воспользовались А. Н. Терехина с соавторами, мог привести отбор особей, которых эти авторы сочли взрослыми, или какие-то другие причины. Выборки 11, 12, 15 и 16 на рис. 1 представляют собой взвешенные средние для крыс III, IV и V возрастных групп, выделенных Н. Н. Хайруллиным по массе тела (150,1—250; 250,1—350 и свыше 350 г). С размерами крыс этой усредненной выборки совпадают размеры крыс IV возраста (выборки 18, 19), а размеры крыс V возраста (выборки 20, 21)— с областью средних размеров крыс, измеренных М. В. Ясновой и отобранных автором в качестве взрослых по длине тела.

В результате графического сравнения внешних размеров крыс можно сделать следующий вывод. Вследствие географического положения популяций у крыс различаются длина хвоста (Свердловск — Уфа) и длина тела (Уфа — Раевка). Разница в размерах крыс, отловленных в разных местах одного мясокомбината Уфы, гораздо меньше, чем эти географические различия или различия в размерах самцов и самок. Сходство размеров крыс разных выборок мясокомбината Уфы можно объяснить тем, что крысы — часть одной и той же выборки. По свидетельству участницы отловов этих крыс д. б. н. Э. А. Гилевой, крысы из нор, прогрызенных в стенах холодильной камеры, могли свободно ходить по всему комбинату, а часть выборки «мясокомбинат» составили крысы, пойманные рабочими без точного указания места отлова. Судя по объему, сборной является и выборка «shambles» А. Н. Терехиной с соавторами.

Важнейший из диагностических признаков, с помощью которых различают подвиды пасюка,— индекс хвоста по отношению к длине тела. Географические тенденции изменения этого индек-

Параметры уравнений линий регрессии между длинами тела (x) и хвоста (y) пасюков Урала (y=ax+s)

Вы <b>б</b> орка	Коэффициент корреляции	Коэффициент регрессии а	Ошибка <b>а</b>	Пересече- ние <i>b</i>	Ошибка <i>в</i>					
Свердловск										
Хлебозавод	0,885 0,762 0,944 0,943	0,608 0,660 0,737 0,720	0,055 0,096 0,045 0,046	35,02 31,76 10,17 14,32	1,76 2,10 1,82 1,61					
		Уфа								
Мясокомбинат ざさ (53) ♀♀ (42)	0,867 0,837	0,640 0,729	0,051 0,075	36,80 24,72	1,76 2,17					
	Ку	вандык								
<b>ሪ</b> ያ+∂δ (8)	0,936	0,616	0,088	31,38	1,96					

са различаются на западном и восточном (считая с Байкала) участках евразийского ареала вида (Вигоров, 1985 б, 1988). На ЭЦВМ «Мир-1» по 19 выборкам западных и 18 выборкам восточных пасюков (всего 599 экз. западных и 754 восточных) с разделением по полу рассчитали уравнения регрессии длины хвоста на длину тела. Параметры уравнений регрессии для крыс Урала приведены в табл. 5. Крысы г. Кувандык (свиноферма пос. Дорстроя, девять самцов и самок) Оренбургской области были отловлены в июле 1985 г., происхождение остальных крыс указано выше. При сравнении графиков выяснилось, что регрессии длин хвоста на длину тела у крыс Среднего и Южного Урала имеют приблизительно одинаковый наклон и в этом не отличаются от регрессий для крыс Молдавии, Москвы, Забайкалья и Амурской области. Однако у крыс Урала наклон регрессий был меньше, чем у пасюков Ташкента, Одессы и дикоживущих пасюков островов Сахалин и Итуруп.

Влияние температурных условий на пропорции частей тела крыс пытались выявить и для пасюков одного и того же объекта. Для этого нанесли на график средние размеры длины тела и хвоста разных возрастных групп крыс, отловленных в 1969—1971 гг. в холодильном цехе мясокомбината Уфы Н. Н. Хайруллиным (1972). С ними сопоставили размеры тела и хвоста крыс, отловленных в 1972 г. в разных местах этого же комбината М. В. Ясновой. Различий между наклонами линий регрессии

не обнаружили. У самцов уфимских крыс зависимость длины хвоста (C) от длины тела (L) можно выразить уравнением C=0.64L+36.8 мм, для самок — C=0.73L+24.7 мм.

Различие между крысами Уфы, измеренными разными зоологами (Н. Н. Хайруллиным, М. В. Ясновой) или отловленными одним зоологом в разных местах комбината, а также между крысами разных мясокомбинатов (Уфа, Раевка) пытались найти и по зависимости между массой и длиной тела. Однако у всех этих выборок крыс Башкирии зависимость между массой и длиной тела, выраженная с помощью полулогарифмических графиков, была одинаковой.

#### МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ КРЫС УРАЛА

Размеры пасюков, отловленных на Среднем и Южном Урале, сравнивали с помощью канонического анализа (Андерсон, 1963), используя разное число выборок и разные наборы экстерьерных и черепных признаков.

- 1. Крыс мясокомбината Уфы сравнили одновременно по четырем внешним и четырем черепным признакам: массе и длине тела, длинам хвоста и задней ступни, скуловой ширине черепа, наибольшей длине черепа, длинам верхней диастемы и нижнего зубного ряда. Объемы выборок самцов, отловленных в холодильнике, на чердаке и всей территории мясокомбината, соответственно 18, 5 и 34 экз., а самок — 9, 9 и 22 экз. На рис. 2 показано расположение проекций векторов средних значений признаков крыс в плоскости первых двух канонических осей. На эти оси приходилось 85,3 % всей изменчивости. Наибольший вклад в изменчивость по первой оси внес признак «длина нижнего зубного ряда», а по второй — «длина диастемы и зубного ряда». Различия между средними всех выборок вместе в восьмимерном пространстве были достоверными ( $P \approx 0.01$ ). Судя по расстояниям Махаланобиса, различия в размерах самцов и самок каждой выборки были больше, чем между крысами одинакового пола (особенно самцами), отловленными в разных местах мясокомбината. Различия в размерах крыс разного пола сильнее выражены по первой канонической оси.
- 2. По первым семи из перечисленных признаков эти же шесть выборок крыс Уфы сравнили с двумя выборками крыс хлебозавода Свердловска (35 самцов и 35 самок).

Различия между всеми выборками вместе в семимерном пространстве были достоверными (P < 0.01). На первые две канонические оси пришлось 82 % всей изменчивости. Наибольший вклад в изменчивость по первой оси внесли признаки — скуловая ширина и наибольшая длина черепа, а по второй оси — длина верхней диастемы. Судя по расстояниям Махаланобиса, достоверными или близкими к значимым оказались только различия размеров самцов и самок крыс на хлебозаводе

Свердловска. На рис. З видно, что на плоскости первых двух канонических осей проекции средних размеров тела и черепа крыс разных городов, а также самцов и самок одного объекта различались сильнее, чем проекции средних размеров крыс, отловленных в холодильной камере мясокомбината и вне ее. Различия в размерах крыс разного пола были выражены по первой, а географические различия — по второй оси.

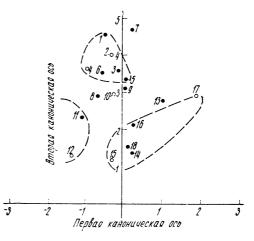
3. Этот канонический анализ провели по 11 выборкам пасюков Урала и восьми признакам черепа. Использованы признаки: кондилобазальная длина черепа, скуловая ширина, длина верхней диастемы, теменной и межтеменной костей, высота черепа в области барабанных камер, ширина темени; индексы скуловая ширина по отношению к кондилобазальной длине и по отношению к длине верхней диастемы. Кроме восьми выборок крыс Уфы и Свердловска, что сравнивались выше, в анализ включены выборка из пос. Мраморский (шесть самцов и самок) и две выборки (девять самцов, четыре самки), отловленные в Ботаническом саду УрО АН СССР (размеры черепа всех этих крыс приведены в табл. 4). В восьмимерном пространстве различия между всеми выборками вместе были достоверны. На первые две канонические оси пришлось 76, а на первые три — 94,5 % всей изменчивости. Наибольший вклад в изменчивость по всем трем осям внес индекс скуловой ширины (по отношению к длине диастемы). Из рис. 4 видно, что различия в размерах черепа разных выборок крыс Свердловска (1972 и 1983— 1986 гг.) сравнимы с различиями черепа крыс Свердловска и Уфы. Судя по обобщенным расстояниям Махаланобиса, различия между крысами, отловленными в разных местах мясокомбината Уфы, были в 3—6 раз меньше. На плоскости первых двух канонических осей можно провести линию (пунктирная на рис. 4), разграничивающую проекции средних размеров черепа крыс Среднего и Южного Урала. Географические различия размеров крыс были выражены вдоль первой канонической оси и наряду с индексом скуловой ширины были обусловлены также шириной и длиной теменной части черепа.

4. По тем же восьми черепным признакам выполнен канонический анализ размеров крыс 20 выборок номинативного подвида (R. n. norvegicus Berk.). С крысами Урала сравнили выборки крыс Кубани (станица Голубицкая, три самца), Ташкента (восемь самцов и самок), окрестностей Бахчисарая (два самца и две самки), Поти (15 самцов, шесть самок), крыс «линии» К. Л. Ляпуновой (14 самцов, 10 самок), белых крыс Вистар (11 самцов, 15 самок). Объем остальных выборок указан в табл. 2, 4.

Различия между всеми выборками вместе были достоверны (P < 0.01). На первые две канонические оси пришлось 78,2 % всей изменчивости. Наибольший вклад в изменчивость по обеим осям внес индекс скуловой ширины по отношению к длине верх-

Рис. 5. Средние размеры черспа пасюков Урала, южных и доместицированной выборки, в плоскости двух первых канонических осей

Выборки: 1, 2— Уфа, чердак мясокомбината; 3, 4— Уфа, холодильник мясокомбината; 7— Бахчисарай; 8— Ташкент; 9, 10— Поти; 11, 12— «линия» К. Л. Ляпуновой; 13— Кубань; 14, 15— Свердловск, хлебозавод; 16, 17— Свердловск, Ботанический сад; 18— пос. Мраморский. Проекции средних размеров черепа белых крыс Вистар— за пределами рисунка. Пунктирными отделены области средних значений размеров черепа крыс Уфы, Среднего Урала и «линия» К. Л. Ляпуновой



ней диастемы, а по второй, кроме того, — ширина теменной части черепа. На рис. 5 видно, что масштаб дифференциации размеров черепа крыс Урала гораздо меньше, чем различия между дикими и лабораторными пасюками Вистар. Тем не менее размеры черепа крыс Урала различаются больше, чем крыс Башкирии и Ташкента, Поти, Крыма и Кубани. Проекции векторов средних значений черепных признаков в плоскость первых двух канонических осей у южных крыс заняли промежуточное положение между проекциями для крыс Башкирии и Среднего Урала. Анализ позволяет сделать следующий вывод. Обитание пасюков в южных широтах, а в пределах мясокомбината в несколько разных температурных условиях сказывается на размерах черепа гораздо меньше, чем иные причины, ответственные за морфологическую дифференциацию популяций пасюков на Урале. Морфологические различия между размерами черепа крыс Башкирии и Среднего Урала были приблизительно такими же, что и различия в размерах черепа крыс Урала или в более южных выборках (Ташкент, Поти, Кубань) и, с другой стороны, крыс «линии» К. Л. Ляпуновой, прошедших в течение четырех поколений отбор на пониженную злобность по отношению к человеку. Этот отбор, по-видимому, не единственная причина отличия размеров черепа крыс «линии» К. Л. Ляпуновой от крыс других выборок; могли сказаться и биологические особенности популяций московских крыс. Чтобы выяснить, влияет ли синантропность пасюков на строение черепа, мы сравнивали крыс по обобщенным характеристикам строения черепа в мозговой и лицевой частях (Вигоров, 1985 б). Индекс носовой части представлял собой произведение альвеолярной длины верхней диастемы на высоту черепа непосредственно перед верхним рядом коренных зубов, индекс мозговой части — произведение высоты черепа от основной затылочной кости на сумму длинтеменной и межтеменной костей по сагиттальному шву. На графике, выражающем отношения этих индексов для 12 выборок пасюков, дистанция между координатами для крыс Уфы и Свердловска была не меньшей, чем между координатами этих крыс и, с другой стороны, выборок из Поти, Калининграда и с Кубани.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При сравнении пасюков Колхиды, Москвы, Ташкента, Уфы и Свердловска с помощью простых статистических методов или коэффициента различия Э. Майра (1971) нередко оказывается, что по некоторым размерам тела и черепа эти выборки отличаются на подвидовом уровне от других европейских выборок пасюков (Вигоров, 1985 а, 1988). Это указывает на вероятное наличие микрогеографических рас внутри формально установленных подвидов (Уилсон, Браун, 1953, цит. по: Майр, 1968).

Разная история заселения пасюками Среднего и Южного Урала, несколько разные условия обитания и, вероятно, главным образом генетическая уникальность популяций предопределили довольно заметную дифференциацию вида в пределах этого региона. Колонии пасюков Уфы и Екатеринбурга возникли приблизительно в конце XIX в. Холодильный цех мясокомбината Уфы и убойный цех мясокомбината пос. Раевка Башкирской АССР эксплуатируются соответственно с 1963 и 1929 гг.

Среди внешних размеров крыс их принадлежность к популяциям Уфы и Свердловска больше сказалась на длине хвоста, а принадлежность к разным популяциям Башкирии — на длине тела. Графики, выражающие регрессии длины хвоста на длину тела, не позволяют выявить различия между уральскими выборками. В отличие от них, у пасюков Ташкента, Одессы, островов Сахалин и Итуруп зависимость длины хвоста от длины тела была более выраженной.

Пропорциями черепа, характеризующими строение его мозговой и лицевой частей, пасюки Уфы и Свердловска отличались друг от друга в такой же мере, как и от географически удаленных крыс Поти, Кубани, Калининграда.

Канонический анализ размеров крыс Урала при использовании разных наборов экстерьерных и черепных признаков показал, что крысы, отловленные в разных по температуре местах одного и того же мясокомбината Уфы, различались по размерам гораздо меньше, чем самцы от самок. Различия размеров крыс Башкирии и Среднего Урала проявились главным образом по индексу скуловой ширины черепа (по отношению к длине верхней диастемы). Они были примерно такими же, как и различия между среднеуральскими и более южными пасюками

(Поти, Ташкента), но меньше, чем различия в размерах черепа

диких и белых лабораторных крыс.

Основные различия между крысами разных объектов Симферополя выявлены по размерам хвоста, ступни, длине черепа и его отделов (Арутюнян, Дулицкий, 1988). Между крысами животноводческих ферм Тюменской и Томской областей различия были найдены по длине и массе тела, длинам ступни и зубного ряда, межглазничной ширине (Лялин, 1980). Судя по всему, дифференциация пасюков на Урале идет преимущественно по другим признакам черепа. Главный из них — отношение скуловой ширины черепа к длине верхней диастемы. Еще большей географической изменчивости этот признак подвержен у близкого пасюку вида — черной крысы (Шутова и др., 1983). Морфологическая дифференциация уральских популяций пасюка по этому и другим признакам выражена столь же явно, что и цитогенетическая и биохимическая их дифференциации (Яснова. Гилева, 1976; Мирошниченко и др., 1976), и даже сильнее, чем морфологическая дифференциация пасюков в некоторых других западных участках евразийского ареала. Для выяснения истории ареала пасюка, слежения за составом его популяций и предупреждения гетерозисных явлений интересно изучить причины и следствия этой дифференциации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физ-

матгиз, 1963. 500 с.

Арутюнян Л. С., Дулицкий А. И. Морфологические различия серых крыс из двух местообитаний// Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 3. С. 3—4.

Вигоров Ю. Л. Морфологическая изменчивость пасюка в северной части ареала Евразии // Исследование мелких млекопитающих на Урале.

Свердловск, 1985 а. С. 9—12. Вигоров Ю. Л. Влияет ли синантропность пасюков на строение черепа? // Исследование мелких млекопитающих на Урале. Свердловск, 1985 б. C. 12—16.

Вигоров Ю. Л. Географические подразделения пасюка Евразии // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 15—16.

Лозан М. Н. Грызуны Молдавии. История становления фауны и эко-

логия рецентных видов. Кишинев: Штиинца, 1971. Т. 2. 186 с. Картель М. В. Различия популяций *Rattus norvegicus* Berk. (Rodentia) по комплексу показателей // Первый международный конгресс по млекопитающим. М., 1974. Т. 1. С. 258.

Лялин В. Г. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков серой крысы Западной Сибири // Томский гос. университет. Томск, 1980. 13 с.

Рукопись деп. в ВИНИТИ 14.04.80, № 1447 — 80.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с. Мирошниченко Г. П., Вальехо-Роман К. М., Гилева Э. А. Внутривидовая изменчивость организации генетического материала у серой крысы Rattus norvegicus Berk. // Докл. АН СССР. 1976. Т. 226, № 4. C. 947—950.

Ралль Ю. М. Грызуны и природные очаги чумы. М.: Медгиз, 1960.

Рыльников В. А. Экология серых крыс и меры ограничения их численности в природных очагах лептоспироза: Автореф. дис. канд. биол.

наук. М., 1983

Смирнов Н. Г., Бененсон И. Е. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности  $M_1$  водяной полевки (Arvicola terrestis L.) методом канонического анализа // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 11—17.

Хайруллин Н. Н. Эколого-морфологический анализ двух популяций серых крыс (Rattus norvegicus Berkenhout, 1769): Дис. ... канд. биол. наук.

Свердловск, 1972. 168 с.

Шутова М. И., Вигоров Ю. Л., Козлов А. Н. О морфологической изменчивости черных и серых крыс // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 117—119.

Яснова М. В., Гилева Э. А. Хромосомный полиморфизм в двух си-

нантропных популяциях серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.) // Генетика. 1976. Т. 12, № 11. С. 165—168.

Тегесһіпа А. N., Grulich I., Kozlov A. N. Contribution to a knowledge of the intraspecific variability of *Rattus norvegicus* (Rodentia, Muridae) // Folia zoologica. 1987. V. 36, N 3. P. 229—238.

#### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

1992

#### К. И. БЕРДЮГИН

#### ФАУНА ГРЫЗУНОВ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

Настоящая работа продолжает описание грызунов наименее изученной части Уральских гор — Приполярного Урала, начатое в коллективной монографии (Мелкие млекопитающие Уральских гор, 1986). Выявленные различия между современными фаунами западного и восточного макросклонов необходимо рассмотреть шире по ареалу и подробнее, включив сюда и предгорные равнины. На западном макросклоне видовой состав грызунов из предгорной поймы (Турьева, 1977; Турьева и др., 1979) идентичен приведенному ранее для горной части (Мелкие млекопитающие..., 1986). Те же самые виды встречаются и на остальной равнинной территории Коми АССР (Турьева, 1952). Иначе обстоит дело на сибирской стороне. Здесь нами обнаружены только пять видов грызунов — полевки красная, рыжая, экономка, Миддендорфа и водяная. Приведенные в табл. 1 коэффициенты сходства Охиаи  $(K_0)$  для различных пар видовых списков наглядно демонстрируют степень различий между сравниваемыми ландшафтными участками Приполярного Урала. Сходство фауны западной предгорной поймы с другими участками монотонно убывает по мере продвижения через хребет на восток. Такова же степень сходства видового списка горной части западного макросклона и восточных участков. Кроме этого, в направлении с запада на восток уменьшается сходство и между видовыми списками смежных участков (см. в табл. 1 величины  $K_0$  в клеточках, примыкающих к диагоналям матрицы), так что минимально идентичны горная часть и предгорная равнинная на восточном макросклоне. Количественно различия между фауной восточной предгорной равнины и другими участками Приполярного Урала столь же велики, как, например, между фаунами верхних поясов гор разных географических районов Уральского хребта, в частности, между фаунами Приполярного и Полярного Урала, Приполярного и разных районов Северного Урала (Мелкие млекопитающие Уральских гор, 1986). Большая разница коэффициентов сходства на сравнительно небольшом расстоянии обусловлена увеличением числа видов грызунов в горной части восточного макросклона и резким

# Коэффициенты сходства $K_0$ видовых списков (верхняя часть) и расширенный индекс сходства Охиаи — Баркмана (нижняя часть) различных ландшафтных участков Приполярного Урала

	1	2	3	4
K <sub>o</sub>	Западный макро- склон. Предгор- ная пойма	Западный макро- склон. Горная часть	Восточный макро- склон, Горная часть	Восточный макро- склон. Предгор- ная равнина
1		1,00	0,89	0,63
2	0,81		0,89	0,63
3	0,82	0,84		0,71
4	0,72	0,96	0,80	

Таблица 2 Относительная численность (числитель) и доля (знаменатель) пяти видов грызунов в различных районах Приполярного Урала

		макросклон оьевой, 1977)*	Восточный макросклон (наши данные)		
Вид полевок	Предгорная пойма (1)	Горная часть (2)	Горная часть (3)	Предгорная равнина (4)	
Красная	5,2/41,3	2,6/63,4	3,9/46,2	3,6/96,2	
Красно-серая	0,3/2,4	0,1/2,4	2,4/28,4	0/0	
Рыжая	4,9/38,9	0,3/7,3	1,6/18,9	0,04/1,1	
Пашенная	0,9/7,1	0,6/14,6	0,5/5,9	0/0	
Экономка	1,3/10,3	0,5/12,2	0,05/0,6	0,1/2,7	
Сумма	12,6/100,0	4,1/99,9	8,45/100,0	3,74/100,0	
Индекс выравненности .	0,77	0,67	0,77	0,60	

П р и м е ч а н и е. В числителе — экз/100 л.-с., в знаменателе — %. \* По данным В. В. Турьевой рассчитано нами.

Таблица 3

# Объединенные коэффициенты сходства для фаун различных ландшафтных участков Приполярного Урала

	1	2	3	4
1		0,90	0,85	0,67
2			0,85 0,86	0,67 0,78 0,75
3				0,75
4				

Примечание, Ландшафтные участки, как в табл. 1.

уменьшением их на предгорной равнине. Причем бедность видового состава грызунов на этом участке отнюдь не обусловлена общей бедностью фауны грызунов зоны северной и средней тайги Западной Сибири. Разными авторами (Балахонов, 1981; Покровская, 1983; Раевский, 1982; Рамазанова, 1984) в этом регионе отмечены 11 видов, причем фауна каждого конкретного района представлена обычно 8—10 видами. Мы не можем указать причин обеднения видового состава рассматриваемого участка, но считаем, что они экологические, связанные с особенностями местных условий. Косвенное подтверждение этому дает, с одной стороны, высокая степень сходства фаун таких отдаленных друг от друга районов, как бассейн Верхней Сыни (Турьева, 1977) и верховья Малой Сосьвы (Раевский, 1982; Рамазанова, 1984), для которых  $K_0 = 0.88 - 0.89$ , а с другой точно такой же бедный видовой состав грызунов в некоторых других участках Западной Сибири, в частности, в Шурышкарской пойме Оби (Балахонов, 1981), в бассейне среднего течения Надыма (Покровская, 1983). Все изложенное приводит к заключению, что фауна горной части восточного макросклона не могла сформироваться только на основе фауны прилегающей равнины. Точно так же она не является порождением взаимопроникновения фаун с запада и востока, так как довольно сильно отличается от них и содержит элементы, в них отсутствующие. Таким образом, можно полагать, что равноправным (наравне с расселением с прилегающих равнин) источником формирования сообществ грызунов на восточном макросклоне Приполярного Урала (включая и наиболее высокую водораздельную часть, лежащую по обе стороны от водораздела) служило расселение вдоль Уральского хребта, в отличие от западного макросклона, где более вероятно, что основным источником формирования послужили сообщества грызунов прилежащих равнин.

Изменения видового состава не отражают всех нюансов изменения сообществ грызунов различных ландшафтных участков Приполярного Урала, поскольку существенную роль играет также и соотношение видов. В табл. 2 приведены материалы относительной численности (по данным отлова в давилки) и доли пяти наиболее многочисленных видов описываемой территории (из фауны восточной предгорной равнины взяты три вида, так как данными по относительной численности полевки Миддендорфа и водяной полевки мы не располагаем; численности и доли красно-серой и пашенной полевок приняты за ноль). Для этих неполных списков рассчитаем расширенный индекс сходства Охиаи — Баркмана в форме f (с учетом количественных данных) по формуле (Песенко, 1982):

$$J_{\rm OB} = \frac{\sum p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2}},\tag{1}$$

тде в качестве  $p_{ij}$  и  $p_{ik}$  использованы доли соответствующих видов в каждом списке (отброшенные виды существенно на величину индексов повлиять не могут из-за своей малочисленности). Полученные величины представлены в табл. 3, в клетках под диагональю. Из данных табл. 3 и приведенных видовых списков грызунов (см. далее) следует, что сообщества грызунов Приполярного Урала довольно значительно различаются и по роли тех или иных видов в сообществах разных участков. В западной предгорной пойме доминируют два вида — красная и рыжая полевки. Точно так же оба эти вида преобладают на большей части равнинной территории Коми ACCP (Турьева, 1952; Куприянова, Недосекин, 1986). Затем следует полевкаэкономка, ей несколько уступает по численности пашенная полевка, а самая малочисленная — красно-серая. В западной горной части красная полевка явно преобладает над другими видами, два вида серых полевок — субдоминанты. Численность рыжей полевки здесь в отличие от предгорной поймы ниже, чем численность каждого вида серых полевок. Красно-серая полевка остается столь же малочисленной. Вследствие сказанного, индекс сходства Охиаи — Баркмана между этими участками, несмотря на совпадение видовых списков, довольно значительно отличается от единицы. В восточной горной части так же, как и ранее, доминирует красная полевка, а положение других видов резко меняется. На второе место по численности выходит красно-серая полевка. Далее в порядке убывания численности идет рыжая полевка, которая в горах на восточном макросклоне оказалась более многочисленной, чем на западном. Этот факт довольно интересен, так как Уральский хребет на широте Приполярного Урала является восточной границей распространения вида и, скорее, следовало бы ожидать, что в направлении от Коми АССР к Западно-Сибирской низменности численность рыжей полевки будет постоянно падать. Причины аномального увеличения численности этого вида на восточном склоне по сравнению с западным остаются невыясненными. Далее в порядке убывания следует в списке пашенная полевка. Ее численность здесь примерно такая же, как и в западной горной части, и, вероятно, уровень освоения видом обоих ландшафтных районов одинаков. Полевка-экономка в восточной горной части очень немногочисленна (ее численность на порядок ниже, чем в горах к западу от главного водораздела), и встречена она в основном на вторичных рудеральных заболоченных участках и пирогенных болотах. Причины малочисленности этого вида также до конца не ясны, но, вероятно, в основном это связано с очень незначительным количеством биотопов, наиболее пригодных для экономки к востоку от Урала, а именно: злаково-осоково-кочкарниковых болот. Индексы сходства Охиаи — Баркмана фауны грызунов этого участка с обоими западными близкй друг другу и (хотя и несколько больше) индексу между западными участками. Одинаковая степень различий между фаунами трех описанных районов свидетельствует о том, что и этот показатель фаунистических различий не способен отразить некоторые существенные аспекты соотношения разных видов в сравниваемых фаунах. На восточной предгорной равнине абсолютно доминирует красная полевка. На порядок ниже численность экономки, которая, по-видимому, обычно населяет в этом районе, как уже говорилось, кочкарниковые злаковоосоковые болота. Еще ниже численность рыжей полевки. По поводу последней необходимо отметить, что в отдельные годы, вероятно, с благоприятными условиями, ее численность на предгорной равнине может существенно повышаться, что наблюдал в 1980 г. Н. Л. Добринский (устное сообщение). Полевка Миддендорфа отловлена на этом участке в единственном экземпляре, причем в нехарактерном для нее лесном биотопе, поэтому сказать что-либо определенное о постоянстве ее обитания здесь в настоящее время не представляется возможным. Непонятны причины отсутствия на предгорной равнине пашенной полевки. Даже если этот вид остался невыявленным нами, несомненно, его численность еще ниже, чем рыжей полевки, тогда как на горном участке восточного макросклона пашенная полевка встречается в заметных количествах, как и северо-восточнее (Покровская, 1983) и юго-восточнее (Раевский, 1982; Рамазанова, 1984) рассматриваемого района. Фауна восточной предгорной равнины в соответствии с индексом Охиаи — Баркмана наиболее сходна с западным горным участком и наименее с западной предгорной поймой. Величина индекса сходства с соседним восточным горным участком имеет промежуточное значение. Сопоставление индексов сходства фаун западных частей и восточного предгорного участка с распределением видов по численности в каждом из этих районов показывает, что величина индекса в данном случае определяется степенью преобладания доминирующего вида над другими, а «хвост» малочисленных видов (которые вообще отсутствуют на восточной предгорной равнине) практически не влияет на эту величину. По этой же причине близки величины индексов сходства обоих горных участков, западной предгорной поймы с каждым из горных районов и восточной предгорной территории — с восточной горной. Таким образом, каждый из использованных нами индексов сходства имел свои недостатки, обладал и достоинствами, отсутствующими у другого. Индекс Охиаи учитывает наличие того или иного вида в фаунистических списках, а индекс Охиаи — Баркмана оценивает в определенной (но недостаточной) степени распределение видов по численности, а точнее, уровень преобладания доминирующего вида (вероятно, такими же достоинствами и недостатками обладают и другие аналогичные им показатели сходства и различия). Поэтому, по нашему мнению, было бы полезно построить некий показатель сходства, являющийся объединением этих двух параметров, который взаимно погасил бы их недостатки, не умаляя достоинств. Мы предлагаем в качестве такого общего показателя среднее геометрическое из двух первоначальных:

$$I_{s} = \sqrt{I_{OB} \cdot K_{o}} . {2}$$

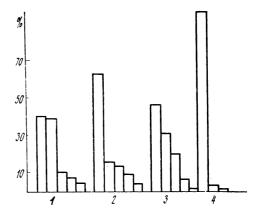
Полученные величины объединенного индекса сходства представлены в табл. 3. Можно видеть, что сходство фаун западной предгорной поймы с другими участками монотонно убывает по мере удаления на восток сравниваемых территорий. Показатели сходства восточной предгорной равнины — наименьшие из всех сравниваемых пар, что и следовало ожидать на основании различий и в количестве видов, и в их распределении по численности. Монотонно убывает также сходство между фаунами соседних участков по мере смещения сравниваемых пар с запада на восток (величины, находящиеся в клетках, непосредственно примыкающие к диагонали), что также вполне закономерно. Так, первая сравниваемая пара отличается только распределением, а у третьей — те же самые различия выражены в большей степени. При сравнении восточной предгорной равнины с другими районами наибольший индекс сходства сохранился с западным горным участком (за счет сходства в степени преобладания доминирующего вида), но он стал меньше, чем показатели в других сравниваемых парах (1-2; 1-3; 2—3; см. табл. 3), отражал большую разницу в количестве видов в формуле. Индексы сходства восточного горного участка с западными предгорными и горными близки, что также вполне естественно, так как различия в количестве видов одинаковы. а в соотношении основных видов примерно равны, хотя и разнонаправленны (см. табл. 2 и диаграмму на рисунке): доминирование в одном случае выражено сильнее, а в другом слабее, чем в восточном горном участке. Таким образом, предлагаемый показатель удовлетворительно описывает различия (сходство) между фаунами отдельных участков. Конечно, новый индекс сходства требует всесторонней проверки, и поэтому мы предлагаем тем, кто в этом заинтересован, провести такую проверку на своих материалах. На этом закончим небольшое методическое отступление и вернемся к анализу сути различий между фаунами отдельных ландшафтных участков Приполярного Урала.

Важная характеристика любой фауны — величина, показывающая, насколько отличаются виды, входящие в состав фауны, по численности. Сообщества, где явно преобладает один вид, считаются монодоминантными, а те, в которых несколько видов достаточно многочисленны и приблизительно одинаковы по числу, называют полидоминантными. В разных сообществах соотношения видов могут быть самыми различными, и поэтому нельзя строго отнести все возможные сообщества к моно- или

Диаграмма распределения видов по численности в разных ландшафтных районах Приполярного Урала.

1—4 — номера ландшафтных районов

полидоминантным. Поэтому намного удобнее характеризовать сообщество числовой величиной, показывающей, насколько равномерно распределены виды по численности в той или иной фауне. Для этих целей разработан



ряд показателей, называемых индексами полидоминантности или выравненности. Мы использовали индекс выравненности, предложенный Б. И. Семкиным (Песенко, 1982), вычисляемый по формуле:

$$V' = \left(S\sum_{i} p_i^2\right)^{-1/2},\tag{3}$$

где S — количество видов в фауне,  $p_i$  — доля каждого вида. Как и при вычислении индекса сходства по количественным данным, расчеты сделаны по пяти видам (для восточной предгорной равнины по трем). Полученные величины приведены в табл. 2. Из этих данных видно, что наиболее монодоминантна фауна восточной предгорной равнины, а наиболее полидоминантны (выравнены) фауны восточной горной части и западной предгорной поймы. Довольно значительна монодоминантность фауны западной горной части. Именно поэтому (с учетом того, что и там, и там преобладает один и тот же вид, о чем говорилось ранее) получен высокий индекс сходства по количественным данным при сравнении этого района с восточной предгорной равниной. Теперь можно пояснить, в чем состоит разница направления изменений фаун западных участков по сравнению с восточным горным. В фауне этого участка по сравнению с западной предгорной поймой происходит замещение вида-содоминанта (красно-серая полевка вместо рыжей) при сохранении выравненности, тогда как в западной горной части содоминирование вообще отсутствует.

Высокая степень монодоминантности сообщества грызунов на восточной предгорной равнине соответствует монодоминантности сообществ грызунов, характерной для всей таежной полосы Западно-Сибирской низменности. Так, индекс выравненности грызунов заповедника «Малая Сосьва», рассчитанный нами по данным Ф. Р. Рамазановой (1984), равен 0,59. Всюду, в том

числе и в описываемом нами районе, абсолютно преобладает красная полевка. По нашему мнению, это явление вызвано высокой степенью однородности биотопических условий в указанном регионе. Наоборот, довольно значительная выравненность фауны горной части восточного макросклона, как и наиболее богатый видовой состав, обусловлены высокой степенью разнородности условий, определяемых расчлененностью ландшафта этого участка. Мы полагаем, что это разнообразие даже выше, чем в горной части западного макросклона, исходя из того, что климат к западу от водораздела более умеренный вследствие повышенной влажности, а на востоке более континентальный из-за ветровой тени, что вызывает сильные различия на склонах хребтов разной экспозиции (Барри, 1984) и, соответственно, формирует биотопы, резче отличающиеся друг от друга. Не совсем понятны причины меньшей выравненности фауны западной горной части по сравнению с таковой предгорной поймы. Обычно пойменные биотопы в значительной мере однообразны. К сожалению, в источнике, откуда взяты материалы (Турьева, 1977), не описаны биотопы, где проводились сборы, возможно, обследовались не только чисто пойменные местообитания, но и приводораздельные (плакорные). Но и это не объясняет различий в выравненности фаун, так как обычно несходство биотопов в горах выше, чем на равнине. Вероятнее всего, в биотопах предгорной поймы, несмотря на их высокую степень однородности, более благоприятные условия для разных видов грызунов, чем в биотопах горной части западного макросклона, с их разнородными, но более суровыми условиями. Это объяснение остается весьма сомнительным, так как в горной части восточного макросклона, где выравненность фауны выше, условия существования никак не менее суровы, чем на западном.

Некоторое подтверждение высказанным только что соображениям мы можем найти в данных по продуктивности сообществ грызунов в разных ландшафтных участках Приполярного Урала. Оценку продуктивности мы приводим в наиболее простом виде — суммарной относительной численности (экз/100 л.-с.) животных, относящихся к тем же пяти наиболее многочисленным видам (трем на восточной предгорной равнине), которые использовались нами при сравнении и ранее (см. табл. 2). Мы полагаем, что для сравнения такая оценка вполне достаточна. Как видно из табл. 2, наиболее высокая численность грызунов наблюдалась в западном предгорном участке. Этот факт лишний раз подтверждает, что биотопы данного участка имеют более благоприятные условия для существования сообществ грызунов, большую экологическую емкость, благодаря чему выше и полидоминантность фауны. Численность грызунов в западной горной части в 3 раза ниже, чем в предыдущей, что, по нашему мнению, свидетельствует о значительно меньшей емкости биотопов этого участка и с чем связан менее выравненный характер соотношения видов в фауне. Уровень численности в восточной горной части в 1,5 раза ниже, чем в западной предгорной, и в 2,1 раза выше, чем в западной горной. Такая ситуация, на наш взгляд, объясняется тем, что в биотопах этого участка жизненные ресурсы намного скуднее по сравнению с западной предгорной поймой и вряд ли богаче западного горного участка, но благодаря биотопическому разнообразию сообщества грызунов могут поддерживать продуктивность на более высоком уровне за счет перераспределения населения по разным биотопам при изменении условий среды в разные годы. Сообщества грызунов восточной предгорной равнины наименее продуктивны, чем других участков Приполярного Урала, что соответствует и бедности видового состава, и высокой монодоминантности их в этом районе и обусловлено относительной однородностью и бедностью биотопов. Следует указать, однако, что, говоря о детерминации продуктивности сообществ грызунов экологической емкостью биотопов, ими занимаемых, мы подразумеваем всю совокупность условий и ресурсов, которые требуются животным для их жизнеобеспечения, отнюдь не выделяя какие-либо из них в качестве главных. Кроме того, мы полагаем, что, хотя продуктивность сообществ грызунов и определяется экологической емкостью местообитаний, но она намного ниже потенциально возможной, так что грызунами используется только небольшая часть ресурсов, определяющих емкость биотопов. Благодаря этому возможны достаточно большие колебания численности грызунов, не приводящие к катастрофическим нарушениям занимаемых местообитаний. Такое соотношение продуктивности сообществ грызунов и емкости занимаемых ими биотопов вырабатывается исторически в процессе формирования сообществ и иным быть не может, поскольку биогеоценозы с несбалансированными взаимоотношениями компонентов, в частности, взаимоотношениями населения грызунов с занимаемым биотопом, нестабильны в естественных условиях и рано или поздно подвергнутся разрушению и будут преобразованы в иные, более стабильные, вследствие меньшей зависимости состояния одних компонентов от колебаний других. Возвращаясь к данным по численности, отметим, что и по этому параметру сообщества грызунов горной части восточного макросклона выпадают из общего монотонного ряда изменений с запада на восток, что уже было нами отмечено ранее для других параметров сравниваемых фаун разных ландшафтных участков Приполярного Урала. Мы полагаем, что такой характер фауны грызунов в горной части восточного макросклона ясно показывает, что именно в этом участке проходит зоогеографическая граница между фаунами таежной зоны Западной Сибири и европейского Севера, обусловленная как современными ландшафтно-экологическими условиями, так и историей формирования рецентных фаун. Поэтому рассмотрим несколькоподробнее ситуацию в горной части восточного макросклона. С ландшафтной точки зрения, здесь хорошо выделяются две зоны: центральная часть хребта, наиболее возвышенная, с явно выраженным подпоясом холодных пустынь, и среднегорье, где гольцовый пояс представлен только горными тундрами, но проработаны довольно значительные долины горных рек, берущих начало с главного водораздела (например, Щекурья, Народа, Манья). Существуют ли в связи с этим какиелибо различия в населении грызунов указанных зон? Приведем видовые списки грызунов в центральной части хребта и в среднегорье:

#### Центральная часть хребта

- 1. Красная полевка
- 2. Красно-серая полевка
- 3. Рыжая полевка
- 4. Полевка Миддендорфа
- 5. Пашенная полевка
- 6. Лесная мышовка
- 7. Копытный лемминг
- 8. Водяная полевка

#### Среднегорье

- 1. Красная полевка
- 2. Красно-серая полевка
- 3. Рыжая полевка
- 4. Пашенная полевка
- 5. Полевка-экономка
- 6. Лесной лемминг

Они отличаются довольно значительно ( $K_0 = 0.58$ ). В центральной части отсутствуют экономка и лесной лемминг, а в среднегорье — полевка Миддендорфа, лесная мышовка, копытный лемминг, водяная полевка. Однако следует полагать, что сходство фаун, определенное по видовым спискам, скорее всего, занижено. Сравнивая эти два списка, необходимо иметь в виду следующее: 1) полевка Миддендорфа обнаружена на предгорной равнине, и хотя ее нет в списке предгорья, она там должна быть, несмотря на то, что встречаемость этого вида, вероятно, близка к встречаемости на предгорной равнине и намного ниже, чем в центральной части хребта; 2) водяная полевка обнаруживается в центральной части хребта, обычна на предгорной равнине, поэтому, как и предыдущий вид, скорее всего, есть и в среднегорье, где она, по-видимому так же редка, как и в центральной части хребта; 3) лесной лемминг вообще везде ловится редко и поэтому может остаться не обнаруженным в некоторых районах, например в центральной части. Если учесть приведенные соображения, то различия между видовыми списками среднегорья и центральной части хребта скажутся значительно меньше ( $K_0 = 0.82$ ). Но и теперь индекс сходства не выше, чем индекс горных фаун западного и восточного макросклонов (см. табл. 1). Истинная величина индекса сходства, по-видимому, лежит где-то между этими границами, и поэтому различия довольно значительны. Таким образом, на восточном макросклоне существенно различаются фауны грызунов не только горной территории и прилегающей равнины, но и разных зон горных ландшафтов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Барри Р. Т. Погода и климат в горах. Л.: Гидрометеоиздат, 1984.

.312 c

Куприянова И. Ф., Недосекин И. Б. Численность мелких млекопитающих и способы ее оценки в средней тайге Европейского Севера СССР // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по проблемам кадастра и учета

животного мира. Уфа, 1986. Ч. II. С. 327—328.

Мелкие млекопитающие Уральских гор / Большаков В. Н., Балахонов В. С., Бененсон И. Е. и др. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 101 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фау-

нистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Покровская И. В. Мышевидные грызуны северотаежных редкостойных лесов Западной Сибири // Грызуны: Матер. 6 Всесоюз. совещ. Л., 1983. C. 425-427.

Раевский В. В. Позвоночные животные Северного Зауралья. М.:

Наука, 1982. 146 с.

Рамазанова Ф. Р. Население мелких млекопитающих заповедника «Малая Сосьва» // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М., 1984.

Турьева В. В. Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР // Тр.

Коми ФАН СССР. 1952. № 1. С. 53—63.

Турьева В. В. Краткий эколого-географический очерк животного мира западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. С. 3—8.

Турьева В. В., Новожилова Э. Н., Юшков В. Ф. Мелкие млекопитающие и их паразитофауна на западном склоне Приполярного Урала // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 79—80.

#### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

1992

#### О. Ф. САДЫКОВ, О. А. ЛУКЬЯНОВ

# **ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАСНОЙ И РЫЖЕЙ ПОЛЕВОК НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

Мелкие грызуны являются модельным объектом экологии животных. В первую очередь это относится к наиболее многочисленным видам грызунов, которые удобны как модель в научных исследованиях, а также представляют и значительный практический интерес для сельского, лесного, охотничьего хозяйства и мелицины.

Красная и рыжая полевки, относящиеся к лесным полевкам рода *Clethrionomys*, составляют доминирующую группировку среди мелких млекопитающих Уральских гор, и по этой причине выбор этих видов в качестве объекта экологического исследования представляется нам вполне оправданным.

#### МЕСТООБИТАНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ

В районах наших работ на Южном Урале (Иремельский горный массив) значительные площади занимают каменистые россыпи, образующие «каменные моря», «каменные речки», узкие языки — «курумы» или отдельные пятна осыпей. Россыпи граничат со специфическими для каждого пояса и весьма разнообразными растительными ассоциациями. Ширина переходных зон варьирует от нескольких метров до десятков метров. Особое значение для мелких млекопитающих имеет большая стабильность температуры и влажности во внутренних слоях россыпей по сравнению с некаменистыми местообитаниями (Бердюгин, 1979), что особенно важно в неблагоприятные периоды погодных условий.

Местоположение значительной части россыпей и строение их глубинных слоев исключают их затопление талыми и ливневыми водами, на поверхности не образуется сплошных наледей, что регулярно случается в некаменистых местообитаниях. Многочисленные пустоты между камнями, поверхностный слой лишайников, мхов, куртин злакового разнотравья и кустарников — все это делает россыпи хорошим убежищем для лесных

лолевок. Поэтому они сталкиваются с неблагоприятными погодными факторами, только если покидают россыпи.

Мы неоднократно наблюдали, что при наступлении неблагоприятных условий полевки концентрируются в россыпях, и следовательно, ведущая роль принадлежит у них не физиологической, а экологической терморегуляции. За счет последней полевки избегают прямого влияния абиотических факторов и способны переживать критические периоды года без больших дополнительных энергетических затрат.

Временно используемые лесными полевками некаменистые местообитания представлены в горно-тундровом поясе моховотравяными, мохово-лишайниковыми, кустарничковыми и кустарниковыми тундрами; в подгольцовом поясе — еловыми и березовыми редколесьями, различными лугами; в горно-лесном — пихто-еловой тайгой, вырубками, гарями, вторичными смешанными лесами, лугами, пастбищами, сенокосами и болотами. В горно-лесном поясе для мелких млекопитающих важны пойменные стации, зачастую служащие постоянными каналами расселения или дальних выходов полевок на кормежку.

При стабильном соотношении основных элементов этой экологической мозаики красная, рыжая и красно-серая полевки встречаются совместно, и случаев конкурентного исключения не наблюдается. При антропогенном воздействии преимущество получает рыжая полевка, предпочитающая антропогенные местообитания и не встречающаяся в коренных далее 2—3 км от ближайших вырубок или дорог.

Красная полевка — наиболее эвритопный вид, она образует в горах сложную сеть постоянных поселений или резерваций и временных поселений, локализация которых год от года меняется незначительно. Тенденция к стенотопности проявляется у этого вида только в верхних высотных поясах, на высотах более 900 м над уровнем моря. В летнее время в опытах по мечению и «хомингу» нами показано, что красные полевки массой 10—12 г хорошо ориентируются в радиусе 300 м от гнездового участка, а взрослые особи — в радиусе 1,5 км. Оседлые особи этого вида очень подвижны в летнее время.

Пространственная структура поселения рыжей полевки в значительной мере повторяет таковую красной, но с той разницей, что временные поселения этого вида возникают, как правило, в антропогенных элементах экологической мозаики, и при этом их локаливация год от года меняется, следовательно, отсутствует сеть устойчивых каналов связи постоянных и временных поселений. С учетом радиуса расселения молодняка, рыжая полевка существенно (в 3—4 раза) уступает красной по совокупной площади осваиваемых взрослыми особями участков. И хотя отдельные особи способны удаляться от гнездовых участков на километр и более, тем не менее радиус регулярных выходов у этого вида не превышает 400 м.

Нестабильность пространственной структуры и численности этого вида может быть связана с тем, что в изучавшихся нами районах рыжая полевка — недавний вселенец и оптимальная структура популяций еще не сложилась. По этой причине возможно, что рыжая полевка находится здесь в положении несколько большей энергетической напряженности по сравнению с двумя другими видами и имеет меньше энергетических резервов.

Видовая специфика пространственной структуры проявляется только в благоприятные периоды года, в основном во вторую половину лета. Большую часть года различия между видами в использовании пространства почти не проявляются и полностью исчезают в критический период. Это можно рассматривать как свидетельство сходства тех механизмов адаптации, которые отвечают за выдерживание экстремальных воздействий. Поэтому отсутствие принципиальных различий между видами в экспериментах с экстремальными воздействиями вполне вероятно, и особый интерес, на наш взгляд, представляет поиск различий при неэкстремальных условиях. Воздействия же экстремального характера могут «замаскировать» те различия в энергетических показателях, которые существуют в норме как между видами, так и на внутривидовом уровне.

#### ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

Важнейшие адаптационные механизмы, затрагивающие энергетический обмен у животных, проявляют определенную связь с ходом репродуктивного процесса. Экологическая специфика конкретных местообитаний влияет на размножение и тем самым может стимулировать появление групповых адаптаций.

Литературные данные о лесных полевках свидетельствуют о высокой изменчивости большинства показателей размножения под влиянием постоянно меняющихся сочетаний одновременно действующих на полевок биотических и абиотических факторов. Высокая лабильность показателей размножения отражает специфику адаптации полевок к меняющейся среде.

В зависимости от условий конкретного года размножение лесных полевок в горах может начинаться уже в марте, что было отмечено нами в 1979 г. у красной полевки. Поскольку снеготаяние начинается в горах только в конце апреля, то рождение и развитие первой генерации вплоть до наступления половой зрелости протекает в таком случае под снегом, и уже к середине лета плотность населения вблизи зон зимнего размножения оказывается очень высокой.

Чаще размножение начинается только в мае, рыжих полевок— не ранее схода снега и начала бурной весенней вегетации. Возвраты холодов в начале лета нередко прерывают нормальный ход беременности и вызывают иногда полную резорбцию

эмбрионов. На изученной нами территории продолжительность периода размножения варьирует от 3 до 6 мес, т. е. реализуется возможный для этого рода спектр длительности периодов размножения, характеризующий ареал в целом.

Несмотря на отрицательное влияние периодических заморозков, за сравнительно короткий благоприятный для размножения период лесные полевки успевают значительно увеличить свою численность. В целом показатели размножения в разных поясах различаются в меньшей степени, чем таковые в контрастных по условиям местообитаниях одного и того же пояса.

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

При изучении изменчивости красной и рыжей полевок нами использованы данные, полученные на Иремельском горном массиве в период полевых работ 1978—79 гг. Для исследования брали только перезимовавших особей как наиболее подходящих при сравнительно-экологическом анализе изменчивости.

Красная полевка. Количественная характеристика морфологических признаков популяции красной полевки Иремельского горного массива приведена в табл. 1. Полевки на горе Иремель оказались значительно крупнее полевок этого вида из любых других районов Урала (Большаков, Шварц, 1962). Они имели самый длинный хвост, самую крупную ступню, наибольшую высоту уха и самый крупный череп. Особо отметим, что относительная длина черепа у них оказалась достоверно меньше, чем у тундрового подвида красной полевки, для которого ранее были отмечены минимальные значения этого признака (Большаков, Шварц, 1965).

Низкий индекс черепа — косвенный показатель высокой скорости ростовых процессов. Следовательно, красные полевки в верхних поясах гор Южного Урала росли быстрее, чем полевки из самых «быстрорастущих» северных популяций вида. Таким образом, появляются основания для предположения относительно специфики их энергетического обмена.

Половой диморфизм. Из одиннадцати изученных признаков перезимовавших самцов (n=166) и самок (n=120) красной полевки (табл. 2) половой диморфизм был выражен у восьми. Так, самки были существенно тяжелее самцов (на 15,9%), превышали их по длине тела на 1,7%, имели более длинный хвост и превосходили по высоте уха. При этом самцы и самки не различались по кондилобазальной длине черепа, длине ступни и ширине межглазничного промежутка. Самцы превосходили самок по единственному промеру— скуловой ширине, т. е. они более «широкоскулые». Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа составило для самцов 57,2%, для самок—56,0%. Последние были крупнее по высоте черепа, длине лицевой части черепа и длине зубного

Таблица 1 Морфологические показатели перезимовавших красных полевок Иремельского горного массива (n=286)

Показатель	$M\pm m$	σ	C <sub>v</sub> , %
Масса тела, г	31,5±0,34	5,8	18,4
Длина, мм тела	110.6+0.35	5,9	
			5,3
хвоста	$37.2 \pm 0.31$	5,3	14,2
ступни	$17,6\pm0,05$	0,8	4,5
Высота уха, мм	$14,6\pm0,07$	1,2	8,2
Кондилобазальная дли-			i
на черепа, мм	$24,3\pm0,04$	0,6	2,5
Скуловая ширина, мм .	$13.8 \pm 0.02$	0,4	2,9
Высота черепа, мм	$8.1 \pm 0.01$	0,2	2,5
Длина лицевой части	0,1 = 0,01	0,-	
черепа, мм	13.7 + 0.02	0,4	2,9
Длина зубного ряда, мм	$4.77 \pm 0.01$	0,2	
Цирина зубного ряда, мм	4,77 ±0,01	0,2	4,2
Ширина межглазничного	0.04 - 0.01	0.6	
промежутка, мм	$3,94 \pm 0,01$	0,2	3,8
Индекс, %			
хвоста	$34,2 \pm 0,30$	5,1	14,9
ступни	$15,9\pm0,06$	1,0	6,3
yxa	$13,2\pm0,07$	1,1	8,3
черепа	$21.9\pm0.12$	2,0	9,1

T а б л и ц а 2 Морфологические показатели перезимовавших самцов ( $n\!=\!166$ ) и самок ( $n\!=\!120$ ) красной полевки Иремельского горного массива

_	1	Самцы	ol .	l'	Самк	И	
Показатель	М	σ	C <sub>v</sub> , %	М	σ	C <sub>v</sub> , %	
Масса тела, г Длина, мм	29,5	3,9	13,2	34,2	6,8	19,8	6,8*
тела	109,8 36,0 17,5	5,2 5,6 0,9	4,7 15,6 5,1	111,7 38,9 17,6	6,6 4,3 0,6	5,9 11,1 3,4	2,6* 5,0* 1,2
Высота уха, мм Кондилобазальная дли- на черепа, мм	24,3	0,7	8,3 2,9	14,9 24,3	0,6	8,1 2,5	3,5*
Скуловая ширина, мм Высота черепа, мм Длина лицевой части	13,9	0,5 0,3	3,6	13,6	0,3 0,2	2,2 2,4	6,0* 3,5*
черепа, мм Длина зубного ряда, мм Ширина межглазничного	13,6 4,7	0,4 0,2	2,9 4,3	13,8 4,8	$\substack{0,4\\0,2}$	2,9 4,2	4,0* 3,5*
промежутка, мм Индекс, % хвоста	3,9	0,2 5,4	4,1 16.1	4,0 35,0	0, <u>1</u> 4,6	$\begin{array}{c} 3,3 \\ 13,1 \end{array}$	1,4 2,4*
ступни	16,1 13,1 22,1	1,0 1,0 2,2	6,2 7,6 10,0	15,8 13,4 21,7	1,1 1,2 1,8	7,0 8,9 8,3	2,3* 2,2* 1,7

<sup>\*</sup> α≤0,05, \*\* α≤0,01 — здесь н в табл. 3, 4, 6, 7.

#### Морфологические показатели перезимовавших красных полевок в горно-лесном и подгольцовом поясах горы Иремель

		экоп		t		
М	σ	C <sub>v</sub> , %	М	σ	20,1 4,9 13,1 4,0 8,1 2,5 3,6 2,5 2,9 4,2 3,8 13,8 5,7 6,8	
31,3***	6,0	19,2	31,7****	6,4	20,1	0,5
110,0 37,6 17,6 14,5	7,5 5,4 0,9 1,4	6,8 14,4 5,1 9,7	112,1 37,3 17,7 14,9	5,5 4,9 0,7 1,2	13,1 4,0	2,6** 0,5 0,9 2,4*
24,2 13,8 8,1	0,8 0,5 0,3	3,3 3,6 3,7	24,3 13,8 8,1	0,6 0,5 0,2	3,6	0,9 0 0
13,6 4,8	$\substack{0,6\\0,3}$	4,4 6,3	13,6 4,8	$\substack{0,4\\0,2}$		0 0
3,93	0,17	4,3	3,96	0,15	3,8	1,3
34,4 16,0 13,1 22,0	5,5 1,2 1,3 1,9	15,9 7,5 9,9 8,6	33,6 15,8 13,3 21,6	4,6 0,9 0,9 1,3	5,7	1,3 1,5 1,5 2,0*
	M 31,3*** 110,0 37,6 17,6 14,5 24,2 13,8 8,1 13,6 4,8 3,93 34,4 16,0 13,1	m       m       31,3***     6,0       110,0     7,5       37,6     5,4       17,6     0,9       14,5     1,4       24,2     0,8       13,8     0,5       8,1     0,3       13,6     0,6       4,8     0,3       3,93     0,17       34,4     5,5       16,0     1,2       13,1     1,3	M         σ         C <sub>v</sub> . %           31,3***         6,0         19,2           110,0         7,5         6,8           37,6         5,4         14,4           17,6         0,9         5,1           14,5         1,4         9,7           24,2         0,8         3,3           13,8         0,5         3,6           8,1         0,3         3,7           13,6         0,6         4,4           4,8         0,3         6,3           34,4         5,5         15,9           16,0         1,2         7,5           13,1         1,3         9,9	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$

<sup>\*\*\*</sup> n=172: \*\*\*\* n=75.

ряда. В дальнейшем для получения общей картины самцы и самки были объединены в одну группу.

Биотопическая изменчивость. Красная полевка в изучаемом районе наиболее обильна в горно-лесном и подгольцовом поясах горного массива. Эти пояса мы рассматриваем как контрастные биотопы, существенно различающиеся по условиям обитания вида. Если биотопическая изменчивость морфологических показателей красной полевки существует, то она наиболее вероятно должна проявляться в этих поясах.

Из одиннадцати проанализированных признаков перезимовавших красных полевок в горно-лесном и подгольцовом поясах (табл. 3) различия наблюдались по двум: длине тела и высоте уха. Судя по относительной величине черепа, красные полевки из подгольцового пояса отличались большей скоростью роста по сравнению с полевками из горно-лесного.

Существование этих различий было расценено нами как конкретное проявление прямой адаптации полевок к условиям того или иного пояса. Однако в дальнейшем оказалось, что не условия пояса определяют морфотип заселивших его полевок,

а исходные морфологические различия полевок предопределяют направление расселения разнокачественных особей из общих мест рождения, где и происходит формирование тех признаков, внутрипопуляционные различия по которым мы наблюдаем после окончания расселения лесных полевок.

Фазовая изменчивость. Из морфологической характеристики перезимовавших особей красной полевки в год минимума и максимума численности (табл. 4) видно, что у восьми признаков из одиннадцати наблюдалось достоверное различие. Масса и размеры тела зверьков на фазе максимума были существенно большими, чем на фазе минимума. Но этого нельзя сказать о промерах черепа. Так, кондилобазальная длина черепа и его высота достоверно были меньшими на фазе максимума, в то время как длина зубного ряда и ширина межглазничного промежутка были большими. В целом морфотипы полевок на фазах максимума и минимума существенно различались. В первом случае полевки характеризовались относительно более укороченными ступней, хвостом, ухом. Судя по относительной длине черепа, зверьки на фазе максимума имели значительно большую скорость ростовых процессов. Отметим, что даже в самых северных популяциях этого вида индекс черепа не бывал менее 23,8 %. В целом красные полевки из горных популяций оказались уникальными по размерам и не имели аналогов в других частях ареала (Россолимо, 1962).

Полученные данные по красной полевке на горе Иремель, как и материалы по рыжей (о них сказано ниже), свидетельствуют в пользу предположения В. Н. Большакова (1972) о возможности специфической популяционной дифференциации населения широко распространенных видов при заселении ими верхних высотных поясов, когда нет их физической изоляции от сопредельных территорий. В этой связи получение и изучение тканевых показателей такой дифференциации представляет дополнительный теоретический интерес.

Рыжая полевка. По длине и массе тела, длине хвоста и уха рыжие полевки из иремельских выборок (табл. 5) достоверно превосходят полевок этого вида из любых других районов Урала, кроме крайних северных (Большаков, Шварц, 1965). Показатели абсолютной и относительной длины черепа и зубного ряда иремельских рыжих полевок достоверно отличаются от таковых у рыжих полевок где-либо на Урале.

Половой диморфизм. Из одиннадцати изученных признаков морфологических показателей рыжей полевки (табл. 6) половой диморфизм был выражен по четырем. Как и у красной полевки, самки существенно тяжелее самцов, отличаясь большим хвостом, высотой черепа и длиной лицевой части.

Фазовая изменчивость. При изучении количественной характеристики морфологических признаков перезимовавших особей рыжей полевки иремельской популяции в годы

Таблица 4 Морфологические показатели перезимовавших красных полевок Иремельского горного массива в год минимума (1978) и пика (1979) численности

	Мин	имум (л	<del>-84)</del>	Макс			
Показатель	М	σ	C <sub>v</sub> . %	М	σ	C <sub>v</sub> . %	t
Масса тела, г Длина, мм	30,0	4,0	13,3	32,1	6,3	19,6	3,4**
тела	107,1 42,5 17,6	4,8 3,3 0,6	4,5 7,8 3,4	112,0 35,0 17,5	5,7 4,3 0,8	5,1 12,2 4,6	7,5** 16,0** 1,1
	24,4 14,8 13,8 8,2	0,6 0,9 0,4 0,2	2,5 6,1 2,9 2,4	24,2 14,5 13,8 8,1	0,7 1,3 0,5 0,3	2,9 9,0 3,6 3,7	2,3* 2,2* 0 3,5**
Длина лицевой части черепа, мм	13,6 4,7	0,5 0,2	3,7 4,7	13,7 4,8	$\substack{0,4\\0,2}$	2,9 3,5	1,7 4,0**
промежутка, мм	3,9	0,2	3,9	4,0	0,1	3,5	4,5**
Индекс, % хвоста	39,8 16,4 13,7 22,8	3,5 0,9 1,0 1,2	8,8 5,5 7,3 5,3	31,9 15,7 13,0 21,6	3,8 1,0 1,0 2,9	11,9 6,4 7,7 20,4	17,0** 5,7** 5,4** 5,0**

 ${
m T}$  а блица 5 Морфологические показатели перезимовавших рыжих полевок Иремельского горного массива (n=116)

Показатель	M+m	σ	C <sub>v</sub> , %
Масса тела, г Длина, мм	$27,4\pm 0,56$	6,0	21,9
тела	$107,2\pm0,50$	5,4	5,0
хвоста	$48.7 \pm 0.40$	4,3	8,8
	$16.8\pm0.07$	0,8	
ступни			4,8
Высота уха, мм	$13.8 \pm 0.09$	1,0	7,2
Кондилобазальная дли-	~~ ~ ~ ~	0.0	0.5
на черепа, мм	$23,7 \pm 0,06$	0,6	2,5
Высота черепа, мм	$8,1\pm0,02$	0,2	2,5
Длина лицевой части			
черепа, мм	$13,6\pm0,06$	0,6	4,4
Длина зубного ряда, мм	$5,12\pm0,02$	0,24	4,7
Ширина межглазничного			
промежутка, мм	$3,88 \pm 0.02$	0,17	4,4
Индекс, %	-, <u>-</u> ,	,	•
хвоста	$44.9 \pm 0.46$	5,0	11,1
ступни	$15.8 \pm 0.09$	1,0	6,3
yxa	$13.0\pm0.09$	1,0	7,7
	$22.4\pm0.13$	1,4	6,3
черепа	22, <del>4</del> ±0,13	1,7	0,0
í			

# Морфологические показатели перезимовавших самцов и самок рыжей полевки Иремельского горного массива

_	ੈ ਹੈ	♂ (n=6	1)	₽	♀♀ (n=55)			
Показатель	М	σ	C <sub>v</sub> , %	М	σ	C <sub>v</sub> , %	t	
Масса тела, г Длина, мм	25,8	4,1	15,9	29,1	7,2	24,7	3,0**	
тела	106,8 46,5 16,8	4,4 3,9 0,6	4,1 8,4 3,6	107,7 51,1 16,9	6,3 3,1 0,9	5,8 6,1 5,3	0,9 7,2** 0,1	
Высота уха, мм Кондилобазальная дли-	13,7	1,0	7,3	13,9	1,1	7,9	1,4	
на черепа, мм	23,6 13,7 8,0	0,7 0,6 0,2	3,0 4,4 2,5	23,8 13,7 8,1	$0,6 \\ 0,6 \\ 0,2$	2,5 4,4 2,5	1,4 0 2,4*	
Длина лицевой части черепа, мм	13,5 5,10	0,6 0,24	4,4 4,7	13,8 5,14	0,5 0,25	3,6 4,9	2,1* 0,9	
промежутка, мм	3,90	0,17	4,4	3,86	0,16	4,1	1,4	
хвоста	43,6 15,8 12,8 22,4	4,5 1,0 0,9 1,5	10,3 6,3 7,0 6,7	46,3 15,7 13,2 22,4	5,2 1,1 1,1 1,3	11,2 7,0 8,3 5,8	2,9** 0,7 2,8** 0	

Таблица 7

### Морфологические показатели перезимовавших рыжих полевок Иремельского горного массива в год минимума (1978) и максимума (1979) численности

	Мини	мум (п=	=46)	Макс	имум (п	=70)	
Показатель	М	Ø	C <sub>v</sub> , %	М	σ	C <sub>v</sub> . %	t
Масса тела, г Длина, мм	24,7	7,0	28,3	29,1	4,4	15,1	3,8**
тела	103,7	5,6	5,4	109,5	3,7	3,4	6,2**
хвоста	50,9	$^{3,2}$	$\begin{bmatrix} 6,3 \end{bmatrix}$	47,2	$^{4,2}$	8,9	5,4**
_ ступни	16,9	0,8	4,7	16,8	0,7	4,2	0,7
Высота уха, мм	13,7	0,9	6,6	13,8	1,1	8,0	0,5
Қондилобазальная дли-							
на черепа, мм	23,7	0,7	3,0	23,7	0,6	2,5	0
Скуловая ширина, мм .	13,7	0,6	4,4	13,7	0,6	4,4	0
Высота черепа, мм	8,1	0,2	2,5	8,0	0,2	2,5	2,8**
Длина лицевой части			i			<u> </u>	
_ черепа, мм	13,5	0,6	4,4	13,7	0,5	3,6	1,9
Длина зубного ряда, мм	5,0	0,23	4,6	5,2	0,22	4,2	4,7**
Ширина межглазничного	j j		1				
промежутка, мм	3,8	0,18	4,7	3,9	0,14	3,6	3,3**
Индекс, %			1				·
хвоста	49,2	3,6	7,3	42,1	3,6	8,6	10,4**
ступни	16,2	1,2	7,4	15,5	0,8	5,2	3,4**
уха	13,3	1,0	7,5	12,8	1,0	7,8	2,6**
черепа	23,5	0,8	3,4	21,7	1,2	5,5	9,8**

минимума и максимума численности (табл. 7) установлено, что шесть признаков из одиннадцати показали их достоверное изменение. Как и у красной полевки, масса и размеры тела зверьков на фазе максимума были существенно больше, чем на фазе минимума. Кондилобазальная же длина черепа, скуловая ширина и длина лицевой части не изменились, в то время как высота черепа даже уменьшилась, а длина зубного ряда и ширина межглазничного промежутка несколько возросли на фазе максимума. Морфотип полевок на фазе минимума в целом существенно отличался от такового на фазе максимума. В последнем случае полевки характеризовались относительно более укороченными хвостом, ступней, ухом. Зверьки на фазе максимума, судя по относительной длине черепа, отличались от зверьков на фазе минимума большей скоростью ростовых процессов.

Таким образом, в горах Южного Урала у красной и рыжей полевок признаки северного морфотипа проявляются даже сильнее, чем у самых северных популяций этих видов, и следовательно, существующий в центральных частях ареалов резерв внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости превышает необходимый уровень ее реализации в рамках всего существующего ареала каждого вида. Это возможно считать преадаптацией к условиям, более суровым, чем на крайнем севере нынешних ареалов. Можно предполагать и наличие у них тканевых преадаптаций к дальнейшей экспансии рода на север и еще выше в горы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бердюгин К. И. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. C. 64—67.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к

горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1962. Вып. 29. С. 23—44.

Большаков В. Н., Шварц С. С. Новый подвид красной полевки // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск,

C. 63—64.

Россолимо О. Л. О внутривидовой изменчивости красной полевки // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 3. С. 443-452.

### РОССИЙСКАЯ АКАЛЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1992

#### ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

Н. Г. ЕВДОКИМОВ, В. П. ПОЗМОГОВА

## ГОРНЫЕ И РАВНИННЫЕ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (ЮЖНЫЙ УРАЛ И ЗАУРАЛЬЕ)

#### **МАТЕРИАЛ И МЕТОЛИКА**

Исследования проводили в 1974—1976 и 1980—1988 гг. в горной части Южного Урала и равнинной — Зауралья (за исключением Кустанайской области). Выборки животных взяты из десяти различных районов Урала, и в дальнейшем мы будем называть их популяциями: из горной части — 1) кувандыкская (окрестности пос. Кашкук Кувандыкского района Оренбургской области), 2) юлдыбаевская (окрестности деревни Юлдыбаево Зилаирского района БАССР), 3) байрамгуловская (окрестности д. Байрамгулово Уйского района БАССР), 4) баймакская (окрестности д. Саксей Баймакского района БАССР), 5) учалинская (окрестности д. Поляковка Учалинского района Челябинской области); из равнинной части — 6) наурзумская (Наурзумский заповедник Кустанайской области КазССР), 7) притобольская (окрестности с. Звериноголовское Притобольского района Куртанской области), 8) куртамышская (окрестности Ключики Куртамышского района Курганской области), каргапольская (окрестности пос. Каргаполье Курганской области), 10) шадринская (окрестности д. Сибирки Шадринского района Курганской области).

Всех животных отлавливали до 1981 г. руками (Новиков, 1953), а в дальнейшем — модернизированными нами ловушками конструкции Б. А. Голова (1954). Для анализа полученных данных использовали также материалы сборов из других районов Урала и данные по многолетним наблюдениям за мечеными животными (в Кунашакском районе Челябинской области в 1981— 1983 гг. и в Кетовском и Куртамышском районах Курганской области в 1984—1988 гг.). Всего собрано около 2000 экз. кол-

лекционного материала и помечено более 400 зверьков.

В работе дается характеристика популяций обыкновенной слепушонки из горной и равнинной частей Южного Урала и Зауралья по изменчивости окраски, морфологическим и морфофизиологическим показателям, размножению, возрастной структуре и соотношению полов, количественному составу семей, а также данные по динамике численности, миграциям и демо-

графическому составу.

Морфологическая и морфофизиологическая характеристики сравниваемых популяций основаны на однородном материале (самцы и самки взрослых и сеголеток), собранном, хотя и в разные годы, но в одно время — в августе. Определение возраста слепушонки производили по развитию корней первого нижнекоренного зуба  $(M_1)$ .

#### **OKPACKA**

По окраске меха слепушонка относится к одному из немногих видов млекопитающих нашей фауны, имеющих определенную географическую изменчивость по этому признаку.

В пределах Уральского региона четко выражена непрерывная изменчивость слепущенки по окраске (от светло-бурой до абсолютно черной). Каждая популяция обладает своей характерной для нее сбалансированностью полиморфных типов. Изменение частот этих типов (морф) в сторону увеличения меланистов (черной морфы) идет по географической трансекте в направлении с юга на север (табл. 1). Стопроцентный меланизм слепушонки отмечается на северо-западной границе ареала (Евдокимов, Позмогова, 1984).

На географическую изменчивость окраски слепушонки накладывается и биотопическая, поэтому в более северных популяциях горной части Южного Урала с большим разнообразием рельефа наблюдаются большие цветовые вариации, чем в популяциях равнинной части Зауралья (см. табл. 1).

В 1984 г. в пойме р. Юргамыш (возле д. Галаево Кетовского района Курганской области) нами был начат эксперимент по изучению хронографической изменчивости полиморфного по окраске поселения слепушонки для выявления адаптационного полиморфизма. В июне этого года поселение слепушонки (39 животных из девяти семей) было представлено следующей частотой морф, %: зверьки бурой окраски — 56,4, черной — 25,5, переходной (чепрачной) — 18,0. При повторном отлове и мечении в августе того же года (42 животных из тех же семей) бурые составляли 50,0, черные — 32,5 и чепрачные — 17,5 %, причем четыре семьи состояли только из бурых зверьков, одна — из черных, одна — из бурых и чепрачных и одна — из черных и чепрачных.

В мае 1985 г. от прощлогодних 42 слепушонок осталось только девять (суровая зима 1984/85 гг. и высокий весенний паводок 1985 г.). Полностью погибли три семьи: из одних черных животных, из черных и чепрачных и из одних бурых; в оставшихся пяти семьях число членов, переживших зиму и часть

Таблица 1 Окрасочный полиморфизм обыкновенной слепушонки, % цветовых морф

Горные	Горные популяции				Равнинные	популя	ции		
Название популяции	Бурая	Пере- ход- ная	Чер- ная	n	Название популяции	Бурая	Пере- ход- ная	Чер- ная	n
Кувандыкская . Юлдыбаевская . Баймакская . Байрамгулов- ская Учалинская	100,0 100,0 84,0 77,8 29,7	3,2 18,5 56,3	12,8 3,7 14,0	276 48 125 54 64	Наурзумская Притобольская . Куртамышская . Каргапольская . Шадринская	100,0 88,2 42,2 16,2 54,7	 11,8 16,9 	- 40,9 83,8 45,3	84 51 379 74 86

Таблица 2 Хронологическая изменчивость окраски слепушонки, %

	Время отловов										
Цветовая морфа	VIII 1983 r.	V 1985 r.	VIII 1985 r.	IV 1986 r.	VIII 1986 r.	V 1987 F.	VIII 1987 r.	IV 1988 r.	VIII 1988 r.		
Черная Бурая Чепрачная Кол-во живот- ных	54,0 30,0 16,0 50	53,6 39,3 7,1 28	44,6 42,9 12,5	45,3 37,7 17,0 53	34,9 43,9 21,2	32,8 50,1 17,1 61	32,3 46,1 21,6	32,5 60,0 7,5 40	32,6 46,5 20,9 43		

Таблица 3 Сезонная динамика соотношений количественного состава семей слепушонки, %

	Γop	оные попу	ляции	Равнинные популяции			
Состав семей	IV-V	VI-VII	VIII—IX	IV—V	VI—VII	VIII—IX	
От 2 до 3 членов	45,0 55,0 — — 20	24,4 51,2 24,4 — 41	61,9 38,1 ————————————————————————————————————	42,4 57,6 — 33	34,5 37,9 24,1 3,5 29	17,2 58,6 20,7 3,5 29	

Таблица 4 Сезонная динамика численности слепушонки (поселение меченых животных Кунашакского района Челябинской области)

_	1981 r.				1982 г.				1983 г.		
Показатель	IV	VI	VIII	х	IV	v	v <b>11</b> 1	х	IV	VI	IX
Абсолютная численность Кол-во семей Относительная числен-	61 10	56 10	76 10	70 10	54 9	48 9		75 9	65 9	73 10	92 10
ность ,	6,1	5,6	7,6	7,0	6,0	5,3	9,1	8,3	7,2	7,3	9,2

весны, составляло от одного до трех, причем все оставшиеся в живых были бурого цвета. Вновь было помечено шесть слепушонок (мигрантов) также бурого цвета.

В апреле 1986 г. частота цветовых морф была представлена следующим образом: бурая — 86,1, черная — 5,6, чепрачная — 8,3 % (36 животных); к августу (численность за счет появления молодняка возросла до 63 особей) частота морф осталась на прежнем уровне (88,9; 3,2; 7,9 %).

Весной 1987 г. паводок был еще выше, чем в 1985 г., все поселение затопило; из 63 прошлогодних слепушонок осталось

только две (бурого цвета).

В мае 1985 г. для контроля мы начали отлов и мечение слепушонки на втором экспериментальном участке (незатопляемые покосные угодья среди березово-осиновых колков) в 25 км к югу от первого участка (в Куртамышском районе Курганской области). Соотношение цветовых морф в этом поселении весной было почти таким же, как в 1983 г. (одноразовый отлов в августе), но уже с августа 1985 г., а затем и в течение последующих лет в соотношении черной и бурой морф произошли значительные изменения (табл. 2).

Сезонные изменения генетической структуры полиморфных популяций отмечали многие авторы (Гершензон, 1945; Шварц, 1959; Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966; и др.), но такие изменения происходят как по сезонам, так и по годам - «хронографическая изменчивость» (Шварц, 1963). Н. В. Тимофеев-Ресовский (1964) по этому поводу писал: «Необходимой основой любой формы полиморфизма является длительное состояние динамического отборного равновесия между двумя или несколькими генотипами. Такое равновесие в свою очередь всегда основано на разном и конкурирующем давлении отбора трех существующих в популяциях мутантных форм одного и того же гена или хромосомы (гетерозигота и две разные гомозиготы) или же конкурентных и разнонаправленных давлениях отбора двух или нескольких разных генотипов (из общей гетерогенной массы индивидов популяции) в различных (в пространстве или во времени) микроусловиях, наличествующих в пределах территории, занятой популяцией» (цит. по: Шварц, 1980, с. 169).

Наблюдение за мечеными животными показало, что соотношение цветовых морф определяется как генетическим наследованием, так и модификационным отбором. У слепушонки, ведущей подземный образ жизни, клинальная изменчивость окраски связана не с маскирующей функцией, а с возможным плейотропным влиянием генов на поведенческие и физиологические свойства животных (Мошкин и др., 1988).

По-видимому, каждая полиморфная по окраске популяция слепушонки имеет свой характерный диапазон частот цветовых морф и, вероятно, какую-то цикличность, связанную с природными процессами.

# КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ СЕМЕЙ И ЧИСЛЕННОСТЬ СЛЕПУШОНКИ

То, что слепушонка живет семьями, показано давно и многими исследователями (Кириков, 1952; Шубин, 1961; Зубко, Остряков, 1961; Соколов, 1977; и др.), но детальным изучением семей почти никто не занимался. Наши исследования экологии слепушонки Уральского региона основаны только на посемейном отлове животных (одноразовые — с забоем животных и многоразовые — с мечением и дальнейшим наблюдением за ними). Посемейные выловы, исключающие избирательность отлова, позволяют более точно определять численность, возрастной состав, соотношение полов и другие популяционные параметры.

В оптимальных условиях поселения слепушонки состоят из отдельных изолированных семей, большинство которых при отсутствии интенсивного антропогенного и стихийного воздействия могут обитать на данной территории годами (с естественной сменой поколений). Многолетние наблюдения за мечеными слепушонками показали, что в поселении каждая семья занимает определенную часть территории из года в год (прокладывая новые кормовые ходы, слепушонка зарывает старые, но через годдва вновь их использует). Образование новых (молодых) семей происходит в основном на периферии поселения или изредка «почкованием» от старых семей.

Количество членов семей колеблется от двух до 17 в зависимости от возраста семьи и сезона года. Весной (апрель-май) значительную часть популяции составляют семьи, состоящие из двух-трех членов (табл. 3),— это в основном молодые семьи (самец и самка или одна самка и два самца); к осени доля таких семей значительно уменьшается (равнинные популяции) или таких семей вообще нет (горные популяции). Летом и к началу зимовки основой популяций слепушонки являются семьи с числом членов от четырех до 14 (см. табл. 3), число семей с количеством членов более 14 незначительно.

Срок жизни слепушонки по сравнению с другими мелкими наземными грызунами довольно продолжителен (отдельные особи живут до 4 лет), поэтому каждая семья представлена различными возрастными группами в зависимости от возраста семьи, оттока и притока мигрантов, смертности и прочих факторов.

Сравнительный анализ динамики количественного состава семей горных и равнинных популяций обыкновенной слепушонки не выявил особых различий в весенне-летний (IV—VII) период, но обращает на себя внимание факт отсутствия в горных популяциях в августе-сентябре семей с количеством членов от двух до трех. Объясняется это, по-видимому, тем, что в равнинных популяциях часть новых (молодых) семей формируется перед зимовкой (за счет летних миграций слепушонки, которые

мы наблюдали в Кунашакском районе Челябинской области в поселении с мечеными животными, см. далее табл. 11), а в горных популяциях формирование новых семей происходит только после зимовки сеголеток (за счет весенних миграций).

Максимума численность слепушонки достигает к концу лета — началу осени, минимума — в весенние месяцы (табл. 4). С поздней осени до ранней весны (с октября по март), до начала расселения молодых перезимовавших животных, численность остается почти на одном уровне (при благоприятных условиях).

Общая численность поселения (колонии) слепушонки определяется суммой численности каждой семьи, но количество семей в разных поселениях может быть различным (также различное количество семей может быть и в разных выборках при одноразовых отловах), поэтому для сравнительной характеристики их численности может служить среднее количество слепушонок в одной семье (общее количество животных в данной выборке, деленное на количество семей). Такая относительная численность объективно отражает все изменения численности слепушонки как в отдельных поселениях (см. табл. 4), так и в общем в популяциях (табл. 5).

На основе этой методики мы рассчитали многолетнюю сезонную динамику численности обыкновенной слепушонки Зауралья (материалом послужили восьмилетние стационарные наблюдения за поселениями меченых животных в Челябинской и Курганской областях и одноразовые отловы в различных районах указанных областей). Небольшой срок наблюдений не позволяет еще делать окончательные выводы, но тенденция четырехлетних циклов в какой-то мере намечается: подъем численности с 1980 по 1983 г., затем в 1984 г.— спад, снова подъем до 1987 г. и спад в 1988 г.

#### ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

Популяции слепушонки имеют довольно своеобразную возрастную структуру по причине продолжительной жизни животных и замедленного созревания молодняка (после зимовки): 1 группа животных — возраст 3 года и старше, 2—2 года и старше, 3—1 год и старше и 4— сеголетки. Каждая группа в свою очередь состоит из ранневесенней и поздневесенней (или раннелетней) генераций. Процентное соотношение таких возрастных групп (от весны до осени) на примере меченого населения поселений слепушонки из Челябинской и Курганской областей в годы пика численности дано в табл. 6.

В данной работе мы ограничились разделением коллекционного материала (немеченых животных) на две группы: сеголеток (4 группа) и взрослых (1—3 группы вместе). На основе этих групп и проводится сравнительный анализ возрастной

Таблица 5 Сезонная динамика численности слепушонки разных популяций

_	1	Горные		Ра <b>в</b> нинные			
Показатель	IV-V	vi–vii	VIII—IX	IV-V	VI—VII	VIII—I X	
Абсолютная численность	86	258	183	148	183	212	
Кол-во семей	20	6,3	21 8,7	33 4,5	29 6,3	29 7,3	

Таблица 6

## Возрастная структура поселений слепушонки, %

IV	1		
	IX	v	VIII
16,9	6,5	8,8	5,9
23,1	14,1	17,5	11,8
49,2	17,4	50,9	23,5
10,8	62,0	22,8	58,8
65	92	57	. 68
	23,1 49,2 10,8	23,1 14,1 49,2 17,4 10,8 62,0	23,1     14,1     17,5       49,2     17,4     50,9       10,8     62,0     22,8

Таблица 7

## Сравнительная динамика возрастного состава и соотношения полов горных и равнинных популяций слепушонки

		-	•		•		•		
		Возраст	ной сост	гав					
Время отлова	Взрос-	n	Сего- летки	n	Взрос- лые	n	Сеголетки	n	Bce
		I	орнь	іе по	пуляі	ции			
IVV	81,7	76	18,3	17	56,6	43	47,1	8	54,8
VI—VII	37,3	132	62,7	222	56,8	75	60,8	135	59,3
VIII—IX	28,1	34	71,9	87	64,7	22	54,0	47	57,0
Всего	-	242	_	326	57,9	140	58,3	190	58,1
		Рa	внині	ные п	опул	яции			
IV—V	85,4	339	14,6	58	64,9	220	50,0	29	62,7
VI—VII	51,0	232	49,0	223	65,5	152	56,5	126	61,1
VIII—IX	40,9	262	59,1	378	66,8	175	51,1	193	57,5
Всего	-	833	_	659	65,7	547	52,8	348	60.0

структуры и соотношения полов горных и равнинных популяций обыкновенной слепушонки Уральского региона (табл. 7).

Горные популяции слепушонки характеризуются в среднем меньшей долей взрослых животных (28,1 %) и соответственно большей — сеголеток (71,9 %) по сравнению с равнинными (40,9 и 59,1 %).

Как уже отмечалось, в популяциях слепушонки Уральского региона наблюдается общее преобладание самцов (Евдокимов, Позмогова, 1983, 1984, 1986); это явление имеет место как в горных (58,1%), так и в равнинных популяциях (60,0%), но все они характеризуются различным соотношением полов среди взрослых животных и сеголеток (см. табл. 7).

На равнине доля самцов среди взрослых слепушонок заметно больше, чем в горах (t=2,2), а среди сеголеток несколько меньше (t=1,6); если в горных популяциях общее количество взрослых самцов и самок-сеголеток одинаково (57,9 и 58,3%), то в равнинных популяциях преобладание самцов наблюдается в группе взрослых животных (65,7 против 52,8%, t=5,0).

#### **РАЗМНОЖЕНИЕ**

Размножение у слепушонки в исследованных районах начинается ранней весной (в конце апреля-начале мая уже ловятся сеголетки (см. табл. 6, 7), а у ряда самок отмечается вторая беременность). Заканчивается размножение в июне (последняя беременная самка была отловлена 23 июня). О снижении половой активности в летнее время говорит и резкое снижение массы семенников слепушонки как в горных, так и в равнинных популяциях (табл. 8).

В каждой семье в размножении участвует только одна взрослая самка. Молодые самки приступают к размножению на следующую весну после отселения, поэтому приносят детенышей позже взрослых самок (остающихся в семьях и спаривающихся в конце февраля-начале марта) и всего один выводок (табл. 9).

17—25 апреля 1983 г. в Челябинской области (Кунашакский район) нами были отловлены четыре сформированные пары (семьи) слепушонки. Из четырех самок только у одной были эмбрионы (пять штук, средняя масса одного эмбриона 70 мг), у двух — набухшие матки. У самца в паре с беременной самкой масса семенника 54 мг, у самцов в парах с самками на первой стадии беременности — 52 и 44 мг, а у самца с яловой самкой — 28 мг. Вероятно, задержка зачатия у последней самки произошла из-за неполовозрелости самца.

По данным мечения, самки, мигрировавшие из других семей или оставшиеся в семье, приступают к размножению только после гибели «матки», поэтому могут оставаться некоторое время (год или более) яловыми. Яловость самок бывает также при запоз-

_ ].	Горн	ые популяци	и	Равния	иные популя	ции
Время отлова	Лимиты	$M\pm m$	n	Лимиты	M±m	n
Апрель Май Июнь Июль Август	70—30 53—13 50—8 30—10	$\begin{array}{c c} 51 \pm 2 \\ 33 \pm 2 \\ 23 \pm 1 \\ 19 \pm 1 \end{array}$	28 36 69 64	78—28 70—30 55—10 50—8 25—5	51±3 50±1 31±1 21±2 17+1	20 64 48 36 58

Динамика массы семенника взрослых самцов, мг

далом формировании пар (на периферии поселений постоянно встречаются животные-одиночки).

Рассмотрим плодовитость самок различных возрастных групп и вклад этих групп в прирост населения слепушонки в период подъема численности (табл. 9).

Самки 1978 г. рождения (1—4), в 1981 г. представляли самую старшую возрастную группу (I), в размножении участвовали все четыре самки, две принесли по два выводка и две — по одному; к 1982 г. все вымерли.

Самки 1979 г. рождения (5—7), в 1981 г. представляли II возрастную группу, в размножении из трех самок участвовали две (по одному выводку); в 1982 г.— I группу, последний сезон размножения, участвовали все самки, но два выводка принесла только одна самка (7); к 1983 г. вымерли.

Самки 1980 г. рождения (8—10), в 1981 г. представляли III возрастную группу и в первый сезон размножения принесли по одному выводку (за исключением самки 8), в 1982 г.— II группа, вступила в размножение самка 8 (один выводок), второй сезон участвуют в размножении самка 9 (один выводок) и самка 10 (два выводка); в 1983 — I группа, последний сезон размножения, все самки приносят по два выводка.

Самки 1981 г. рождения (11—14), в 1981 г. относились к IV возрастной группе (сеголеток) и, естественно, не участвовали в размножении; в 1982 г. перешли в III группу и принесли по одному выводку (за исключением самки 14); в 1983 г. представляли II группу и принесли по два выводка (за исключением самки 14).

Самки 1982 г. рождения (15—17), в 1982 г. представляли IV группу (сеголеток), в размножении не участвовали; в 1983 г. перешли в III группу и принесли по одному выводку. Таким образом, самки как молодые (11—13, 15—17), так и более старших возрастов (5, 8, 14) в первый сезон размножения приносят один выводок, во второй и третий — один-два (в зависимости от фазы численности и благоприятных условий).

Каждый год в размножении участвуют самки различных

### Взаимосвязь плодовитости самок с возрастом и вклад возрастных групп самок в общий прирост населения слепушонки (Кунашакский район Челябинской области)

Возрастная группа самок (по годам	Номер	Кол-во детеныи групп н	цей в выводке и вк в общий прирост н	лад возрастных аселения
рождения)		1981 г.	1982 г.	1983 г.
1978	1 2 3 4	3 5 4; 3 5; 4 24 (52,2)*		
1979	5 6 7	4 -5 9 (21,4)*	4 5 5; 4 18 (39,1)*	
1980	8 9 10	5 -4 -9 (21,4)*	4 5 4; 3 16 (34,8)*	4; 3 5; 4 5; 4 25 (37,3)*
1981	11 <sup>1</sup> 12 13 14	  	3 4 5 — 12 (26,1)*	6; 5 5; 4 4; 3 5 32 (47,8)*
1982	15 16 17		  	3 3 4 10 (14,9)*
Общий прирост насе- ления		42 (100,0)	46 (100,0)	67 (100,0)

<sup>\*</sup> Вклад каждой группы: кол-во детенышей и доля (в схобках) в процентах.

возрастных групп (за исключением сеголеток), вклад которых в прирост населения слепушонки определяется различными авторегуляторными механизмами. Так, с увеличением численности населения уменьшается вклад І возрастной группы (с 52,2 % в 1981 г. до 37,3 % в 1983 г.) и увеличивается вклад ІІ возрастной группы (с 21,4 до 47,8 %), т.е. на разных фазах численно-

сти существенную роль в пополнении населения слепушонки играют определенные возрастные группы. Младшая (III) группа вносит на первых порах как будто бы небольшой вклад в прирост населения, но с каждым годом он увеличивается (группы 1979, 1980 и 1981 гг. рождения).

Слепушонка приносит от одного до шести детенышей в одном выводке (см. табл. 9, 10). Сравнительный анализ средней величины выводка слепушонки из горных и равнинных популяций не выявил существенных различий (см. табл. 10).

### СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ СОСТАВ НАСЕЛЕНИЯ СЛЕПУШОНКИ

Массовых перемещений слепушонки мы не наблюдали, отмечались лишь сезонные миграции (расселения). При расселении животные передвигаются по поверхности земли в ночное время (в Оренбургской области расселявшиеся весной слепушонки пспадали в конуса только в ночное время, тогда же появлялись и новые их норы на участках мечения в Челябинской и Курганской областях). Приспособленность органов зрения слепушонки к сумеречному свету (Соколова, 1961) также подтверждает это. Мечение показало, что при расселении внутри поселения слепушонка перемещается на расстояние от 60 до 350 м. Кроме меченых животных, в поселении встречались зверьки из соседних поселений, расстояние до которых составляло 400—500 м.

Наблюдая трехлетнюю динамику демографического состава населения слепушонки из Кунашакского района Челябинской области (табл. 11), всех меченых животных объединили в четыре группы (1978—1980, 1981, 1982 и 1983 гг. рождения). Каждую группу в свою очередь составляют: оседлые животные (1), мигрировавшие внутри поселения (2), мигрировавшие в поселение с соседних территорий (3), мигрировавшие из поселения молодые животные и погибшие старые особи из числа оседлых (4).

Мечение показало, что мигрирует слепушонка в основном на втором году жизни (после зимовки). Расселение начинается ранней весной (см. табл. 11). В это время года мигрирует большая часть животных. Так, в апреле — мае 1982 г. мигрировало животных 1981 г. рождения 47,5 %, с июня по октябрь — 12,5 % (всего — 60,0 %), в апреле — июне 1983 г. мигрировало животных 1982 г. рождения 69,8 %, с июля по сентябрь — 11,6 % (всего — 81,4 %).

Зверьки, оставшиеся в семье (поселении), ведут оседлый образ жизни до самой смерти (пример — животные 1978—1980 гг. рождения, см. табл. 11), с 1982 г. происходит постепенное отмирание этой возрастной группы).

На основании полученных экспериментальных данных мы

Таблица 10 Величина выводка слепушонки горных и равнинных популяций

	Горнь	ие популяц	ии			нинные по ляции	пу-
Название популяции	Лими- ты	M±m	n	Название популяции	Ли- ми- ты-	M±m	n
Кувандыкская Юлдыбаевская Баймакская Байрамгуловская	2—6 3—5 2—6 2—5 2—6	3,9+0,2 4,0+0,4 3,8+0,2 4,0+0,4 4,1+0,3	5 20 5	Наурзумская Притобольская . Куртамышская . Каргапольская . Шадринская	1—6 2—5	3,3+0,1 4,2+0,3 4,1+0,2 3,4+0,4 3,6+0,3	23
Среднее	2—6	3,9-\-0,1		Среднее	1-6		66

Таблица 11 Динамика демографического состава (в абсолютных цифрах) населения слепушонки (данные по колонии меченых животных Кунашакского района Челябинской области)

Год рожде-	Демогра- фическая		19	81 r.,			19	82 г.			1983 г.	
кин	группа	īv	VI	VIII	x	IV	v	VIII	Х	IV	VI	1X
1978— 1980	1 2 3 4	49 2 1 6	31 5 3 22	30 1 3 8	29 - 1 5	24 — — 6	21 - - 3	14 — 7	13 — 1	11 - 2	8 - - 3	$\frac{6}{2}$
1981	1 2 3 4	3  	17 — —	42 - -	40 - - 2	22 5 3 13	21 2 2 6	21 - 1 2	19 — — 3	15 1 — 5	13 - - 3	13 — —
1982	1 2 3 4						$\begin{vmatrix} 2 \\ - \\ - \end{vmatrix}$	46 — —	43 — — 3	20 5 7 18	18 1 2 12	16 — — 5
1983	1 2 3 4									7 — —	31 — 8	57 — 2
Bcero	1 2 3 4	52 2 1 6	48 5 3 22	72 1 3 8	69 - 1 7	46 5 3 19	44 2 2 9	81 - 1 9	75 — — 7	53 6 7 25	70 1 2 26	92  4

Годовая динамика демографического состава населения слепушонки, %

Демографическая группа	1981 r.	1982 г.	1983 г.
Оседлые взрослые	22,1 35,4 16,8 19,5 4,4 1,8	24,6 35,3 13,9 22,1 1,6 2,5	21,9 35,6 9,4 25,0 1,2 6,9
Кол-во всех животных	113	122	160

приводим годовую (обобщенную) динамику демографического состава населения слепушонки (табл. 12). В течение года оседлые животные (взрослые и сеголетки) составляют в среднем 58,2% от всего населения колонии (поселения), доля эмигрантов (уходящих из колонии) — 22,5, иммигрантов (приходящих из соседних поселений) — 2,3, животных-трансмигрантов (приходящих на непродолжительное время в поселение, а затем уходящих совсем) — 4,1%, гибнет каждый год в среднем 12,9% особей (взрослой оседлой части населения).

Несмотря на рост численности населения колонии с 1981 по 1983 г. (113—122—160 особей), соотношение оседлых сеголеток остается на одном уровне (35,4; 35,3; 35,6%). Обратно пропорциональная зависимость наблюдается между долей погибших особей и эмигрантов, а общая сумма двух этих групп животных почти равна доле оседлых сеголеток. Обратно пропорциональная зависимость отмечается и в соотношении иммигрантов и трансмигрантов, но их общая доля обратно пропорциональна доле взрослых оседлых животных. С ростом численности поселения (популяции) растет доля эмигрантов и трансмигрантов, а доля погибших (смертность) оседлых взрослых животных и иммигрантов уменьшается (см. табл. 12).

### КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В данной работе мы не касаемся спорных вопросов систематики слепушонки (полевка, хомяк, полевкозубый хомяк?), а придерживаемся систематики С. И. Огнева (1950) и слепушонку Уральского региона относим к подвиду Ellobius talpinus tal-

pinus, хотя по окраске меха она очень варьирует (см. табл. 1); последнее объясняется географической изменчивостью. В равной степени такой географической изменчивости подвержены и отдельные краниологические показатели слепушонки горных и равнинных популяций (с продвижением с юга на север, и наоборот).

В табл. 13 приводятся средние величины следующих черепных показателей: наибольшая длина черепа (НДЧ), общая длина черепа (ОДЧ), скуловая ширина черепа (СШЧ), длина верхнего ряда зубов (ВРЗ), межглазничная ширина (МШ), высота черепа (ВЧ), ширина черепа в области барабанных камер (ШЧ)

и их индексы по отношению к общей длине черепа.

При анализе краниологических показателей слепушонки (взрослые самцы и самки) горных и равнинных популяций (табл. 13) прослеживается некоторая взаимосвязь между изменчивостью краниологических показателей и долей меланистов (см. табл. 1).

В горных популяциях, где выше доля меланистов, отмечаются и более крупные размеры черепа. Так, в баймакской популяции встречается 12,8 % меланистов (длина черепа составляет в среднем 31,05 мм), в байрамгуловской происходит снижение доли меланистов — 3,7 % (длина черепа — 30,36 мм), в учалинской вновь повышается участие черной морфы — 14,0 % (длина черепа — 31,01 мм). Такая же зависимость наблюдается в показателях относительной длины черепа, абсолютной скуловой ширины черепа и длины верхнего зубного ряда (см. табл. 13).

В равнинных популяциях с продвижением с юга на север, как и в горных, происходит увеличение размеров черепа, но такой четкой взаимосвязи с долей меланистов, как в горных популяциях, не наблюдается (см. табл. 1, 13).

Не проявились географические закономерности и взаимосвязь с меланизмом и по морфофизиологическим показателям (табл. 14), которые в каждой горной и равнинной популяциях имеют характерные особенности.

Во всех популяциях наблюдается половой диморфизм слепушонки по краниологическим и морфофизиологическим показателям, таким как наибольшая длина черепа, скуловая ширина, высота и ширина черепа, масса и длина тела, а соответственно упитанность (отношение массы к длине тела), масса сердца, почки и печени (см. табл. 13, 14). Более достоверные различия наблюдаются между взрослыми самцами и самками, но проявляются они и в более раннем возрасте у самцов и самок сеголеток (табл. 15).

Некоторые различия между средними суммарными показателями слепушонки горных и равнинных популяций отмечаются по размерам черепа (длине, высоте и ширине) и длине зубного ряда, по абсолютной и относительной массе сердца.

# Краниологические показатели обыкновенной слепушонки горных и равнинных популяций

		Горн	Горные популяции (взрослые самцы)	ые самцы)	
Показатель	К увандыкская (n=48)	Юлдыбаенская (n=11)	Баймакская (п=34)	Баймакская ( $n{=}34$ ) $   ext{Байрамгуловская }(n{=}13)    ext{ Учалинская }(n{=}14)$	Учалинская (n=14)
НДЧ ОДЧ Индекс ОДЧ СШЧ ВРЗ МШ ВЧ Индекс ВЧ Индекс ШЧ	30,38±0,11 26,58±0,09 0,538±0,002 20,600±0,09 6,55±0,04 5,28±0,04 9,64±0,05 13,83±0,06 0,520±0,002	30,52±0,15 26,67±0,22 0,230±0,001 20,65±0,17 6,67±0,08 5,59±0,06 9,75±0,06 0,366±0,003 14,19±0,17 0,532±0,004	31,05±0,10 27,23±0,08 0,239±0,001 20,81±0,07 6,79±0,03 5,35±0,02 9,60±0,05 14,20=0,05 14,20=0,05 0,521±0,005	30,36±0,15 26,03±0,12 0,234±0,002 20,54±0,05 6,51±0,03 5,35±0,06 9,66±0,07 0,363±0,002 13,98±0,002 0,525±0,002	31,01±0,24 27,17±0,17 0,243±0,001 20,97±0,13 6,73±0,07 5,26±0,08 9,72±0,08 0,358±0,002 14,13±0,14 0,520±0,002
		Равии	Равинные популяции (взреслые самцы)	слые самцы)	
Показатель	Наурзумская (n=11)	Притобольская (n=9)	Куртамышская $(n=9)$	Каргапольская (n=6)	Шадрипская (n=14)
НДЧ ОДЧ Индекс ОДЧ СШЧ ВРЗ МШ ВЧ Индекс ВЧ Индекс ШЧ	29,44±0,26 26,13±0,24 0,233±0,002 18,97±0,18 6,687±0,05 5,39±0,05 9,36±0,06 0,358±0,00 13,61±0,16 0,521±0,003	30,32±0,18 26,81±0,17 0,236±0,002 21,13±0,17 6,84±0,08 5,40±0,08 9,28±0,10 0,346±0,003 14,34±0,09 0,535±0,003	30,25±0,34 26,99±0,32 0,237±0,002 20,15±0,20 6,76±0,08 5,28±0,03 9,23±0,09 0,342±0,04 14,12±0,20 0,523±0,05	30,51±0,13 26,69±0,10 0,248±0,002 20,32±0,08 6,99±0,06 5,64±0,05 9,29±0,03 0,348±0,001 13,72±0,08 0,514±0,002	30,91±0,16 27,08±0,12 0,242±0,002 20,422±0,00 6,82±0,07 5,28±0,05 9,95±0,09 0,367±0,003 14,27±0,006 0,527±0,006

		Горны	Горные популяции (взреслые самки)	е самки)	
Показатель	Кувандықская (n=44)	Юлдыбаевская (n=7)	Баймакская (п=20)	Байрамгуловская (n=5)	Учалинская (п=11)
НДЧ ОДЧ Индекс ОДЧ СШЧ ВРЗ МШ ВЧ Индекс ВЧ Индекс ШЧ	30,69+0,12 26,68±0,09 0,230+0,002 20,90+0,009 6,60+0,04 5,30+0,04 9,78+0,05 14,25+0,06 0,534+0,002	31,0+0,29 27,21+0,30 0,230+0,002 21,15+0,17 6,76+0,10 5,41+0,10 9,91+0,08 0,364+0,003 14,61+0,15 0,537+0,004	31,35+0,21 27,38+0,13 0,236+0,001 21,07+0,13 6,86+0,07 5,30+0,11 9,65+0,08 0,352+0,002 14,38+0,09 0,525+0,002	30.25+0,28 27,54+0,41 0,228+0,002 20,73+0,27 6,42+0,06 5,32+0,20 9,60+0,18 0,362+0,007 14,07+0,23 0,530+0,003	31,26+0,19 27,23+0,18 0,236+0,002 21,27+0,19 6,73+0,09 5,26+0,04 9,81+0,09 0,360+0,003 14,32+0,12 0,526+0,003
		Равнин	Равнинные популяции (взрослые самки)	лые самки)	
Показатель	Наурзумская (n=5)	Притобольская (n=5)	К уртамышская (n=6)	Каргапольская (л=6)	Шадринская (n=9)
НДЧ ОДЧ Индекс ОДЧ СШЧ ВРЗ МШ ВЧ Индекс ВЧ ШНЧ	29,99±0,37 26,81±0,21 0,233±0,003 20,51±0,18 6,62±0,10 5,33±0,05 9,59±0,17 0,358±0,004 14,01±0,17 0,523±0,004	30,74±0,17 27,04±0,21 0,228±0,003 21,73±0,09 6,86±0,10 5,34±0,02 9,41±0,04 0,349±0,004 14,45±0,07 0,534±0,006	30,69±0,19 27,20±0,31 0,235±0,002 21,03±0,10 6,75±0,07 5,18±0,06 9,38±0,08 0,345±0,005 14,08±0,13 0,518±0,005	$31,0\pm0,27$ $26,89\pm0,11$ $0.247\pm0,004$ $20,97\pm0,15$ $6,69\pm0,04$ $5,73\pm0,05$ $9,48\pm0,16$ $0.353\pm0,005$ $13,88\pm0,15$ $0.516\pm0,004$	31,02±0,13 27,41±0,13 0,424±0,002 21,35±0,15 6,81±0,07 5,18±0,04 9,89±0,11 0,361±0,003 14,42±0,10 0,526±0,004

Морфофизиологические показатели обыкновенной слепушонки горных и равнинных популяций

		Горн	Горные популяции (взрослые самцы)	ые самцы)	
Показатель	Кувандыкская (n=47)	Юлдыбаенская ( <i>n=</i> :11)	Баймакская (п=34)	Баймакская $(n=34)$ $   ext{Байрамгуловская} \; (n=13)    ext{Учалинская} \; (n=14)$	<b>У</b> чалинская ( <i>n</i> =14)
Масса тела, г Длина тела, мм Упитанность Масса сердца, г Индекс сердца, % Масса почки, г Масса печени, г Индекс печени, г	45,47+0,63 113,60+0,66 0,400+0,003 0,246+0,008 5,41+0,17 0,227+0,004 4,99+0,13 3,008+0,060 66,15+1,20	49,54+1,33 115,90+1,14 0,427+0,007 0,298+0,010 6,01+0,12 0,252+0,004 5,09+0,14 3,800+0,198 76,71+3,12	47,91+0,42 113,70+0,53 0,421+0,003 0,267+0,004 5,57+0,10 0,216+0,004 4,51+0,09 2,775+0,053 57,92+0,81	45,18+0,77 114,0+0,83 0,396+0,005 0,24+0,006 5,40+0,09 0,193+0,005 4,27+0,06 2,722+0,085 60,25+1,69	45,54+1,03 111,80+0,79 0,407+0,007 0,266+0,009 5,84+0,20 0,213+0,009 4,68+0,08 2,960+0,148 65,0+2,34
		Равни	Равнинные популяции (взрослые самцы)	лые самцы)	
Показатель	Наурзумская (п=32)	Притобольская (n=9)	Куртамышская ( <i>n</i> =9)	Каргапольская (n=20)	Шадринская (n=14)
Масса тела, г Длина тела, мм Упитанность Масса сердца, г Индекс сердца, % Масса почки, г Индекс печени, г Индекс печени, г	44,25+0,84 112,50+0,64 0,330+0,007 0,231+0,006 5,22+0,07 0,210+0,006 4,75+0,15 3,012+0,102 68,07+1,48	49,73+1,12 113,80+0,90 0,437+0,016 0,229+0,007 4,60+0,07 0,225+0,006 4,52+0,13 2,555+0,083 51,38+1,11	46,73+1,70 113,90+1,70 0,410+0,012 0,258+0,016 5,52+0,19 0,231+0,012 4,94±0,17 3,480+0,389 74,47+5,93	47,30+0,46 116,30+0,72 0,426+0,003 0,266+0,005 5,60+0,11 0,220+0,007 4,65+0,15 3,064+0,069 64,78+1,05	47,70+0,88 111,90+0,63 0,426+0,007 0,261+0,009 5,47+0,10 0,211+0,007 4,42+0,14 3,103+0,082 65,05+1,35

		Горн	Горные популяции (взрослые самки)	ме самки)	
Показатель	Кувандыкская (n=39)	Юлдыбаевская ( <i>n</i> =7)	Баймакская (n=20)	Байрамгуловская (n=5)	Vчалинская ( $n$ =11)
Масса тела, г Длина тела, мм Упитанность. Масса сердца, г Индекс сердца, % Масса почки, г Индекс почки, г Индекс печени, г Индекс печени, г	51,59+0,77 115,81+1,19 0,445+0,005 0,254+0,007 4,92+0,12 0,201+0,007 5,01+0,14 3,376+0,078 65,44+1,93	52,88+1,29 118,40+1,27 0,447+0,009 0,300+0,008 5,67+0,14 0,323+0,015 6,11+0,22 4,094+0,395 77,42+6,59	53,17+1,11 115,90+0,66 0,459+0,009 0,297+008 5,59+0,12 0,256+0,006 4,81+9,12 3,202+0,083 60,22+1,78	47,10+2,50 116,40+1,92 0,405+0,016 0,258+0,011 5,48+0,18 0,234+0,019 4,97+0,22 3,162+0,238 67,13+2,48	51,75+1,39 115,40+1,20 0,448+0,008 0,294+0,011 5,68+0,14 0,264+0,012 5,10+0,13 3,614+0,157 69,84+1,28
		Равни	Равнинные популяции (взрослые самки)	лые самки)	
Показатель	Наурзумская (n=18)	Притобольская (n=5)	Куртамышская (n=6)	Каргапэльская (п=6)	Шадрипская (n=9)
Масса тела, г Длина тела, мм Упитанность Масса сердца, % Индекс сердца, % Масса почки, г Индекс почки, % Масса печени, г	46,85+0,81 113,70+1,23 0,412+0,006 0,246+0,005 5,25+0,11 0,23+0,11 3,359+0,179 71,70+1,78	57,44+2,02 119,0+1,15 0,483+0,017 0,280+0,012 4,87+0,11 0,314+0,017 5,47+0,21 3,662+0,290 63,75+2,92	49,40+1,13 115,80+1,60 0,426+0,010 0,265+0,010 5,36+0,29 0,265+0,019 5,36+0,29 3,837+0,433 77,67±9,09	49,72+2,40 114,0+1,77 0,436+9,017 0,258+0,003 5,198+0,20 0,225+0,011 4,52+0,18 3,145+9,209 63,25+4,44	51,76+1,27 114,20+1,24 0,453+0,010 0,254+0,005 4,91+0,12 0,229+0,008 4,42+0,14 3,490+0,185 67,43+4,08

Обобщенные данные по краниологии обыкновенной слепушонки горных и равнинных популяций

L				
Показатель	Гориме г	Горные популяции	Равнинные популяции	популяции
НДЧ	Вэрослые самцы 30,66±0,13	Взрослые самки 30,91±0,21	Взрослые самцы 30,26±0,28	Взрослые самки 30,69±0.20
ОДЧ Инлекс ОЛЧ.	$26,86\pm0.13$	27,0±0,16	$26.74 \pm 0.18$	$27,07\pm0,12$
ьшо	20,71±0,08	$0.232\pm0.002$ $21.02\pm0.10$	$0.239 \pm 0.003$ $20.69 \pm 0.34$	$0.237\pm0.004$
BP3	$6,65 \pm 0,05$	$6,67 \pm 0,08$	$6,74\pm0,04$	$6.74 \pm 0.05$
WIII	5,36±0,06	$5,32\pm0,03$	5,38±0,07	$5,35\pm0,11$
B4	$9,67\pm0,03$	$9,75\pm0,06$	$9,42\pm0,14$	$9.55 \pm 0.10$
индекс ВЧ	$0.360\pm0.003$	$0,361\pm0,003$	$0,352\pm0,005$	$0.353 \pm 0.003$
ь БШ	$14,07\pm0,07$	$14,33\pm0,07$	$14,01\pm0,13$	$14,17\pm0,11$
Индекс ШЧ	$0.524\pm0.002$	$0.531\pm0.002$	$0.524\pm0.004$	$0,524\pm 0,004$
пшп	Самцы сеголетки	Самки сеголетки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
חקא	29,29±0,17	$29,56\pm0,11$	$29,44\pm0,35$	$29,64\pm0,31$
044	$25.97 \pm 0.19$	$26.12\pm0.17$	$26,16\pm0,23$	$26,40\pm0,22$
индекс ОДЧ	$0.237 \pm 0.002$	$0,238 \pm 0,002$	$0,240\pm 0,002$	$0,241\pm0,001$
CILIA	$19,90\pm0,08$	$19,98\pm0,06$	$20,12\pm0,34$	$20,20 \pm 0,38$
БРЗ	$6,62\pm0,09$	$6.61 \pm 0.09$	6,68±0,08	$6,66\pm0,07$
WIII	$5,48\pm0,04$	$5,43\pm0,03$	$5,40\pm0,07$	$5,42\pm0.05$
B4 	$9,62\pm0,05$	$9,63\pm0,06$	$9,30\pm0,12$	$9,34\pm0,11$
индекс ВЧ	$0.370 \pm 0.003$	$0,369\pm0,004$	$0.356\pm0.004$	$0.354 \pm 0.004$
,	$13.84 \pm 0.11$	$13,90\pm0,09$	$13.81\pm0.16$	$13,94\pm0,18$
индекс шч	0,533±0,001	$0,532\pm0,003$	$0.528\pm0.004$	$0,528\pm0,003$

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голов Б. А. Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, вып. 5. С. 95—96. Гершензон С. М. Сезонные изменения частоты встречаемости черных хомяков // Докл. АН СССР. 1945. Т. 18, № 19. С. 709—712.

Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1983. C. 376—377.

Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Сев. Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Сверд-

ловск, 1984. С. 103—112. Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Экология обыкновенной слепушонки Южного Урала // Четвертый съезд Всесоюзного териологического

общества. Тез. докл. M., 1986. T. 1. C. 200—201.

Зубко Я. П., Остряков С. И. О размножении слепушонки (Ellobius talpinus Pallas) на юге Украины // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 10. C. 1577—1579.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов юж-

ной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.

Мошкин М. П., Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Стресс-реактивность красочных фенотипов обыкновенной слепушонки // Экология популяции: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1988. Ч. 1. С. 130—132.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позво-

ночных. М.: Сов. наука, 1953. 502 с.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. VII (Грызуны). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.

Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1977.

Соколова З. А. Строение глаза слепушонки обыкновенной (Ellobius

talpinus Pallas) // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 2. С. 269—274.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О полиморфизме // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тез. докл. Свердловск, 1964. С. 134—135. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. Об адаптацион-

ном полиморфизме в популяциях Adalia bipunctata // Проблемы кибернетики.

М., 1966. Вып. 16. С. 137—146.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Свердловск, 1959. 130 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 11). Ш в а р ц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы

ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 417—433.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука,

1980. 278 c.

Шубин И. Г. Об экологии слепушонки в Центральном Казахстане // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 10. С. 1543—1551.

### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

Ю. А. ҚУЗЬМИНЫХ, В. В. ШИРЯЕВ

## ЭКОЛОГИЯ И ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОНДАТРЫ НА УРАЛЕ

Ондатра была завезена на Урал 52 года назад и стала одним из важнейших промысловых видов. Работ по экологии и вопросам хозяйственного использования этого грызуна немного. Большая их часть касается вопросов роста его численности. Исследований, относящихся к периоду спада и депрессии численности акклиматизанта, мало.

Цель нашей статьи — выяснение особенностей экологии ондатры в таежной и лесостепной зонах Уральского региона и выявление путей рационального использования ее запасов. Материалы собраны в 1963—1987 гг. в Курганской, Свердловской, Тюменской, Пермской и Челябинской областях. Основные районы работ — таежное и лесостепное Зауралье. При исследованиях использовали общепринятые методики (Новиков, 1953; Шварц и др., 1968).

Первый выпуск ондатры на Урале состоялся в 1930 г., когда партия из 78 зверьков была завезена в таежную северо-восточную часть Свердловской области (Гаринский и Таборинский районы). В южной, лесостепной части расселение ондатры началось в 1936 г. выпуском на территории будущей Курганской области 68 зверьков в пруд Шух вблизи г. Кургана.

В таежных районах с их развитой гидрографической сетью и отсутствием ярко выраженных преград между водоемами формирование ареала ондатры происходило сравнительно быстро. Уже через год после выпуска в Свердловской области ондатру наблюдали примерно на расстоянии 70 км (Лавров, 1957). По данным В. В. Васильева (1947), после выпуска на р. Сосьве (1932 г.) ондатр через год видели уже на расстоянии 120—150 км от места выпуска, а через два года — 350 км. Зимой 1934/35 гг., т.е. через 2,5 года, ондатра была добыта в 150 км (по прямой) от места выпуска (650 км водным путем).

В лесостепных районах, где гидрографическая сеть развита значительно слабее, расселение шло иначе. Если ондатра, выпущенная в пойменные водоемы и вблизи них, переселялась по

рекам с такой же скоростью, как и в таежных районах, то освоение ею озерных угодий, преобладающих здесь и расположенных на разном удалении от рек, происходило более замедленными темпами. Акклиматизанту приходилось преодолевать расстояния между водоемами преимущественно сухопутным путем. Если в таежной зоне ондатру могли вынуждать к миграциям два фактора — популяционное давление и паводки, — то в лесостепной зоне действовал преимущественно первый фактор, который через несколько лет после выпуска достигал максимального значения.

В таежных районах, где расселение шло со скоростью 70—100 км в год, формирование ареала ондатры закончилось к середине 50-х гг.; в лесостепи, где ондатра расселялась со скоростью 7—10 км в год, заселение районов закончилось в первой половине 60-х гг.

После пика численности в 1958 г. начались ее периодические колебания, сменившиеся в 60-х гг. длительной депрессией численности зверька, а затем новым подъемом в начале 70-х гг. К концу 70-х гг. ресурсы вида вновь резко сократились. В настоящее время численность ондатры повсеместно, за редкими исключениями, низкая.

В сезоне 1987/88 г. ресурсы ондатры в областях Урала определялись следующими цифрами: Пермская область — 10 тыс. экз., Курганская — 150, Свердловская — 80, Тюменская — 200, Челябинская — 60, а в целом по региону — 500 тыс. экз.

На долю местообитаний ондатры водно-болотных угодий приходится 10,6 % площади региона. Наиболее богато ондатровыми угодьями Зауралье. В таежном Зауралье нами выделены следующие типы угодий: бессточные озера, проточные озера, включающие два подтипа (туманы и сточные озера), пойменные водоемы, также включающие два подтипа (долгопоемные и краткопоемные), крупные реки, малые реки (с подтипами речки и протоки), травяные болота и янги. Для лесостепного Зауралья мы приняли классификацию Г. К. Корсакова и А. А. Смиренского (1956) с добавлением типа малых озер, среди которых различаются заросшие и незаросшие. Лучшими угодьями ондатры в таежной зоне являются краткопоемные озера и старицы, речки, протоки и болота-янги, в лесостепной — бордюрные и внутрисплавинные озера, займища и малые заросшие озера. Остальные категории угодий относятся к средним или плохим.

Некоторые исследователи (Павлинин, Шварц, 1961) объясняют общее снижение численности ондатры закономерностями акклиматизационного процесса, ссылаясь на историю акклиматизации других животных. Последующие подъемы численности уже не достигают уровня первоначального пика (Элтон, 1960). Это явление получило название «экологического взрыва». Биологический смысл его заключается в скорейшем захвате видом жизненного пространства. Вспышка происходит за счет реализа-

ции потенциальной плодовитости и участия в размножении всех половозрелых особей.

В то же время изменения численности ондатры, носящие более или менее длительный характер, объясняются не только закономерностями акклиматизации. Рост заготовок и численности ондатры в 70-х и 80-х гг. показал, что резервы акклиматизанта не исчерпаны. Ондатра не потеряла своего хозяйственного значения, как это вытекает из выводов Ч. Элтона. Следовательно, на фоне закономерностей акклиматизационного процесса действовали определенные факторы, вызвавшие депрессию численности зверька.

Ондатре как виду свойственно резкое количественное изменение поголовья по годам. Причины этих колебаний различны: усыхание и промерзание водоемов, образование наледей, наводнения, инфекционные заболевания и т. д. (Абрамов, 1963; Ларин, 1965; Корсаков, 1965; Максимов, 1966; Федосенко, 1970; Сергеев, 1971; Чесноков, 1971; и др.), а также подрыв кормовой базы (Насимович, 1966). Степень воздействия различных факторов в разные годы неодинакова и зависит от особенностей местообитаний ондатры.

Установлено, что многолетние изменения численности вида в СССР обусловлены гидрорежимом водоемов (Лавров, 1957; Альтшуль, 1962, 1965; Корсаков, 1974; и др.). В таежной зоне, где ондатра живет преимущественно на реках и в пойменных водоемах, уровень воды в них резко изменяется и в отдельные годы повышается на 6-9 м по сравнению с меженью. При этом заливается значительная часть стаций ондатры. В поисках новых мест обитания она разбредается, гибнет, происходит задержка с появлением первых выводков. Примеры тому многочисленны. Так, в 1948 г. наблюдался сильный разлив р. Туры, который продолжался 2,5 мес. Обследование, проведенное сотрудниками Уральского отделения ВНИИОЗ на оз. Осиновом, показало, что все хатки ондатры на нем нежилые. В 1950 г. по Ивдельскому району численность ондатры в связи с сильным паводком на р. Лозьве сократилась. Если в 1949 г. было добыто 19,5 тыс. ондатр, то в 1950 г. — лишь 3,5 тыс.

Весьма неблагоприятный фактор — промерзание ондатровых угодий. Гибель ондатры в Гаринском районе отмечалась в холодную малоснежную зиму 1937/38 г. В 1944 г., по сообщениям охотников, на многих водоемах района ондатра в результате промерзания водоемов погибла полностью. Такие же явления отмечались в 1963/64, 1968/69 гг. Осенью 1968 г., проводя учет ондатры в окрестностях с. Шанталь (Гаринский район) на пяти озерах и р. Малый Пелым, мы насчитали 36 семей ондат-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Логинов В. В. Результаты акклиматизации ондатры в Гаринском районе Свердловской области: Рукопись. Фонд Уральского отделения ВНИИОЗ. Свердловск, 1939.

ры. Учет, проведенный летом 1969 г. после необычайно холодной зимы, показал, что поголовье ондатры на этих водоемах снизилось в 6 раз и 80—90 % жилищ ондатры на таежных водоемах оказались промороженными.

Озера лесостепи имеют значительные амплитуды годового и многолетнего колебаний уровня воды, так как в основном это водоемы атмосферного питания. Подъем воды на них бывает весной и не превышает 1 м, после чего в течение лета происходит падение уровня в связи с испарением. К началу ледостава под влиянием осенних дождей обычно вновь наблюдается некоторый подъем воды. Зимний уровень озер устойчив. Как показали наши наблюдения, ондатра хорошо приспособилась к сезонным колебаниям уровня озер, если они не носят катастрофического характера. Там, где уровень водоема относительно постоянен, т.е. подвержен небольшим колебаниям, численность зверька при прочих равных условиях остается довольно стабильной. Типичным примером такого водоема является оз. Узун-Куль в Челябинской области, которое, в отличие от большинства других озер лесостепной зоны, не претерпело заметных изменений в глубинах и площади акватории, что объясняется своеобразным характером его питания (наличие ключей). Наблюдая это озеро в 1957, 1966, 1967 и 1968 гг., мы определяли численность ондатры на нем в 80—100 семей.

Наряду с сезонными колебаниями уровня воды в лесостепных районах наблюдаются усыхание и пересыхание отдельных групп водоемов, имеющие место в годы с минимальным количеством осадков, высокими температурами и суховеями в весеннелетнее время. В такие годы в связи с выходом из строя части ондатровых водоемов численность зверька резко снижается.

Иное значение имеют многолетние колебания гидрорежима. Известно, что гидрорежим лесостепных озер подвержен изменчивости во времени, которая носит циклический характер (Шнитников, 1950, 1965). В 1914 и 1915 гг. наблюдался подъем уровня лесостепных озер, затем спад. Наиболее резкое снижение уровней произошло в начале 20-х гг. Озера Буташ и Мыркай (Челябинская область) в это время почти полностью высыхали. По рассказу охотника С. Д. Кузнецова, оз. Кирды, ныне имеющее площадь 330 га, к 1919 г. высохло настолько, что жители были вынуждены сделать на одном из участков его бывшей акватории колодец и брать оттуда воду. В 1920—1928 гг. уровень озер повышался. Новое усыхание происходило во второй половине 30-х гг. Отдельные водоемы полностью пересыхали, и на них косили сено. В периоды максимальной увлажненности и высокого уровня воды на озерах численность ондатры достигает максимальных величин, в периоды усыхания падает до минимального уровня, в нормальные по увлажненности годы держится на среднем уровне.

Ярким примером деградации ондатрового водоема, проис-

шедшей в результате усыхания, является эволюция оз. Мелкие Донки — одного из крупнейших водоемов Курганской области, где добывалось до 14 тыс. ондатр. Условия обитания ондатры на озере в связи с его пересыханием настолько ухудшились, что водоем стал непромысловым. Осенью 1969 г. на нем обитало всего восемь семей ондатры.

Второе важное проявление гидрорежима, оказывающее отрицательное влияние на поголовье лесостепной ондатры,— промерзание водоемов. В малоснежные зимы оно еще более усиливается, а в годы с низким уровнем воды носит катастрофический характер. После рекордной по своей суровости зимы 1968/69 г. на многих лесостепных водоемах ондатра вообще перестала встречаться.

Ряд исследователей объясняют снижение численности ондатры уничтожением ею кормовой базы. А. А. Слудский (1934) наблюдал массовое уничтожение ондатрой волной растительности на озерах и в низовьях р. Елогуй. Это отмечал также В. Н. Скалон (1949), проводнвший исследования в таежном Зауралье. В работах Н. П. Лаврова (1946, 1957) приводится ряд сообщений об отрицательном воздействии ондатры на водную растительность, главным образом в угодьях Крайнего Севера. Об уничтожении ондатрой водной растительности на водоемах Севера сообщали и другие исследователи (Данилов, 1947; Семенов, 1950; Янушевич, Сибелин, 1937; и др.). Б. А. Ларин (1965) писал, что случаи почти полного выедания ондатрой водной растительности отмечаются в неблагоприятные годы даже в южных районах страны. По данным Л. И. Красовского (1962), на озерах Барабинской лесостепи ондатра, будучи здесь многочисленной, сильно повреждает заросли тростника на плесах, а местами и узколистного рогоза. А. А. Насимович (1966) пришел к выводу, что там, где численность ондатр относительно велика, а запасы их опромышляются слабо, зверьки нередко подрывают кормовую базу. Охотник М. И. Печенев из Гаринского района видел на р. Тальтии весной 1945 г. несколько сотен мертвых ондатр. Зверьки, по его мнению, погибли из-за того, что съели всю кормовую растительность.

В 1963 г. мы проводили исследования на оз. Нижнем в Гаринском районе, одном из первых мест выпуска ондатры, и сравнили состояние ее кормовой базы в этом и 1935 г., накануне выпуска. Оз. Нижнее занимало тогда площадь около 900 га. На середине глубина достигала в межень 3 м, а у берегов 0,7—1,0 м. Сезонные колебания уровня воды не превышали 30—40 см. Озеро было довольно богато полуводной и водной растительностью. Здесь росли камыш озерный (много), тростник обыкновенный, осоки, рогоз широколистный, хвощи и кубышка (много и средне). Флора озера была богато представлена на северном и южном берегах, бедно — на западном берегу и почти отсутствовала на восточном. Вся кормовая площадь, доступная для

ондатры летом, определялась в 200—230 га, а зимой в 110—115 га <sup>2</sup>. Заросли имели форму общей гряды без перерыва шириной до 100—120 м или гряды с перерывами, идущей полосой 15—20 м, соединяющейся с береговой растительностью или тянущейся в виде отдельных островков и островов, удаленных от берега на 200—250 м и друг от друга — на 10—20 м. В то время численность ондатры была определена в 109 семей.

Через 28 лет площадь тростников на озере сократилась, а камыши почти исчезли. Численность ондатры уже несколько лет держалась на сравнительно низком уровне и осенью 1963 г. была определена в 60 семей. По сравнению с 1935 г. озеро значительно обмелело. Наибольшая глубина его в межень не превышала 2,5 м. Речки Киверья, Осья, Рынта, Межозерная, оз. Русское и другие мелкие водоемы по количественному и качественному составу растительности никаких изменений по сравнению с 1935 г. не претерпели.

Исследователи, изучавшие экологию ондатры лесостепного Зауралья, придерживаются различных точек зрения на ее вытравливающую деятельность. Д. С. Цыганков (1949) не отмечает сколько-нибудь значительного отрицательного воздействия ондатры на растительность водоемов Курганской области. По мнению Г. А. Бабакова 3, на озерах Кадкуль и Тирикуль в Челябинской области после появления на них ондатры произошло значительное сокращение тростниковых зарослей. Выедание ондатрой тростника на водоемах Лебяжьевского района отмечали В. Г. Оленев и Л. Н. Добринский (1965). Б. И. Разумовский писал, что тростниковые заросли в водоемах изреживаются и гибнут в связи с массовым размножением ондатры. Гибель тростниковых зарослей, по его словам, прослежена на десятках тысяч гектаров в Тюменской, Курганской областях и в Северном Казахстане (Разумовский, 1968).

На нашем стационаре в Челябинской области, представляющем собой группу небольших мелководных озер, в 1965—1974 гг. уровень воды резко менялся. На одном из озер после периода усыхания произошло значительное улучшение гидрорежима, в результате чего наблюдался бурный рост численности ондатры. К 1972 г. заросли были практически уничтожены грызуном: площадь их сократилась с 2 до 0,3 га. В целом же на озерах стационара к 1974 г. площадь тростниковых зарослей по сравнению с 1965 г. увеличилась на 30 %, а численность ондатры возросла в 1,5 раза. Исследования, проведенные в 1972—1975 гг.

ловск, 1935.

<sup>3</sup> Бабаков Г. А. Отчет экспедиции по обследованию ондатровых водоемов Красноармейского района Челябинской области: Рукопись. Фонд Ураль-

ского отделения ВНИИОЗ. Свердловск, 1961.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Винницкий В. В., Цецевинский А. М. Предварительный отчет о работе по обследованию водоемов Гаринского района для выбора мест высадки ондатры: Рукопись. Фонд Уральского отделения ВНИИОЗ. Свердловск, 1935.

на займищном оз. Шахматово и займищно-сплавинном оз. Моховое, показали, что какого-либо ухудшения кормовой базы он-

датры в результате ее деятельности не произошло.

Таким образом, на водоемах, где население ондатры превышает так называемый «переносимый объем», она истребляет запасы растительных кормов, как это произошло на одном из озер стационара. В группе малых водоемов это явление не носит массового характера. На протяжении многих лет не отмечено сокращения кормовой базы на малых реках таежной зоны и на сплавинных озерах в лесостепных районах. Численность ондатры и запасы ее кормовых растений регулируются гидрорежимом: сокращение численности зверька в результате экстремальных паводков и засух, промерзания водоемов в дальнейшем, с улучшением гидрорежима, способствует восстановлению водной растительности.

Основными жилищами ондатры на водоемах Урала являются хатки и норы. Соотношение разных типов жилищ и их устройство варьируют в зависимости от географического расположения ондатровых угодий и их типов. В северной части региона ондатра обитает преимущественно в речных угодьях, где строительство хаток невозможно из-за отсутствия строительного материала, высоких паводков и промерзания мелководной прибрежной зоны, наиболее пригодной для сооружения жилищ. В то же время на большей части речных угодий имеются условия для рытья нор. Весной 1973 г. в Североуральском районе Свердловской области доля нор составляла 86 % (при общем количестве жилищ на участке 51). В целом по Свердловской области на долю нор приходится 60,6 %, хаток — 39,4 % от общего количества учтенных жилищ (n=2485). В Гаринском районе в 1963 г. норы составили 88 %, хатки -12 % (n=348), в 1968 г.— 82 и 18 % соответственно (n=215).

Наиболее пригодными для устройства нор являются берега, высота которых не превышает 2—3 м над урезом воды, а склон опускается под углом 30—45° и укреплен корнями наземных растений. На реках Малый Пелым, Лупта и др. в 1963 и 1968 гг. мы наблюдали норы, расположенные в несколько ярусов. Надводные выходы были плотно закупорены ветошью, травой и землей. Жилища имели две-три гнездовые камеры, расположенные на разных уровнях. По-видимому, в период подъема воды первоначальная гнездовая камера заливается, и зверьки устраивают выше другую, таким образом получается двух- и даже трехэтажная нора. Когда вода спадает, ондатра затыкает обнажившиеся выходные отверстия. Такие убежища встречены в высоких и крутых берегах.

Интересный вид убежища мы обнаружили на р. Реж весной 1975 г. Обнажившийся после спада воды выход из норы ондатра прикрыла сверху сучками, травой, листьями, в резуль-

тате чего получилась своеобразная нора-хатка.

Обычно норы ондатры имеют следующее устройство. Несколько подводных входов соединяются в один общий подземный ход, ведущий в гнездовую камеру. Из гнездовой камеры иногда бывает выход непосредственно в воду. Вскрытые нами на водоемах таежной зоны 12 нор не имели туннелей, упоминаемых в литературе (Околович, Корсаков, 1951). Возможно, появление туннелей связано с продолжительностью использования жилищ. Мы считаем, что туннели могут появляться у старых нор в результате длительного механического воздействия на надводную часть берега зверьков, посещающих нору или покидающих ее. Ондатра часто устраивает норы и на таежных озерах. На водоемах с прибрежной сплавиной она делает жилища-норы в сплавине, с выходом к гнезду, устраиваемому под корнями дерева или в большой кочке. Типом убежищ, не упоминаемых в литературе, являются ниши. Это прорываемые ондатрой на уровне воды углубления в береге диаметром 10—15 см и длиной 0,5—1,0 м, в которых грызун кормится и отдыхает. Устраиваются ниши неподалеку от семейных (гнездовых) нор и играют, по-видимому, ту же роль, что и кормовые норы.

На сплавинных берегах ондатра устраивает хатки. Такие жилища наблюдались на озерах Семеново, Зимнее, на Посольской и Кельинской янгах (болотах). Хатки сооружаются в 2—3 м от края сплавины и имеют небольшие размеры (диаметр у основания 1—2 м, высота в среднем около 1 м). В них имеется одна камера с гнездом и кормовой площадкой, т.е. одновременно они являются и семейными, и кормовыми.

Расположение жилищ в ондатровых угодьях таежной зоны приурочено к берегам водоемов (так называемое «линейное» распределение).

В лесостепных районах преобладают хатки. Это связано с обитанием ондатры преимущественно на озерах, где сравнительно мало условий для устройства нор. Осенью 1966 г. в Куртамышском промхозе хатки составили 95 % всех жилищ, норы — 5% (n=1350); в Макушинском промхозе было учтено 3726 хаток (98,4 % всех жилищ) и 248 нор (7,3 %). Весной 1973 г. в Каслинском районе Челябинской области хатки составили 92,2 % жилищ, норы — 7,8 %, а в целом по области — соответственно 89 и 11 %. Ондатра здесь строит хатки преимущественно из тростника, а также из других растений и растительной ветоши, скрепленных частицами ила, тогда как в таежной зоне основным строительным материалом служат осоки и хвощи. Хатки имеют более крупные размеры, чем на таежных водоемах. На озерах Малые Донки (1966 г.) и Селезян (1974 г.) диаметр хаток достигал 4 м, а высота — 1,8 м. Хатки имеют типичное устройство. У основания зверьки проделывают вертикальные проходы, которые ведут в расположенную выше уровня воды кормовую камеру. Отсюда один-два хода ведут в гнездовую камеру, находящуюся в нижней части жилища и выстланную сухой подстилкой. Аналогично устроены кормовые хатки, только они меньше и не имеют гнездовых камер.

Помимо хаток, характерным типом убежищ ондатры являются ледянки — круглые цилиндрические отверстия во льду, покрытые сверху обледеневшим куполом из растительных остатков и ила и служащие для отдыха. Мы выделили несколько типов ледянок. Ледянка первого типа имеет прорубь около 20 см в диаметре. Располагается обычно вблизи семейного жилища и служит, по-видимому, для возобновления запасов Судя по размеру отверстия, здесь одновременно могут быть несколько зверьков. У ледянки второго типа отверстие во льду меньше — в среднем 15 см в диаметре. На одном краю имеется небольшая площадка, где зверек может отдыхать. Третий тип ледянки вместо площадки по краю имеет сглаженную поверхность. Вероятно, такие убежища возникают из ледянок второго типа в результате интенсивного посещения их зверьками. В ледянках последних двух типов, предназначенных для одного зверька, ондатра может отдыхать длительное время. Расположены они в отдалении от жилья — семейной хатки или норы. Четвертый тип отличается от предыдущих тем, что отверстие во льду расположено не вертикально, а под углом примерно 30°.  ${f y}$ бежища этого типа обычно замыкают цепь ледянок, являясь конечным пунктом.

В зимние периоды 1969 и 1974 гг. на озерах Большой Коклан и Селезян было вскрыто шесть семейных хаток, имевших по две расположенные одна над другой гнездовые камеры. Верхняя изолирована от нижней ветошью, она была нежилой. Подобное устройство хаток связано с падением уровня воды в озерах в течение лета и осени. Весной хатки выглядели как обычно, имея одну гнездовую камеру. К началу зимы уровень воды в озерах упал на несколько сантиметров и ондатра перенесла гнездовую камеру ниже.

На некоторых лесостепных озерах с низкими затопляемыми берегами ондатра делает комбинированные жилища. Подобное жилище устраивается под корнями тростника и представляет собой нору диаметром 15—20 см и длиной до 20 м, которая заканчивается круглым гнездом под мягким слоем прибрежного торфа и небольшой копной-хаткой из тростника над ним.

Нередко отдельные типы жилищ являются едиными комплексами, каждый из которых принадлежит одной семье. Наиболее характерны они для типа малых озер. Недалеко от берега такого водоема, на акватории, обычно расположены одна, реже — несколько хаток, которые могут быть и семейными, и кормовыми. Напротив этих хаток по берегам озера располагаются норы, которые могут быть гнездовыми или кормовыми. Роль и значение этих убежищ могут меняться в зависимости от условий. Так, на одном из малых озер в 1966 г. при среднем уровне воды гнездовая камера располагалась на поло-

гом берегу, а кормовые норы — на противоположном возвышенном. К 1969 г. водоем почти высох, ондатра перешла жить в норы на другом берегу. Кормовая хатка в центре озерка была заброшена, осела и поросла травой. К 1971 г. с началом восстановления водоема ондатра вновь стала гнездиться на пологом берегу, освоив заброшенную и полуразрушенную нору. Хатка также была восстановлена на прежнем месте.

В отличие от водоемов таежной зоны, на лесостепных озерах жилища ондатры располагаются, как правило, по всей площади (диффузное распределение), что объясняется размещением кормовых растений и возможностями для устройства жилищ. Для заросших озер с крутыми берегами характерен третий тип расположения жилищ — смешанный. Ондатра на таких озерах живет в хатках по всему зеркалу водоема и в норах, устраиваемых в берегах.

Среди исследователей существуют различные мнения о приспособленности разных типов жилищ для ограждения ондатры от неблагоприятных факторов внешней среды. По данным А. А. Шило (1951), в течение зимы 1949/50 гг. у ондатры, которая обитала в норах, устроенных в гнездовых валах, не наблюдалось отхода потомства ни в одной ондатровой семье, тогда как в хатках отход составлял 22—37 %. Г. К. Корсаков (1965) утверждал, что переселение ондатры из хаток в норы благоприятно сказывается на ее состоянии, так как изолирует от источника инфекции — водяной крысы. У самок, обитавших в норах, среднее количество детенышей было больше, чем у зверьков, населяющих хатки. Н. П. Лавров (1957) считает, что при одинаково распространенном явлении промерзания водоемов смертность ондатры бывает выше в тех угодьях, где она живет преимущественно в норах.

Наши наблюдения в Челябинской области показали, что изменение уровня водоемов не только влияет на численность ондатры, но и меняет соотношение нор и хаток. Так, если в 1969 г. (максимальное усыхание) хатки на стационаре составляли 25 % всех жилищ, то в 1972 г. при нормальном обводнении их доля увеличилась до 67,5 %. Интересно, что даже в годы максимального усыхания ондатра на озерах продолжала жить, если в их ложе оставалось хоть немного воды. Зверьки проделывали в высохшем грунте норы к коренному берегу. При этом хатки забрасывались и не восстанавливались. Таким образом, при ухудшении условий обитания зверьки переходили на преимущественно норный образ жизни, и наоборот.

Главные кормовые растения ондатры на Урале — осоки, рогозы и тростник. В разных частях региона они отличаются порядком доминирования. Преобладающие виды в таежной зоне — осоки, хвощи, сусак зонтичный, тростник обыкновенный, кувшинковые, луговые растения, в лесостепной зоне — тростник, рогозы, тростянка овсяничная, хвощи, кувшинковые, осоки.

В тайге зарегистрировано 88 видов растений, поедаемых ондатрой, в лесостепи — 69. Видовой состав пищевых растений ондатры в таежной зоне разнообразнее, чем известный из литературных источников. Рыбу и другие животные корма ондатра ест в очень незначительном количестве. На кормовых столиках ондатры, населяющей водоемы лесостепной зоны, остатки рыбы встречены в 4,2 % случаев, моллюсков — в 2,0 %, остатки других животных — в 0,3 %. В таежной зоне встречи остатков рыбы составили 0,2 %, моллюсков — 0,7 %, остатков других животных не обнаружено. Среднее число видов корма, поедаемых ондатрой, к зиме уменьшается; в таежных угодьях оно бывает наибольшим весной, в лесостепных — летом. В таежной части региона ондатра делает в отдельные годы запасы кормов из стрелолиста, осоки и камыша лесного. В лесостепной зоне кладовых ондатры нами не обнаружено, за исключением одного случая. По-видимому, инстинкт запасания кормов, свойственный ондатре, не проявляется при определенных обстоятельствах.

Таежные реки и лесостепные озера освобождаются ото льда в одни и те же сроки, поэтому массовый гон ондатры начинается на всей территории региона почти одновременно — в конце апреля. Средняя дата появления первых выводков в таежных угодьях 23 мая, в лесостепных — 20 мая. На таежных и лесостепных водоемах, относящихся к одному и тому же классу ондатровых угодий, разница в сроках начала гона составляет 2—3 нед. Окончание сезона размножения происходит в зависимости от гидроклиматических условий в разные сроки. Для таежной зоны Западной Сибири И. П. Лаптев (1958) отмечает последние выводки в конце августа — начале сентября. В Кондо-Сосьвинском заповеднике сезон размножения продолжается 17—27 нед, подсосные самки встречаются до сентября. По сообщению В. В. Васильева (1947), самка со следами активной лактации была поймана 18 сентября. Нами 9 сентября 1969 г. на оз. Аятском была отловлена беременная самка с шестью эмбрионами в возрасте 8—10 суток. В конце сентября 1968 г. в бассейне р. Пелым мы отлавливали ондатрят массой тела 70—80 г. родившихся в середине сентября.

Для лесостепной зоны Д. С. Цыганков (1949) отмечал самую позднюю лактацию 3 октября 1938 г.; самая поздняя добыча беременной самки зафиксирована 4 сентября 1940 г. Г. К. Корсаков (1950) отлавливал беременных самок даже в октябре. По данным В. Ф. Сосина (1970), размножение ондатры в Курганской области прекращается в середине августа. По сообщению охоткорреспондента из Макушинского промхоза, беременная самка была отловлена 29 октября (1957 г.). На оз. Шахматово в 1973 г. нами была отловлена беременная самка с пятью эмбрионами 10 октября. Таким образом, последние пометы ондатры в таежной зоне отмечены в сентябре, в лесостепной — в октябре.

Продолжительность жизни ондатры на Урале характеризуется следующими данными. Из отловленных осенью 1968 г. в тайге 260 зверьков 84,3 % оказались сеголетками, 14,6 % были в возрасте 1+ и 1,1 % — в возрасте 2+. Из добытых в том же году 1023 лесостепных ондатр 75,9 % были сеголетками, 23,2 % — в возрасте 1+ и 0,9 % — в возрасте 2+. Исследования 9,7 тыс. черепов грызуна показали, что 82,3 % принадлежали особям в возрасте до года, 16 % — зверькам в возрасте 1+, 1,4 % — старым ондатрам в возрасте 2+.

Уральский регион — один из первых районов интродукции ондатры в СССР. В 1958 г. здесь добыто максимальное количество шкурок — 1253,4 тыс. В дальнейшем численность акклиматизанта пошла на спад. Минимальные заготовки оказались меньше максимальных в 260 раз (1970 г.). Несмотря на сокращение численности, ондатра не потеряла своего важного хозяйственного значения. В заготовках этот вид по-прежнему занимает одно из первых мест: в 1983—1986 гг. ежегодно заготав-

ливалось 134,3 тыс. шкурок этого ценного зверька.

Наши исследования свидетельствуют о том, что даже в районах, где ондатра добывается давно, ондатроводство ведется экстенсивным способом. При большом спросе на шкурки на многих водоемах ондатра промышляется недостаточно, даже несмотря на повсеместно развитый незаконный ее промысел. В первую очередь это касается рек и отдаленных водоемов в таежной части региона, малых и сплавинных озер и рек в лесостепной части. Уровень заготовок ондатры значительно ниже возможного. Так, за 7 лет (1971—1977) в Свердловской области заготовки составили 18 % от суммарной численности, в Курганской — 52~%, в Челябинской — 23~%. При норме изъятия 70% в 1981— 1985 гг. государству поступало по Тюменской области — 28,6 %, Курганской — 28,6 %, Свердловской — 22,9 %, Пермской — 21,4%, Челябинской — 23,8% шкурок от нормативно возможного уровня. Однако следует иметь в виду, что значительная часть ондатры поступает на черный рынок. Так, в Курганской области, по нашим данным, туда попадает около 40 % шкурок ондатры. Таким образом, фактический объем изъятия этого вида значительно выше определенного нами по заготовкам. Вблизи населенных пунктов, на легкодоступных водоемах, где часто отсутствует надлежащий контроль, происходит переопромышление запасов зверька.

На состояние популяций ондатры в районах Урала большое влияние оказывает хозяйственная деятельность человека. Мероприятия по улучшению условий обитания зверька в районе наиболее развитого ондатроводства, каким считается Курганская область, дали положительный эффект. Выяснилось, что после проведения тех или иных устроительных работ численность зверька и выход его шкурок с единицы площади увеличивались. Наиболее эффективными оказались простейшие биотехнические

работы: прокосы в зарослях тростника и искусственные основания для хаток в лесостепной зоне, устройство искусственных водоемов в таежной части. Улучшение условий обитания зверька в Курганской области (1946—1975 гг.) могло дать дополнительно около 2 млн шкурок ондатры. Поскольку в целом учет эффективности таких работ не велся, установить его можно лишь предположительно. При существующих масштабах работ, которые, на наш взгляд, явно недостаточны, невозможно повысить или даже стабилизировать численность зверька.

Недопромысел, а особенно его крайняя форма — полное отсутствие промысла в связи с запретом — не способствуют увеличению численности грызуна. Эксперимент, проведенный нами, показал, что в условиях отсутствия промысла состояние популяции ондатры ухудшилось: увеличения ее запасов не произошло, популяция «старела», плодовитость ее оказалась ниже, чем на соседнем интенсивно опромышляемом озере.

К недопромыслу приводят нерациональные сроки начала промысла. В частности, из-за позднего его начала в Челябинской области теряется не менее 1/3 шкурковой продукции. В связи с этим многолетние запреты добычи ондатры мы считаем необоснованными и вредными для ондатроводства. По-видимому, даже при самых благоприятных условиях численность ондатры не достигнет уровня «акклиматизационного взрыва» конца 40-х начала 50-х гг. К началу 90-х гг. мы ожидаем увеличения ресурсов вида в связи с улучшением гидроклиматических условий. При условии сокращения сферы черного рынка заготовки ондатры уже в ближайшие годы могут быть увеличены в 1,5—2 раза. Биологические нормы изъятия позволяют увеличить заготовки в несколько раз.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов В. К. Ондатра в Приморском крае // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1963. Вып. 1. С. 113—1,18.

Альтшуль М. П. Экология и хозяйственное использование ондатры на Северо-Западе СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1962. 20 с.

Альтшуль М. П. Состояние запасов ондатры в северо-западных районах европейской части СССР и их рациональное использование // Вопросы охотничьего хозяйства и звероводства. М., 1965. С. 161—166.

Васильев В. В. Ондатра. М.: Заготиздат, 1947. 88 с. Данилов Д. Н. Бонитировка ондатровых угодий. М.: Заготиздат, 1947.

Дмитриев Б. А. Динамика численности и структура популяций ондатры в дельте р. Селенги // Изв. Иркут. СХИ. 1970. Вып. 26. Т. 3. С. 33-47. И в а н т е р Э. В. Материалы по размножению ондатры Карельской популяции // Уч. зап. Петрозавод. ун-та. 1966. Т. 14, № 3. С. 109—116.

Корсаков Г. К., Смиренский А. А. Зарастающие водоемы и их

использование для ондатроводства. М.: Заготиздат, 1956. 136 с.

Корсаков Г. К. Зависимость развития тростниковых зарослей от условий обитания в лесостепи Западной Сибири и Северного Казахстана// Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 127—128.

Корсаков Г. К. Динамика населения ондатры в СССР и причины ее обуславливающие // Первый Международный териологический конгресс. М., 1974. T. 1. C. 293—294.

Корсаков Г. К. Промысел и его влияние на поголовье ондатры в Курганской лесостепи // Тр. ВНИО. 1950. Вып. 9. С. 21—35.
Красовский Л. И. Суточная потребность ондатры в естественных нормах // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 10. С. 1529—1535.

Лавров Н. П. Половой цикл и плодовитость ондатры в бассейне сред-

него течения Сыр-Дарьи // Тр. ВНИО. 1950. Вып. 9. С. 47.

Лавров Н. П. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М.: Заготиздат, 1946. 28 с.

Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Изд. Центросою-

за, 1957. 530 с.

Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск, 1958. 268 c.

Ларин Б. А. Состояние запасов ондатры Прибалхашья и принципы их хозяйственного использования // Ондатроводство и нутриеводство в Казахстане и Средней Азии. Алма-Ата, 1965. С. 84-98.

Максимов А. А., Абашкин С. А. Влияние гидрологического режима озер на развитие эпизоотий в популяциях ондатры // Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР // Тр. БИ СО АН СССР. 1966. Вып. 28. С. 146—148.

Насимович А. А. Экологические последствия включения нового вида в материковые биоценозы (ондатра в Евразии) // Зоол. журн. 1966. Т. 45, № 11. C. 1593—1598.

Новиков Г. А. Методика изучения питания // Полевые исследования

по экологии наземных позвоночных. М., 1953. С. 502.

Околович А. К., Корсаков Г. К. Ондатра. М.: Заготиздат, 1951.

Оленев В. Г., Добринский Л. Н. О снижении численности ондатры на водоемах Лебяжьевского ондатрового промыслового хозяйства Курганской области // Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 150—153.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. Перспективное планирование акклиматизационных мероприятий. Свердловск, 1961. 36 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 24).

Разумовский Б. И. Особенности экологии популяций ондатры в раз-

ных частях ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1968. Семенов Б. Т. Акклиматизация ондатры в Архангельской области и

Коми АССР // Тр. ВНИО. 1950. Вып. 9. С. 3—20.

Сергеев В. Е. Гидрологический режим как регулятор численности ондатры в пойме р. Оби // Пути повышения эффективности охотничьего хоондатры в полме р. Сол. (19—21. Зяйства. Иркутск, 1971. С. 19—21. Скалон В. Н. О роли ондатры в таежных биоценозах Сибири // Охрана-природы. 1949. Сб. 8. С. 27—29.

Слудский А. А. Ондатра в Восточно-Сибирском крае // Охотник и ры-

бак Сибири. 1934. № 3. С. 14—19.

Сослин В. Ф. Внутрипопуляционная экологическая дифференциация ондатры, лесостепного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1970.

Федосеенко А. К. Влияние подъема воды на условия обитания и численность ондатры на озере Зайсан // Охота, пушнина, дичь. Киров, 1970. Вып. 30. С. 24—32.

Цыганков Д. С. Экология ондатры лесостепного Зауралья: Дис.

... канд. биол. наук. Тбилиси, 1949. 250 с.

Чесноков Н. И. Влияние паводка на популяцию ондатры в пойме

Нижней Оби // Экология. 1971. № 5. С. 71—75. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 58).

Шило А. А. Опыт биотехники в озерах Барабинской лесостепи. М.:

Заготиздат, 1951. 36 с.

Шнитников А. В. Внутривековые колебания уровня степных озер Западной Сибири и Северного Казахстана и их зависимость от колебаний климата. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 244 с. (Тр. лаборатории озероведения СССР; Т. 1).

Шнитников А.В. Современная фаза внутривековой изменчивости озер степной и лесостепной зон Западной Азии// Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 77—80.
Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений: Пер. с англ. М.:

Изд-во иностр. лит., 1960. 230 с.

Янушевич А. И., Сибелин А. И. Акклиматизация ондатры в Западно-Сибирском крае // Тр. Биологического НИИ при Томск. ун-те. 1937. T. IV. C. 63—72.

### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

### А. Г. ВАСИЛЬЕВ, Ю. М. МАЛАФЕЕВ, Е. А. ВАЛЯЕВА

# ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА РЫСИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ (ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ)

Успешная разработка основ кадастра животного мира тесно связана с изучением популяционной организации и структуры в первую очередь промысловых животных (Соколов, Сыроечковский, 1986). Исследование структурированности населения крупных промысловых животных представляет собой сложную задачу в силу высокой вагильности особей, наличия регулярных и нерегулярных миграций, зачастую малочисленности самих объектов исследования и ряда других причин, связанных с добыванием информации и ее интерпретацией. Прикладной аспект этой проблемы неоднократно подчеркивал С. С. Шварц, указывая, что популяция представляет собой «единицу хозяйственного освоения вида» (Шварц, 1974). Интенсификация промысла и правильная организация охоты во многом зависят от знания популяционной структуры вида. Поэтому изучение популяционной структуры промысловых животных прямо способствует разработке научных основ использования ресурсов животного мира.

В последние годы в популяционной биологии все шире применяется фенетический подход, допускающий возможность генетической интерпретации обнаруживаемых между популяциями различий (Яблоков, 1980; Hartman, 1980; Sikorski, 1982). Высокая устойчивость получаемых оценок и их слабое смещение от внешних воздействий убеждают в пригодности фенетического подхода, основанного на использовании неметрических пороговых признаков и их устойчивых дискретных состояний — фенов для изучения популяционной структуры и дифференциации популяций различных видов животных (Большаков и др., 1985; Лисин, Васильев, 1985; Васильев и др., 1986).

Ранее Ю. М. Малафеевым с соавторами был проведен обстоятельный анализ населения рыси на Среднем Урале (Малафеев и др., 1986) и высказано аргументированное предположение о популяционной целостности населения рыси в этом регионе. Были изучены пространственные особенности динамики численности рыси по данным о заготовках шкурок в 34 районах

Свердловской области за период 1945—1975 гг. В итоге этого исследования установлено, что в пределах области наблюдается единый ритм изменений численности, охватывающий почти все районы (Малафеев и др., 1986). Цель настоящей работы состояла в применении фенетического подхода для решения практического вопроса о структуре населения рыси Среднего Урала: представляет ли население рыси единую полуляцию или распадается на несколько популяционных группировок.

### материалы и методы

Материалом для исследования послужили краниологические серии, собранные Ю. М. Малафеевым и хранящиеся в зоологическом музее ИЭРиЖ УрО АН СССР. Весь изученный материал составил 629 экз. черепов рыси, собранных у охотников-промысловиков за период 1966—1981 гг. из 31 района Свердловской области. Если у мелких млекопитающих в силу их низкой вагильности относительные размеры территорий, занятых популяцией, невелики и выборки из них сравнительно легко «привязываются» к географическим точкам, то для крупных млекопитающих, способных перемещаться на большие расстояния, формирование выборок представляет специальную задачу. Действительно, возле некоторого населенного пункта можно отловить выборку, характеризующую местную популяцию полевок, но поймать лишь одну рысь. По этой причине весь краниологический материал сознательно был разделен в соответствии с местами поимок животных по административным районам на элементарные серии, которые в дальнейшем использовались для объединения в более крупные выборки, характеризующие территориальные агрегации сходных по комплексу природных условий районов. Для более объективного выявления естественных территорий со сходными физико-географическими, ландшафтноэкологическими и антропогенными параметрами был проведен факторный анализ районов области по 15 соответствующим основным характеристикам (табл. 1).

Дополнительно проведены расчеты, включающие наряду с основными количественными показателями усредненные данные по многолетним учетам заготовок рыси, волка и зайца-беляка из 33 районов области за период с 1950 по 1976 г. Выбор этого промежутка времени для учета заготовок определялся следующими обстоятельствами: уровень заготовок волка по районам был устойчиво невысок, а ориентировочно в 1976—1977 гг. в Свердловской области начался значительный подъем численности волка (Смирнов, Борискин, 1988), который, как ранее отмечалось, может оказывать угнетающее влияние на прирост рыси в годы высокой численности (Малафеев и др., 1986).

Среднюю «урожайность» промысловых видов определяли как среднюю многолетнюю величину заготовок в определенном

# Факторные нагрузки переменных, характеризующих разнообразие природных условий по районам Свердловской области

			Фактор		
Переменные	I	II	III	IV	v
Плотность населения Плотность железных дорог	$\begin{bmatrix} -0.04 \\ 0.09 \end{bmatrix}$	0,44 0,41	0,65 0,54	0,35 0,26	$-0,15 \\ 0,23$
Плотность безрельсовых дорог	0,35	0,40	0,29	-0,34	0,06
горно-подзолистых дерново-подзолистых	-0,61 0,12 0,40 0,79	$\begin{array}{c} 0,43 \\ -0,19 \\ 0,51 \\ -0,02 \end{array}$	-0,02 0,52 0,30 -0,08	0,45 0,35 0,52 0,15	$ \begin{array}{c}0,23 \\ 0,62 \\ -0,08 \\ -0,25 \end{array} $
сов еловых сосновых березово-осиновых	-0,46 $-0,37$ $0,26$	0,48 $-0,49$ $-0,08$	-0,51 0,65 -0,27	-0,21 $-0,25$ $0,75$	0,36 $-0,28$ $0,40$
Относительная площадь с/х угодий	0,75	0,45	-0,07	0,11	0,27
растительности *	0,75	0,09	0,07	0,09	0,09
Среднемесячная температура января	-0,41	0,66	0,38	0,07	0,18
Среднемесячная температура июля	0,68	-0,39	0,15	0,02	0,20
Среднегодовое кол-во осад-	0,71	0,58	-0,16	0,13	0,03
Вклад фактора в дисперсию, %	26,5	17,4	14,1	10,9	7,4

<sup>\*</sup> Оценивалась в баллах (1-3) по: Карта охраны..., 1980.

районе в пересчете на 100 га для зайца-беляка и 10000 га для рыси и волка. Так как расчет носил качественный характер и не требовал повышенной точности, то площадь района брали полностью (без вычета урбанизированных территорий и включая необлесенные участки).

Фенетический анализ рыси проводили по 20 неметрическим пороговым признакам (рис. 1), которые представляют собой дискретные вариации в строении черепа: наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, появление дополнительных костных структур и зубов. Некоторые признаки, такие как наличие второго нижнего коренного зуба  $(M_2)$  и разделение перегородкой инфраорбитального отверстия, описаны ранее (Малафеев и др., 1986). Многие признаки гомологичны уже описанным нами и другими авторами для грызунов. Отсутствие общепринятой латинской номенклатуры неметрических пороговых признаков и их устой-

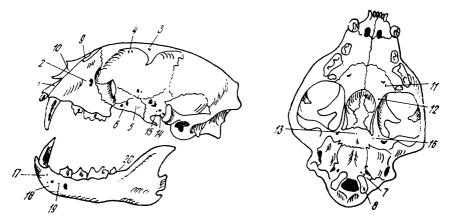


Рис. 1. Схема расположения на черепе рыси фенов неметрических пороговых признаков 1-20 — номера признаков

чивых дискретных состояний — фенов вынуждает нас ограничиться рабочими названиями с привлечением общепринятых латинских наименований. Нумерация фенов неметрических признаков на рис. 1 идентична таковой в таблицах и приведенном ниже списке.

### СПИСОК ФЕНОВ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА РЫСИ

- 1. Foramen praemaxillare предчелюстное небольшое отверстие, расположенное в срединной части предчелюстной кости на уровне орально выдающихся отростков носовой кости. Альтернативой при классификации считалось отсутствие отверстия на любой из сторон черепа.
- 2. Foramen infraorbitale duplicatum удвоенное инфраорбитальное отверстие (наличие перегородки, горизонтально разделяющей инфраорбитальное отверстие на два).
- 3. Foramen supraorbitale надглазничное отверстие. Небольшое по размерам, расположено на дорсальной стороне надглазничных отростков лобной кости ближе к их основанию.
- 4. Foramen frontale duplicatum удвоенное лобное отверстие.
- 5. Foramen ethmoidale duplicatum удвоенное решетчатое отверстие.
- 6. Foramen palatinum caudale duplicatum удвоенное заднее небное отверстие. В нижней передней части глазницы расположено основное крупное отверстие. F. sphenopalatinum, через которое проходит верхнечелюстная артерия. Латеральнее и ниже основного находится второе меньшее по размерам постоянное отверстие F. palatinum caudale. Несколько ниже этого

латерального отверстия может встречаться обычно очень небольшое по размерам отверстие, наличие которого и регистрировалось.

7. Foramen n. hypoglossi duplicatum — удвоенное отверстие

подъязычного нерва.

- 8. Foramen condilaris duplicatum удвоенное «мыщелковое» отверстие. Оно просматривается через большое затылочное отверстие на внутренней боковой стороне затылочных мыщелков. Дополнительное отверстие располагается ниже и дистальнее основного for. condilaris и, не достигая его размеров, значительно варьирует по величине.
- 9. Foramen nasale posterior заднее носовое отверстие. Небольшое, встречается в основании носовой кости, ближе к лобно-носовому шву; может располагаться в центре носовой кости или смещаться в сторону носового шва.
- 10. Foramen nasale anterior переднее носовое отверстие. Небольшое, размещается ближе к переднему краю носовой кости, обычно на уровне орального окончания носо-челюстного шва или ниже, часто смещено к челюстному или предчелюстному краю носовой кости.
- 11. Foramen palatinum majus duplicatum удвоенное большое небное отверстие.
  - 12. Foramen palatinum minor малое небное отверстие.
- 13. Foramen sphenoidale medium медиальное клиновидное отверстие. Расположено в центре основной клиновидной кости, заметно варьирует по размерам (признак не билатеральный).
- 14. Foramen ovale duplicatum удвоенное овальное отверстие. Дополнительное, расположено несколько оральнее овального и обычно очень невелико по размерам.
- 15. Foramen rotundum duplicatum удвоенное круглое отверстие. Сопровождающее, невелико и смещено по отношению к

круглому несколько вниз и вперед.

- 16. Foramen innominatum безымянное отверстие. Располагается обычно в небольшой впадине в основании крыловидного отростка основной клиновидной кости вентральнее круглого отверстия и имеет очень небольшие размеры.
- 17. Foramen mentale anterior переднее подбородочное отверстие.
- 18. Foramen mentale duplicatum удвоенное основное подбородочное отверстие. Дополнительное, небольшое, расположено несколько впереди от основного (расстояние между дополнительным и основным не превышает обычно диаметра основного).
- 19. Foramen mentale medium промежуточное подбородочное отверстие. Дополнительное, располагается между основным и задним подбородочным (for. mentale posterior) и несколько уступает этим постоянным крупным отверстиям в диаметре.

20. Наличие второго нижнего коренного зуба  $(M_2)$ .

По каждому признаку в каждой выборке подсчитывали. частоты встречаемости указанных фенов исходя из фактического числа наблюдений (за вычетом экземпляров, поврежденных по данному признаку). Частоты встречаемости билатеральных признаков вычисляли по отношению к общему числу изученных сторон черепа (правых плюс левых). Некоторые из исходно взятых признаков в ходе работы были отклонены из-за связи их встречаемости с возрастом, полом, общими размерами черепа, не учитывались также крайне редкие и сильно механически поврежденные. В приведенном списке указаны лишь те признаки, которые остались после этой предварительной оценки и по которым проведены окончательные расчеты. Группа сеголеток (0+) была полностью исключена из дальнейшего анализа, так как по частотам встречаемости ряда признаков у сеголеток наблюдались существенные отклонения от всех остальных возрастных групп животных. Это, по-видимому, связано с некоторыми трудностями практической классификации фенов ювенильных особей рыси.

Для сравнения выборок по комплексу признаков проводили расчет фенетических дистанций методом Берри — Смита (Веггу, 1963, 1964):

$$D = \frac{1}{r} \sum_{i=1}^{r} \left[ (\Theta_{i1} - \Theta_{i2})^2 - \left( \frac{1}{n_{i1}} + \frac{1}{n_{i2}} \right) \right].$$

где  $\Theta$  = arcsin (1-2p), r — число признаков, p — частота встречаемости признака в долях единицы,  $n_{i1}$  и  $n_{i2}$  — объемы наблюдений в сравниваемых выборках по i-му признаку (для билатеральных признаков — число изученных сторон). Среднеквадратическое отклонение рассчитывали по формуле, предложенной Съевальдом (Sj $\varnothing$ vold, 1973):

$$S = \frac{1}{r} \sqrt{\sum_{i=1}^{r} 2 \left( \frac{1}{n_{i1}} + \frac{1}{n_{i2}} \right)^{2}}.$$

Введение поправки Бартлетта для нулевых значений проведено в соответствии с рекомендациями Съевальда (SjØvold, 1973).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### ФОРМИРОВАНИЕ ВЫБОРОК: ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ РАЙОНОВ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

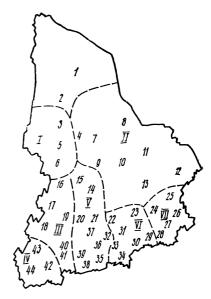
Как уже говорилось, в целях формирования естественных выборок рыси для более объективного выявления территорий со сходными физико-географическими, ландшафтно-экологическими и антропогенными параметрами нами был проведен факторный анализ районов Свердловской области по 15 переменным (см. табл. 1). Элементарные серии черепов рыси собраны далеко

Рис. 2. Схема расположения административных районов на карте Свердловской области

1-44 - номера районов

не во всех районах, однако факторный анализ для получения наиболее полной картины был проведен с учетом всех районов области, исключая лишь Свердловский, где по известным причинам резко повышена степень урбанизации.

В ходе факторного анализа выделили пять факторов, объясняющих в целом 76,3 % общей дисперсии (см. табл. 1). В направлении первого фактора, на который приходится 26,5 % изменчивости, увеличивается доля черноземных почв,



растут относительная площадь сельскохозяйственных угодий и степень антропогенной деградации растительности, повышается среднемесячная температура июля, однако в этом же направлении резко уменьшается среднегодовое количество осадков, падает доля еловых и в меньшей мере — сосновых лесов, резко уменьшается доля горно-подзолистых почв, несколько повышается среднемесячная температура января. Все это позволяет интерпретировать его как фактор «аграрности» районов: тяготение к более теплым (южным), равнинным, мало облесенным ландшафтам, где преобладают сельскохозяйственные угодья на черноземах. Действительно, в области отрицательных значений фактора расположены северные и северо-западные горные районы, а в области положительных — южные и юго-восточные равнинные сельскохозяйственные районы (рис. 2, 3). Второй фактор объясняет 17.4 % общей дисперсии. В этом направлении в целом усиливаются особенности, типичные для юго-западных и западных предгорных районов: резко возрастает среднегодовое количество осадков, начинают преобладать еловые леса на серых лесных и горно-подзолистых почвах, лето прохладное, а зима достаточно теплая (см. табл. 1). Примечательно, что взаимное расположение районов в пространстве первого и второго факторов (см. рис. 3) в значительной степени соответствует их расположению на географической карте (см. рис. 2). В направлении третьего фактора, объясняющего 14,1 % общей дисперсии, наибольшие факторные нагрузки имеют переменные, характеризующие в целом степень урбанизации и антропогенное отчуждение территорий в центральной предгорной части области (см.

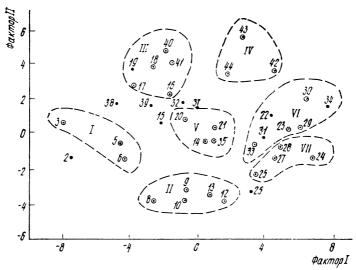


Рис. 3. Факторный анализ сходства административных районов Свердловской области по комплексу физико-географических, ландшафтно-экологических и антропогенных параметров (см. табл. 1). Нумерация районов приведена на рис. 2. Кружками обведены районы, из которых имеются элементарные серии черепов рыси. Пропуски в нумерации связаны с меньшим числом районов, из которых имеются сведения. Пунктиром выделены агрегации районов из со сходными значениями большинства переменных. I-VII— номера агрегаций районов

табл. 1). Содержательная интерпретация остальных выделившихся факторов не представляется нам возможной. Как видно из рис. 3, если географически смежные районы (по которым имелись элементарные серии черепов) в пространстве первых двух факторов соседствовали, т. е. обладали сходными значениями по всему комплексу переменных, то их объединяли в агрегации районов. Между районами, близко расположенными на плоскости двух первых факторов, но не смежными в географическом отношении, проводили границу, разделяющую выделенные агрегации. Границу проводили также между географически близкими, но удаленными в факторном пространстве районами, т. е. резко различающимися по комплексу природных условий. Всего удалось, таким образом, выделить семь крупных агрегаций районов, которые характеризуются сходными значениями по большинству переменных и географически расположены вблизи друг от друга (см. рис. 3). Элементарные серии черепов рыси в пределах таких агрегаций были объединены в более крупные общие выборки. Исходно различные комплексы природных условий по выделившимся агрегациям территориально близких районов, в свою очередь, создавали все предпосылки и повышали

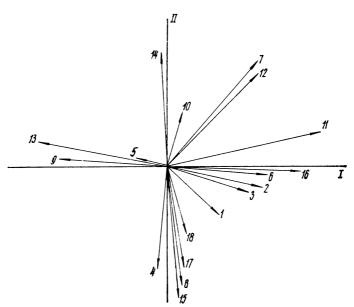


Рис. 4. Факторный анализ согласованности средней многолетней «урожайности» волка, рыси и зайца-беляка с разнообразием условий среды по административным районам Свердловской области I-II — факторы; I-I5 — номера переменных, указанных в табл. 1; I6-I8 — номера переменных, характеризующих среднюю многолетною «урожайность» волка, рыси и зайца-беляка (соответственно). Координаты концов векторов-переменных соответствуют факторным нагрузкам

вероятность выявления естественной структурированности населения рыси в этом регионе.

Особый интерес представляла оценка с помощью факторного анализа согласованности выделенных агрегаций со средними многолетними данными о «плотности» заготовок рыси по районам («урожайностью»), а также аналогичными данными по волку и зайцу-беляку. В расчетах использовали данные об «урожайности» этих видов за период сравнительно низкой численности волка до ее резкого подъема, так как есть основания предполагать наличие угнетающего воздействия волка на прирост рыси, которое должно усиливаться в годы его высокой численности (Малафеев и др., 1986). В этом варианте факторного анализа вновь выделилось пять факторов, объясняющих 73,9 % общей изменчивости. Как видно из рис. 4, на котором нагрузки первых двух факторов на изученные переменные предсоответствующими векторами, вектор-переменные «урожайности» рыси и волка оказались практически ортогональными, что можно интерпретировать как независимое пространственное распределение заготовок этих видов по районам. Изменчивость «урожайности» волка практически полностью осу-

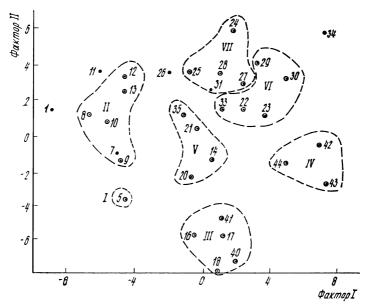


Рис. 5. Факторная классификация районов Свердловской области по комплексу переменных (см. табл. 1), включая параметры «урожайности» волка, рыси и зайца-беляка.

Нумерация районов соответствует таковой на рис. 2. *Кружками* обведены районы, откуда имеются серии черепов рыси. Пропуски в нумерации связаны с меньшим числом районов, из которых имеются сведения об «урожайности» указанных видов. *Пунктиром* выделены агрегации сходных по характеристикам районов. *I—VII*— номера агрегаций районов

ществляется в направлении первого фактора: заготовки волка возрастают в районах, где преобладают сельскохозяйственные угодья с высокой плотностью автомобильных дорог, а также сравнительно высока плотность населения и мала облесенность (см. рис. 4). В описываемый период времени это южные и в основном юго-западные районы области. «Урожайность» рыси и зайца-беляка варьирует строго в направлении отрицательных значений второго фактора: она возрастает в западных предгорных районах, где начинают преобладать горно-подзолистые почвы, резко растет годовое количество осадков и широко распространены еловые лесные массивы. Примечательно, что корреляция между «урожайностью» рыси и одной из ее основных жертв — зайца-беляка по 33 изученным в этот период районам весьма высока (r=0.75; P<0.01). Все эти данные с известной осторожностью можно интерпретировать, с одной стороны, как пример различий в предпочитаемых условиях обитания между рысью и волком, а с другой — как указание на отсутствие выраженных антагонистических отношений между ними при низкой численности волка. Однако эти соображения требуют более

веских доказательств. Наиболее предпочитаемыми рысью в этот период времени оказались Шалинский, Первоуральский, Нижне-Сергинский, Пригородный и Кушвинский районы области (рис. 5). Интересно, что на плоскости, образованной первыми двумя факторами, несмотря на меньшее общее число сравниваемых объектов и некоторое их перераспределение по сравнению с предыдущим вариантом расчета, ранее выделенные агрегации районов устойчиво сохраняются (см. рис. 3, 5). Это обстоятельство указывает на достаточную объективность проведенного выделения агрегаций районов и является еще одним формальным обоснованием возможности объединения на их основе элементарных серий черепов рыси в общие более крупные выборки. Территориальная привязка семи сформированных выборок указана на рис. 2. Примечательно, что агрегации сходных по комплексу условий районов хорошо согласуются с границами лесорастительных группировок, выделенных для Свердловской области Б. П. Колесниковым и В. И. Прокаевым (1965).

## ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ РЫСИ

Встречаемость фенов неметрических признаков черепа по всем сформированным выборкам приведена в табл. 2. Частоты встречаемости фенов многих признаков существенно варьируют по выделенным группировкам. Например, встречаемость удвоенного решетчатого отверстия варьирует от 8,3 до 26,9 %, удвоенного подбородочного отверстия — от 3,8 до 22,1 %, безымянного — от 23.5 до 60.5 %, а второго нижнего коренного  $3\sqrt{6}$  от 10,9 до 32,4 %. В то же время проявление фенов таких признаков, как предчелюстное отверстие, малое небное отверстие, переднее подбородочное отверстие, мало изменяется от выборки к выборке. По ряду признаков хорошо выражены тенденции направленного изменения частот фенов в пространстве. Так, удвоенное инфраорбитальное отверстие (признак 2) чаще встречается в выборках северо-восточного направления; частота удвоенного отверстия подъязычного нерва (признак 7) возрастает в восточном направлении; проявление удвоенного круглого отверстия (признак 15) постепенно увеличивается с севера на юг; встречаемость удвоснного подбородочного отверстия (признак 18) возрастает от юго-западных районов как на север, так и на восток (см. табл. 2). Обращает на себя внимание, что частоты фенов в смежных соседних выборках иногда довольно близки и как бы маркируют сходство этих выборок по данным признакам. Однако для разных признаков наблюдается, как правило, неодинаковая картина изменения частот фенов между выборками. Например, относительно меньшая сходная частота встречаемости удвоенного небного отверстия (признак 11) характеризует выборки юго-западной группировки, а северные и восточные объединяются в другую «совокупность», отличаю-

# Встречаемость фенов неметрических пороговых признаков черепа рыси в выборках, сформированных на основе факторного анализа, %

Номер	Выборка								
признака	I	11	111	īv	v	VI	VII		
1	97,1	93,1	95,4	94,9	96,4	93,0	93,5		
	11,1	5,5	3,8	0	2,4	5,5	3,4		
2 3 4 5 6 7 8 9	37,9	32,9	22,0	37,0	36,3	32,8	,26,2		
4	27,3	24,6	18,8	45,8	23,2	27,6	36,8		
5	8,3	20,0	16,1	17,2	9,5	18,5	26,9		
6	17,1	23,3	16,4	25,4	32,1	28,1	22,5		
7	0	8,9	3,2	1,9	4,9	4,6	7,4		
8	0	0	0,6	0	0	0	0,5		
9	36,7	54,3	53,6	57,4	52,6	49,7	45,6		
10	23,3	20,3	22,5	37,3	18,9	32,1	27,7		
11	82,4	75,3	69,2	63,3	63,9	74,3	73,6		
12	50,0	47,3	51,3	45,8	59,3	61,7	52,4		
$\overline{13}$	14.7	20,8	21,7	25,9	13,3	19,9	20,4		
14	70,6	54,9	63,3	58,2	60,5	70,1	63,0		
15	0	1,4	1,9	5,3	2,3	2,1	4,3		
16	23,5	37,7	54,1	40,0	57,8	46,9	60,5		
17	45,5	43,1	46,8	41,7	46,4	46,2	50,0		
18	20,6	18,1	8,4	3,8	11,6	22,1	18,5		
19.	17,1	9,7	18,1	25,5	21,2	24,8	26,0		
20	32,4	11.1	14,7	10,9	22,4	11,0	13,9		
- •	n = 36	n=74	n = 161	n = 60	n=86	n = 147	n = 237		
	1								

 $\Pi$  римечание. Номера выборок (I—VII) соответствуют номерам выделенных агрегаций районов (см. рис. 2).

Таблица 3 Фенетические дистанции между выборками рыси по комплексу фенов неметрических пороговых признаков черепа

<b>Выб</b> орка	I	II	111	IV	v	VI	VII	Средняя уникальность
I III III IV V VI VI	0,014 0,012 0,015 0,013 0,012	0,007 0,010 0,008 0,007	0,031 0,006*  0,008 0,006 0,004 0,004	0,022 0,010 0,008	0,028 0,014* 0,005* 0,024  0,006 0,005	0,020* 0,006* 0,015 0,023 0,011* 	0,051 0,016 0,016 0,023 0,019 0,005*	0,033 0,014 0,016 0,029 0,017 0,013 0,022

Примечание. Верхняя треугольная матрица содержит значения показателей дифференциации (фенетических дистанций), а нижняя— среднеквадратических отклонений (\* различия статистически недостоверны).

щуюся от предыдущей более высокой частотой этого фена. Сходная сравнительно низкая встречаемость удвоенного заднего небного отверстия (признак 6) маркирует две северо-западные выборки, отличая их от всех остальных, имеющих в свою очередь более высокие и тоже сходные частоты встречаемости (см. табл. 2). Перечисленные явления хорошо известны в фенетических исследованиях и могут быть отнесены к так называемому эффекту «слоеного пирога». Под этим обычно подразумевается, что, если использовать в качестве некоего маркера один признак, а не их совокупность, то всегда есть опасность, взяв другой признак-маркер, получить совершенно иную картину пространственной агрегации группировок или особей. В свою очередь эта проблема тесно связана и с известной проблемой достаточности и полноты набора используемых (SiØvold, 1973). Однако нам важно подчеркнуть не эти хорошо знакомые аспекты, а то обстоятельство, что каждая из выделенных нами выборок может быть охарактеризована своеобразным набором частот встречаемости признаков. Этот факт прямо указывает на определенную фенетическую неоднородность населения рыси на изученной территории.

Для оценки различий между выборками по всему комплексу признаков был проведен расчет фенетических дистанций (табл. 3). Крайняя северо-западная выборка (I) существенно отличается от крайних юго-западной (IV) и юго-восточной (VII) выборок рыси, которые между собой различаются в значительно меньшей степени. С другой стороны, северо-западная выборка (I) наиболее фенетически близка к смежной северо-восточной (II) и территориально соседствующей с последней юго-восточной (VI) выборкам. Фенетические дистанции между этими тремя выборками крайне малы и статистически недостоверны (см. табл. 3).

Западная выборка (III) при этом, будучи близка к северовосточной (II), существенно отличается от смежной северозападной (I). Полученные результаты говорят об относительно большей фенетической близости северной и юго-восточной частей населения рыси в пределах области. Создается общее впечатление, что по малонаселенным лесистым северо-восточным районам осуществляется более значительный обмен особями между северной и южной частями региона, чем по западным горным и освоенным человеком районам области. Центральные и южные группировки также проявляют значительное фенетическое сходство друг с другом, что косвенно может указывать на более интенсивный обмен генетической информацией между центральными и особенно южными группировками. Хорошо понятно при этом, что для получения более точных оценок необходимо проведение прямых наблюдений, включающих и мечение животных. Предложенная схема интерпретации результатов фенетического анализа тем не менее носит вполне реалистический характер,

согласуясь с пространственным размещением урбанизированных

и труднопреодолимых для рыси территорий.

В своих ранних работах Берри (Веггу, 1963) использовал показатель уникальности выборок, представляющий собой сумму значений фенетических дистанций данной выборки со всеми остальными. Позднее этот показатель как обобщенная мера своеобразия выборки использовался другими авторами (Hartman, 1980; Sikorski, 1982). В нашей работе оценена средняя мера уникальности выборки, представляющая собой среднее значение показателей дифференциации (фенетических дистанций) данной выборки со всеми остальными. Такой показатель кажется нам более удачным, так как дает представление о количественном уровне фенетической дифференциации и легко сопоставляется с частными фенетическими дистанциями. Как и следовало ожидать, наибольшая средняя уникальность выявилась у крайних, наиболее удаленных друг от друга выборок: северозападной (I), юго-западной (IV) и юго-восточной (VII). Более низкий уровень средней уникальности наблюдается у группировок, расположенных в центральной части области (см. табл. 3). Эти данные вполне согласуются с высказанным выше предположением, а также указывают на два важных аспекта. Во-первых, большее сходство центральных и наибольшее своеобразие крайних выборок убедительно свидетельствует о структурированности населения рыси в пределах региона. Во-вторых, такое соотношение значений средней уникальности по выборкам, которое можно объяснить, на наш взгляд, только некоторым влиянием на изоляцию расстояния, не менее убедительно указывает на взаимосвязь анализируемых частей населения рыси друг с другом. Следует особо подчеркнуть, что общий уровень фенетических различий (включая максимальные) ниже эмпирически выявленного уровня межпопуляционных различий, типичных для разных видов животных. Показательны в этом отношении величины средней уникальности выборок рыси, варьирующие от 0,013 до 0,033. Такой уровень фенетических различий характерен для смежных поселений в пределах одной популяции или сопоставления той же самой популяции в разные годы (Васильев, 1982, 1984). Таким образом, мы приходим к выводу о том, что население рыси Свердловской области представляет собой единую, но пространственно структурированную популяцию, крайние поселения которой в фенетическом отношении более своеобразны, чем центральные.

Важно отметить при этом еще один аспект. Фенетические различия между группировками, расположенными на юго-востоке, как уже говорилось, менее выражены, чем между северными и западными (см. табл. 3). Эти данные косвенно указывают на больший обмен генетической информацией между восточными и южными поселениями рыси, что, в свою очередь, можно согласовать с полученными ранее данными о большей плотности населения рыси в южных районах (Малафеев и др., 1986). Вполне вероятно, что повышенная плотность населения рыси создает в южных районах основу для более интенсивной «ротации» особей: их перемещений и миграций, за счет которых в ходе скрещивания и перемешивания осуществляется нивелировка эпигенетических различий между этими частями населения, что в конечном итоге обеспечивает генетическое единство всей среднеуральской популяции рыси.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Мендаков М. Н. Изолированная популяция желтого суслика Citellus fulvus на острове Барсакельмес (фенетический и морфометрический аспекты сравнения островной и материковой популяций) // Экология. 1985. № 2. С. 43—52.

Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М., 1982. С. 15—24.

Васильев А. Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, № 2. С. 164—176.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей // Генетика. 1986. T. 22, № 7. C 1191—1198.

Карта охраны растительного мира Нечерноземной зоны РСФСР. 1:1500000. М.: ГУГК, 1980.

Колесников Б. П., Прокаев В. И. Схема лесорастительного районирования Свердловской области. Свердловск: УФАН СССР, 1965. 270 с.

Лисин С. Р., Васильев А. Г. Дифференциация населения полевой мыши (Apodemus agrarius Pall.) на урбанизированной территории // Экология. 1985. № 6. С. 37—43.

Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В., Добринский Л. Н. Анализ популяции рыси Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Смирнов В. С., Борискин Г. Ф. Проблема волка на Урале и ее возможное решение // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 54-57.

Соколов В. Е., Сыроечковский Е. Е. Государственный кадастр животного мира и задачи науки // Всесоюзное совещание по проблемам ка-

дастра и учета животного мира: Тез. докл. М., 1986. Ч. 1. С. 3-7.

Шварц С. С. Популяция — элементарный объект охотничьего хозяйст-

ва // Охота и охотничье хоз-во. 1974. № 10. С. 16—17.

Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука,

Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genet. Res. Camb. 1963. V. 4. P. 193—220.

Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse // Evolution. 1964. V. 18, N 3. P. 468—483.

Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using

nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61, N 3. P. 436-448.

Sikorski M. D. Non-metrical divergence of isolated populations of Apodemus agrarius in urban areas // Acta theriol. 1982. V. 27, N 13. P. 169—

Sigvold T. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo. 1973. V. 24. P. 204—233.

## РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

### А. А. КИСЕЛЕВ

# КОСУЛЯ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА

Косуля — древний обитатель Урала. По литературным данным, ее существование здесь отмечено с конца среднего плейстоцена (Громов, 1948; Цалкин, 1966, 1968; Дуброво, 1966; Кузьмина, 1971). В конце прошлого столетия численность косули на Урале была высокой, ежегодная добыча ее только в горных районах Урала доходила до 5 тыс. голов (Сабанеев, 1875). Это красивое и грациозное животное заслуживает всемерного увеличения численности, тем более что высокая экологическая пластичность и потенциал размножения (сравнительно раннее половое созревание, большая величина приплода и латентная стадия беременности) создают предпосылки для быстрого роста поголовья. Для этого нужно только умелое, научно обоснованное хозяйствование в нашей природе.

В Западной Европе, где плотность косули высока, в европейской части СССР, особенно в Прибалтике (Гинюнас, 1964, 1973; Падайга, 1964, 1968; Рондла, 1974; Блузма, 1975) и на Украине (Болденков, Крайнев, 1975), разработана система мероприятий, успешно способствующих росту численности косули. Для Урала с его природной спецификой такой системы мер нет.

Косуля— не только объект интересной охоты, она может давать вкусное питательное и дешевое мясо. Важно при этом подчеркнуть то обстоятельство, что в условиях биоценозов Урала косуля занимает практически пустующие экологические ниши, так как других представителей семейства оленей, за исключением лося, здесь нет. Завезенные на Урал пятнистый олень и марал содержатся в основном в вольерах.

#### АРЕАЛ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ

Первые достоверные данные о распространении косули на Урале имеются в работе Э. Я. Эверсманна (1850). В тот период, по словам автора, косули чаще всего встречались в лесах Южного Урала, между Уфой, Златоустом, Верхне-Уральском и на восток от Орской крепости, в сосновых лесах киргизских сте-

пей, а также на Общем Сырте. В лесах Казанской и Вятской губерний косуль не было. По сообщению А. Ф. Миддендорфа (1869), косуля на Урале расширила свой ареал до 58° с. ш.

Наиболее подробно косуля на Урале была изучена в 19 в. Л. П. Сабанеевым (1870, 1872 а, б, 1874, 1875). По его данным, основное количество косуль обитало в лесах горного Урала между 55 и 58° с. ш. К северу от Екатеринбурга косуля была «не так обыкновенна», встречалась она в окрестностях Невьянска, а возле Тагила была редкостью. Однако отдельные косули заходили до широты 60°15<sup>7</sup>. В окрестностях Богословска (ныне г. Карпинск) они появились в 1866 г., к югу от Екатеринбурга косуля была более многочисленна, на восток от него в березовых лесах — редка. О низкой численности косули в Ирбитском уезде в тот период писал Н. П. Булычев (1878). В Челябинской области распространение косули на восток ограничивалось высокими берегами р. Миасс. По данным Л. П. Сабанеева (1875), в Шадринском уезде косуль не было. С 1886 г. косули большими группами стали появляться около Тюмени в борах между реками Пышмой и Турой. Небольшими стайками косули переходили через р. Туру в боры к оз. Тункуль. В тот же период косуля, видимо, перешла р. Тобол. В Курганском округе она встречалась в борах и заходила туда с Урала. В Тюменском округе к 1890 г. косуля стала редкой (Словцов, 1892). Обобщая эти данные, можно сделать вывод, что в конце 19 в. граница ареала косули на Урале проходила следующим образом (по современному административному делению): на западе от границы Свердловской и Челябинской областей она шла на север примерно через Нижние Серги, Бисерть, затем поворачивала на восток и проходила через Верхний и Нижний Тагил, Алапаевск, Ирбит и далее по долине р. Ницы до Байкалово, затем круто спускалась к югу до Талицы и шла далее на восток до Тюмени. Это была граница промыслового ареала. По данным В. Г. Гептнера с соавторами (1961), северная граница ареала в период с 1905 по 1915 г. проходила в тех же пределах. Строительство металлургических заводов в 18 в. вызывало интенсивное освоение лесов. По данным С. В. Кирикова (1966), в середине 19 в. на заводах расходовалось 9 млн м<sup>3</sup> леса в год. Вырубки лесов на значительных площадях для строительства, отопления, а также производства древесного угля приводили к увеличению пригодных стаций для обитания косули. С развитием промышленности развивалось и сельское хозяйство. Крестьяне выжигали участки леса под пашни и сенокосы, что часто приводило к лесным пожарам, и лес выгорал на больших площадях (Скалон, 1946). Выгоревшие участки леса зарастали лиственными породами и травянистыми растениями, в результате чего создались благоприятные кормовые и защитные условия для косуль.

Развитие сельского хозяйства, естественно, привело к уве-

личению посевных площадей и количества домашних животных. В тот период на значительных площадях возделывались озимые зерновые, которые играют важную роль в зимнем питании косуль. Для домашних животных на зиму заготавливалось много сена. Заготовка сена и хранение его в лесу до глубокой зимы, прокладка санных зимних дорог улучшали условия обитания косули в холодное время года и позволяли ей освоить новые стации. Благоприятные кормовые и климатические условия, высокая плотность в местах постоянного обитания позволили косуле в 20-х гг. 20 в. значительно продвинуться на север, в зону тайги. Именно в это время косуля появилась в окрестностях Красноуфимска и на р. Вогулке (приток р. Сылвы). На севере она встречалась в Верхотурском, Серовском и Гаринском районах Свердловской области. Видимо, продвижение косули на север Среднего Урала началось со второй половины прошлого века и связано было с интенсивным освоением этих территорий человеком.

Однако в конце 20-х гг. в ряде районов Свердловской и Челябинской областей произошло временное снижение численности косули, вызванное незаконной ее добычей и массовой гибелью от волков глубокоснежной зимой 1926/27 г. О состоянии косули на Урале в этот период писал Н. П. Лавров (1929). По его данным, в Троицком округе Уральской области косуля встречалась в небольшом количестве в северной части: в Катавском, Верхне-

на Урале в этот период писал Н. П. Лавров (1929). По его данным, в Троицком округе Уральской области косуля встречалась в небольшом количестве в северной части: в Катавском. Верхне-Уральском, Каракульском, Полтавском, Степном, Троицком и Уйском районах. Везде, за исключением Верхне-Уральского района, нарастание численности шло медленно, ввиду обилия волков. В Тюменском, Курганском, Златоустовском, Шадринском, Свердловском и Челябинском округах косуля встречалась почти во всех лесных угодьях. В Тагильском округе она держалась главным образом в южной части. По главному хребту Уральских гор этот вид поднимался севернее, но до Конжаковского Камня, по-видимому, не доходил. В южных районах Ирбитского округа — Зайковском, Благовещенском, Тавдинском, Туринском. Слободотуринском и Ирбитском — косуля сохранилась благодаря запрещению на нее охоты. В 30-х гг. происходило дальнейшее распространение косули к северу, достигшее максимального уровня к концу десятилетия (Киселев, 1974 а, б). В этот период косуля полностью заселила подзону предлесостепных сосново-березовых лесов и широко расселилась в подзоне среднетаежных лесов. По сообщению А. Н. Формозова (1946), отдельные заходы ее наблюдались в Печоро-Илычский заповедник по р. Илыч до 62°30' с. ш. Продвижение косули на север до Печоро-Илычского заповедника, вероятно, происходило по восточному склону Уральских гор.

В 1939—1940 гг. косуль встречали на западном склоне Уральских гор (60° с. ш.) в Чердынском районе Пермской области (Демидов, 1940). Сюда они заходили с восточного склона.

Таким образом, продвижение сельского хозяйства на север, лесные пожары, смена темнохвойной тайги на лиственные и смешанные леса, сравнительно малоснежные зимы, высокая плотность косуль в местах постоянного обитания, ограничение промысла позволили косуле значительно расширить ареал в северном направлении. Северная граница ареала вида в концу 30-х гг. на Урале, по-видимому, была максимальной за последние 100 лет.

Начиная с 40-х гг. в результате многоснежных зим (особенно 1940/41 и 1945/46 гг.) северная граница ареала отодвинулась к югу. К 1950 г. косуля восстановила прежний ареал. Позднее, вследствие неблагоприятных условий в зимний период, сокращения кормов за счет изменения системы ведения сельского хозяйства, отрицательного влияния хищников и браконьеров, северная граница ареала косули стала отодвигаться к югу. В середине 70-х гг. северная граница ареала косули была близкой к границе ареала 70-х гг. прошлого столетия.

В результате наших многолетних наблюдений северную границу ареала в Свердловской области можно охарактеризовать следующим образом: от границы с Башкирской АССР она проходит южнее Красноуфимска и идет на восток несколько севернее Михайловска, затем опускается к югу, огибая Бардымский хребет. Далее граница проходит западнее г. Полевского, возле Ревды, Первоуральска на Невьянск, затем поворачивает на восток и проходит южнее Алапаевска, севернее Ирбита до Туры и по ней — на юго-восток до Тюмени. От Тюмени идет на восток вдоль автострады в сторону Омска. Отдельные заходы косуль встречались и севернее указанной линии.

Внутри ареала имеются угодья с повышенной плотностью населения косули. В юго-западной части Свердловской области отмечена небольшая по численности (50—100 особей) группа косуль, обитающая в южной части Артинского и Красноуфимского районов. Эта группа имеет постоянные связи с косулями, обитающими в северо-восточной части Башкирской АССР и северо-западной части Челябинской области. Здесь прослеживаются в отдельные годы миграции косуль в южном направлении в окрестностях городов Касли и Миасса. Юго-западнее Свердловска имеются две небольшие группы (по 50-80 особей) косуль. Одна из них занимает территорию Полевского и Ревдинского районов, а вторая — Сысертского района. Миграций в этих группах не зарегистрировано. Сысертская группа сформирована главным образом из косуль, завезенных из Восточной Сибири и Джабык-Карагайского бора управлением охотничье-промыслового хозяйства. В восточной части Свердловской области на территории Ирбитского, Байкаловского и Пышминского районов имеется довольно большая группа косуль в 500— 800 особей с центром в Харловском лесном массиве южнее с. Харлово. На юге Свердловской области обитает группа косуль общей численностью в 1000 особей. Наиболее высокая концентрация косуль этой группы отмечена на границе Богдановичского и Каменского районов (Богдановичский государственный охотничий заказник по косуле и Колчеданское охотничье хозяйство). Границей между этими группами является р. Пышма с густо расположенными на ней населенными пунктами и идущие рядом железная дорога и автострада Свердловск — Тюмень. Однако в отдельные годы в осеннее время наблюдались переходы косуль через эту границу в направлении к югу на территории Челябинской и Курганской областей. Значительная группа косуль (около 1 тыс. голов) обитает в Каслинском и соседних с ним районах Челябинской области. Границей между Богдановичской и Каслинской группами косуль служит р. Исеть с крутыми берегами и идущие параллельно автострада и железная дорога Свердловск — Курган. Южнее Челябинска имеются сравнительно обособленные группы косуль, обитающие в островных борах — Джабык-Карагайском (200 особей), Санарском (250 особей) и некоторые другие, более мелкие, группы. В конце 70-х — начале 80-х гг. граница ареала косули проходила на западе по Оренбургской области и Башкирской АССР, на севере — по Свердловской области и на востоке — по Тюменской и Курганской областям. Южная граница ареала уходит за пределы Урала.

# динамика численности

Сведений о численности косули на Урале до 20-х гг. текущего столетия ни в литературе, ни в ведомственных материалах нет. Однако, имея данные о добыче того или иного вида за ряд лет, можно сделать вывод и о его численности.

О количестве добываемых косуль на Урале в конце прошлого века приводил сведения Л. П. Сабанеев (1872 а, 1875). По его данным, ежегодная добыча колебалась в пределах от 1,5 до 5 тыс. голов. В отдельные годы за зимний период добывалось косуль: в Каслинской даче — 600, Кыштымской — 100, Нязепетровской — 150, Полевской — 60, Сысертской — 150. В годы с высокой численностью отдельные охотники добывали до 100 косуль в сезон. Ограничений на добычу не было. Косулю главным образом добывали на путях миграций, отлавливали с помощью специальных ловчих ям. Отдельные охотники имели от 100 до 300 таких ловчих ям. В зимний период косуль догоняли по глубокому снегу и насту на лыжах, а иногда на лошадях верхом. На основании этих сведений можно определить, что численность косули в пределах нынешней Свердловской области была около 10—12 тыс. голов.

С заменой кремневых и шомпольных ружей на патронные, появлением нарезного охотничьего оружия и оптических прице-

лов, с ростом количества охотников промысел косули значительно увеличился. Развитие городов, строительство новых предприятий в Каслинском районе Урала привело к сокращению и изменению путей миграций косуль, что отрицательно сказалось на их численности. Н. М. Дукельская (1928) отмечала, что на территории Ильменского заповедника изредка еще можно видеть косулю, но эти осторожные животные уходят постепенно в глубь гор, вытесняемые постоянным преследованием человека.

К 20-м гг. нашего столетия в результате освоения тайги и развития сельского хозяйства увеличились пригодные стации для обитания косули в средней и северной частях Свердловской области, что способствовало росту ее численности. О численности косули в тот период по некоторым районам Свердловской области имеются сведения у Н. П. Лаврова (1929). По его данным, на территории следующих районов обитало косуль: Верхне-Салдинского — 60, Висимского — 175, Петрокаменского — 125, Алапаевского — 75, Нижне-Тагильского — 25.

По современному административному делению все перечисленные районы, кроме Верхне-Салдинского и Алапаевского, входят в состав Пригородного района. С появлением ограничений на добычу косули и усилением контроля за соблюдением правил охоты к концу 20-х — началу 30-х гг., а также благодаря наличию пригодных стаций, малоснежным зимам, сокращению добычи отмечено быстрое увеличение численности вида в горной части Урала. На территории Свердловской и Челябинской областей численность косули возросла, ее стало больше и в Ильменском заповеднике. По данным Ю. В. Аверина и С. Л. Ушкова (1940), к 1935 г. в заповеднике имелось 300 косуль. Зимой 1938/39 г. численность вида определялась уже в пределах 1000—1200 голов. В 30-е гг. только по Свердловскому округу добывалось по 3—4 тыс. косуль в год (Куклин, 1937). Свердловский округ занимал территорию между 55,5°—58° с. ш. и  $58^{\circ}$ — $64^{\circ}$  в. д., его площадь составляла 35,5 тыс. км<sup>2</sup>. В южной части Свердловской области и в северной — Челябинской, где в то время было отмечено особенно большое число животных. несмотря на интенсивный промысел, численность косули оставалась сравнительно высокой. Это было обусловлено благоприятными климатическими условиями в зимний период, хорошей кормовой базой, низкой численностью рыси и лисицы. В те годы сено, заготовленное на зиму для домашних животных, до глубокой зимы оставалось в лесу. В отдельные зимы крестьяне и колхозы с отдаленных покосов не вывозили сено до весны, и косуля в зимнее время кормилась у стогов сена. Весной, с появлением первых проталин, косули имели возможность кормиться на озимых посевах зерновых, а осенью, после уборки зерновых, паслись на жнивье.

Анализируя данные о добыче косуль в 30-е гг., наши анкетные и опросные сведения охотников о численности косули, мож-

но считать, что в 30-е гг. нашего столетия численность косули в Свердловской области была не ниже 20 тыс. голов.

Сведений о численности и добыче косули на территории других областей Урала нет. Но по анкетным и опросным данным старейших охотников, которые оценивают численность косули в 30-е гг. как «много», а в 40—70-е по большинству районов— «нет», «мало» и «средне», можно предположить, что численность косули в Челябинской области была около 20 тыс. и в Курганской — более 10 тыс. голов.

Первое резкое снижение численности косули произошло в период многоснежной зимы 1940/41 г. В результате больших снегопадов и сильных ветров снег был уплотнен. Весной образовался мощный наст в южной и средней частях ареала, и много косуль погибли от хишников, особенно волков, голода и браконьеров (Киселев, 1974 а). Гибель животных в эту зиму отмечалась на Южном Урале (Кириков, 1952; Ушков, 1954). Катастрофической для косули в северной части ареала была зима 1945/46 г. Уже в декабре глубина снежного покрова достигла 60 см, в феврале и марте в большинстве районов Свердловской области она поднялась до 80 см, а в отдельных местах доходила до 1 м. При такой глубине снега передвижение косули сильно затруднено, и в малокормных угодьях она погибала от голода. Весной 1946 г., с конца марта до середины апреля, был наст. Он свободно выдерживал человека на лыжах, собак, хищников, но под копытами косуль проваливался. К этому неблагоприятному явлению добавилось еще и то, что в 1945 г. с фронта возвратились охотники, которые привезли с собой много оружия. Косуль в большом количестве отстреливали зимой, но особенно много их уничтожили весной по насту. Животных отстреливали из ружей, загоняли собаками, догоняли на лыжах, убивали палками и дорезали ножами. К тому же следует учитывать унычтожение косули хищными животными, численность которых в период с 1940 по 1945 г. возросла.

В эту суровую зиму косуля сохранилась только в отдаленных труднодоступных для человека угодьях со сравнительно низкой численностью хищников. В 1946 г. на территории Свердловской области, по данным управления по делам охоты при Свердловском облисполкоме, насчитывалось косуль около 1 тыс. голов, в то время как в 1945 г.— около 5 тыс. В северной части ареала косуля исчезла почти полностью. Видимо, это была самая низкая численность на Среднем Урале за последние 100 лет, В результате принятых мер по усилению охраны вида его численность начиная с 1947 г. стала увеличиваться. В 1950 г. в Свердловской области уже было учтено 2500 косуль. В последующий период (с 1959 по 1962 г.) наблюдался быстрый рост численности, достигшей в 1963—1966 гг. более 10 тыс. голов. В отдельных охотничьих хозяйствах, где была организована охрана и имелось достаточное количество кормов, числен-

ность косули быстро возрастала. Так, в Харловском хозяйстве (Ирбитский район Свердловской области) на площади 48 тыс. га численность населения косули с 200 особей в 1963 г. возросла до 10 тыс. в 1966 г.

Глубокоснежная зима 1966/67 г. привела к гибели большого количества косуль. С 1968 по 1978 г. на территории Свердловской области численность косули колебалась в пределах 2—5 тыс. особей, хотя добыча косули за эти годы не превышала 5 % имеющегося поголовья. В отдельных районах отмечено даже ее снижение (Киселев, 1974 б). Одна из основных причин низкой численности косули — сокращение кормов в зимнее время. С появлением в совхозах и колхозах достаточного количества мощных тракторов вывозка сена из леса производится с ранней осени по первому снегу. Сокращение количества домашних животных в частном секторе также привело к уменьшению заготовок сена.

Численность косули в восточной части Уральского региона на территории Курганской и Тюменской областей в последние 15 лет находится на низком уровне. В Курганской области она колебалась в пределах 3,5—6 тыс., а в Тюменской не превышала 1 тыс. голов, хотя охота на косулю в этой области полностью запрещена. Наиболее резкое падение численности в Курганской области наблюдалось зимой 1961/62 г.— с 6 до 4 тыс. голов. В период с 1963 по 1965 г. наблюдался небольшой рост, а затем в последующие три года— снижение численности. В 1969 и 1970 гг. численность возрастает до 4 тыс. особей, а зимой 1970/71 г. вновь снижается. В последующие годы численность населения косули находилась на низком уровне— в пределах 3,5 тыс. особей, и только с 1976 г. наблюдается ее подъем до 5 тыс.

На территории Челябинской области численность населения косули в период с 1961 по 1967 г. была относительно постоянной—в пределах 3 тыс. особей. В 1968 г. произошло ее снижение до 2,3 тыс. В 1969 г. был отмечен рост до 3,8 тыс. голов, а в 1970 г. численность сократилась до 1,8 тыс. С 1971 по 1974 г. наблюдался подъем численности, а затем опять снижение.

Более подробно мы изучали группу косуль, обитающих в южной части Челябинской области на территории Джабык-Карагайского бора, в восточной части которого имеется Анненский государственный заказник. Здесь при наличии хороших кормовых и защитных условий; усиленной борьбе с браконьерством и хищниками численность косули в 1974—1979 гг. быстро возросла. Резкий подъем произошел не только за счет размножения местной группы, но и благодаря иммиграции в заказник косуль из других угодий. Организация заказников в островных борах Южного Урала, где велась активная борьба с браконьерством и хищными животными, организация комплексных биотехнических работ позволили косуле быстро увеличить свое по-

головье. Характерна динамика численности косули по годам: в Анненском заказнике:

Показатель	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
Численность, голов	690	1000	1700	2500	3000	2000	1100
Прирост к предыдущему году, %	_	75	70	40	20	33	55
Плотность на 1000 га	19	28	47	70	83	55	30
Прирост популяции за год, % .	_	31	41	32	16,6		

Из нее видно, что наибольший прирост к предыдущему году составлял 75 %, а наибольший прирост популяции за год — 41 %. Плотность населения косули возрастала, к 1974 г. она достигла максимума — 83 косули на 1000 га (Киселев, 1977).

Засуха и лесные пожары летом 1975 г. повлекли за собой резкое снижение численности. Часть косуль погибла непосредственно от пожаров. Охотовед заказника Л. Ф. Панов с егерями после пожаров обнаружили около 100 трупов косуль. Среди погибших были найдены не только молодые, но и взрослые особи. Значительное количество косуль ушло из бора в связи с резким сокращением кормов. Засуха и лесные пожары явились главной причиной снижения численности косули в целом по Челябинской области.

На территории Оренбургской области численность косули с 1961 по 1966 г. была относительно стабильной — в пределах 2,5—3,5 тыс. голов. В 1967 г. отмечен рост численности до 5 тыс. особей. Этот скачок роста, вероятно, произошел за счет прихода косуль из соседних областей. В следующем 1968 г. наблюдалось снижение численности до 2,7 тыс. голов. В период с 1969 по 1973 г. численность косуль была стабильной — в пределах 4 тыс. голов, в 1974 и 1975 гг. наблюдался ее рост до 5 тыс. Засуха 1975 г. повлекла за собой снижение численности.

На территории Башкирской АССР с 1961 по 1969 г. наблюдался медленный рост численности с 400 до 2 тыс. голов. В период с 1970 по 1973 г. численность быстро увеличилась и достигла 6,5 тыс. В 1974 г. отмечено падение до 4,5 тыс., а в следующие годы — снова подъем численности (до 7,2 тыс. голов в 1977 г.).

В целом по Уралу в период с 1961 по 1966 г. наблюдался небольшой рост численности — от 19 до 23 тыс. голов. В это время наиболее высокая численность косули была в северной и восточной частях Уральского региона. В период с 1967 по 1969 г. была самая низкая численность за последние 15 лет. Основное снижение произошло также за счет северной и восточной частей региона. Начиная с 1970 г. на Урале наблюдается рост численности косули. Наибольший прирост численности в этот период произошел в Челябинской и Оренбургской областях. В целом численность косули по Уральскому региону в 1977 г. оценивалась в 27,6 тыс. голов.

#### **МЕСТА ОБИТАНИЯ И МИГРАЦИИ**

Косуля внутри своего ареала заселяет весьма разнообразные стации. Места обитания косули в разных регионах описаны многими исследователями. На Урале они изучались Л. П. Сабанеевым (1875), В. Виницким (1937), Ю. В. Авериным (1949), Ю. Н. Куражковским (1949). По данным этих авторов, косуля предпочитает смешанные сосново-березовые леса с куртинами осины, часто встречается на гарях и лесосеках десятилетней давности, тяготеет к насаждениям, чередующимся с полями и болотами, обычна в поймах рек и в тростниковых зарослях озер, в степи держится возле островков леса. В Башкирской АССР косуля обитает в нагорных лесных и предгорных степных ландшафтах (Тахаев, 1959).

По нашим наблюдениям, в таежной зоне Урала наиболее плотно косулей заселяются разреженные смешанные сосновоберезовые леса с осиной, чередующиеся с небольшими полянами. На лесосеках и гарях косуля появляется на второй-третий год после вырубки или пожара. Охотно заселяет разреженные спелые и приспевающие березово-осиновые леса с подростом. Наиболее интенсивно заселяются такие угодья возле рек и ручьев. В лесостепной зоне наибольшая плотность косули отмечается в островных борах, где преобладающей породой является сосна, но повсюду встречаются береза и осина. В таких борах собственно лес занимает чуть больше половины всей площади, остальная часть занята лесными полянами и сенокосами. Производимые лесовосстановительные рубки и посадки сосны в борах улучшают стации для косули. Посевы зерновых, расположенные на прилегающих к болотам участках, часто посещаются косулями.

Для постоянного обитания в тех или иных угодьях косуле необходимы два вида стаций: кормовые и защитные, а также источники воды. К защитным стациям, как правило, относятся болота по поймам рек и береговые части озер, заросшие кустарником и тростником, а также молодые сосняки и смешанные насаждения.

В зимний период косули главным образом собираются на участках, богатых кормами и с наименьшей глубиной снежного покрова. По наблюдениям С. В. Кирикова (1935), на Южном Урале в зимнее время косуля обитает на южных склонах и вершинах сыртов, где ветер сдувает снег.

По данным Л. П. Сабанеева (1875), косули с конца сентября малыми и большими стадами шли с севера из сысертских и полевских лесных дач и с запада из уфалейских и нязепетровских заводов на Карабайскую гору к берегам оз. Иткуль и оттуда передвигались несколько южнее в окрестности озер Семискуля, Татоша, Ташкуля, Силача и других водоемов Каслинской дачи, держась исключительно у подножия Вишенных гор,

Булдыма и Козлиной горы. С началом таяния снегов происходили обратные переходы косуль на летние стации. Самым главным летним местом обитания была так называемая Белая Степь — обширная плоская возвышенность площадью 100 квадратных верст, расположенная на одинаковом удалении от Полевского, Нижне-Сергинского, Уфалейского и Нязепетровского заводов. Часть косуль оставалась зимовать в восточной части сысертских лесных дач на сысертских увалах. Железная дорога Свердловск — Челябинск, построенная в 1894—1896 гг. прошлого столетия, и возникшие возле нее населенные пункты отрицательно сказались на миграции косуль в этом регионе. По данным С. Л. Ушкова (1947, 1954), каслинское место зимнего отстоя косуль потеряло свое значение в связи с интенсивным освоением этого участка человеком. Ильменские места зимовок по кормовым и защитным условиям являлись худшими по сравнению с каслинским, их емкость не обеспечивала зимовку всей уральской популяции. Сысертские увалы, о которых писал Л. П. Сабанеев, оказались также отрезанными железной дорогой для косули, мигрирующей с запада. Поэтому косуля изменила пути передвижения, описанные Л. П. Сабанеевым, и двигалась со стороны Златоуста и Нязепетровска на Ильменскую гору и далее на юго-восток в лесостепь. В конце 20-х гг. наблюдались переходы косуль, обитающих севернее Свердловска, которые с первой половины октября до конца ноября шли к югу, а весной возвращались на север (Туржанский, 1929). По наблюдениям Ю. В. Аверина (1949), проведенным на территории Ильменского заповедника, миграции косули осенью происходили только с запада на восток, весной — в обратном направлении. Регулярных переходов косуль осенью из Миасского и Златоустовского районов в Каслинский, описанных Л. П. Сабанеевым, к концу 40-х гг. нашего столетия уже не отмечалось. Переходов косуль с севера на юг также не наблюдалось. По словам охотников-промысловиков, только раз на их памяти, зимой 1911/12 г., была массовая перекочевка косуль с севера на юг. Обратного хода животных весной не наблюдалось (Аверин, 1949).

По сообщению П. Я. Деревягина (1930), появление косули в пределах Кустанайского района отмечено впервые в 1915 г., но в 1917 и 1918 гг. она исчезла, а вновь появилась зимой 1920 г. По Б. А. Кузнецову (1948), в 1928 г. косуля появилась в Аман-Карагайском бору, а в 1930 г.— в Наурзумском. По данным М. Н. Лентовского (1928), в Кокчетавском уезде с 1914 г. до начала 20-х гг. косуль было мало, а во второй половине 20-х гг. они появились примерно в 10 пунктах.

Сроки миграции и их интенсивность в разных регионах различные. На Урале, по данным Л. П. Сабанеева (1875), интенсивный переход косуль начинается в конце сентября и заканчивается в конце октября. По нашим наблюдениям, на Урале

начало и конец зимних переходов зависят от состояния погоды. В зимы с ранним выпадением снега переходы заканчиваются раньше. Сроки начала и окончания весенних переходов зависят от таяния снега. В ряде мест существуют незначительные по расстоянию переходы с летних стаций на зимние и обратно. С увеличением снежного покрова и его уплотнением, когда косулям трудно «копытить» корм на полях, они отходят в лесные массивы. Такие перекочевки мы наблюдали в Богдановичском, Ирбитском, Каменском и некоторых других районах Свердловской области.

Таким образом, строительство железной дороги, развитие городов и других населенных пунктов, разветвление сети автомобильных дорог с интенсивным движением автотранспорта на путях переходов и в местах зимовок косуль к концу 40-х гг. нашего столетия привели к изменению путей миграции и резкому снижению численности косуль каслинской популяции. Часть косуль из этой популяции в годы с глубокоснежными и суровыми зимами откочевала к югу, в лесостепь. К концу 40-х гг. косуля появилась в значительном количестве в островных борах юга Челябинской области, таких как Джабык-Қарагайский. Часть косуль продвинулась дальше на юг, в Казахстан. По нашим наблюдениям, на Урале происходит формирование обособленных групп косуль, которые не имеют систематических связей с соседними группами. Этому способствуют работа, проводимая охотничьими организациями по охране, подкормке косуль в зимнее время, уничтожению хищников, а также другие мероприятия, направленные на улучшение условий обитания косули. В настоящее время в южной части Челябинской области на территории Джабык-Карагайского бора сформировалось довольно значительное по численности (1—3 тыс. особей) стадо косуль. В Джабык-Карагайском бору наблюдаются систематические переходы косуль с летних стаций на зимние и в обратном направлении в радиусе 30—50 км. С появлением проталин в бору в конце марта, а в отдельные годы в начале апреля часть косуль уходят из бора в лесостепь. Там они проводят все лето, часто кормятся на посевах многолетних трав и зерновых. После уборки урожая в лесостепи резко сокращается количество кормов и косули осенью переходят в бор. Переходы осуществляют группами от двух до десяти особей, реже более крупными, а также поодиночке.

В отдельные годы с глубокоснежными и суровыми зимами из угодий с недостаточным количеством кормов и повышенной плотностью косуля уходит. Как правило, косули из северной части ареала (Свердловская область) уходят в южном направлении в Челябинскую и Курганскую области, а иногда и дальше на юг, в Казахстан. По сообщению Ю. Н. Куражковского (1952), массовая миграция косуль с севера на юг в Казахстане наблюдалась в 1951 г. По предположению автора, косули шли

в Казахстан из Челябинской области. О наличии в северной части Казахстана популяции косуль, отличающейся от двух других его популяций более крупными размерами особей, сообщает В. Б. Поле (1974). Это сообщение подтверждает наши выводы о существовании переходов косули с Урала в Северный Казахстан. Во время переходов значительное количество косуль погибает от браконьеров, хищников и истощения. В некоторых местностях переходы косуль наблюдаются во второй половине зимы после увеличения высоты снежного покрова (Гептнер и др., 1961). Такие переходы мы наблюдали в Свердловской области в 1971 г. Имеются случаи переходов косуль во время летних засух. Так, летом 1975 г. мы наблюдали переходы косуль на юге Челябинской области.

Подводя итог, можно сделать следующие выводы.

Северная граница ареала косули в течение последнего столетия существенно менялась. В благоприятные в климатическом отношении периоды она продвигалась до 60° с. ш., отдельные заходы наблюдались за широту 62°. Такому продвижению косули на север способствовала деятельность человека при освоении тайги под сельскохозяйственные угодья с заготовкой сена для домашних животных, которым могли питаться косули в зимний период.

Относительно устойчивой северной границей ареала на Урале следует считать 58° с. ш.

В результате нерегулируемого промысла к 20-м гг. нашего столетия численность косули на Урале по сравнению с 70-ми гг. прошлого века резко сократилась.

Ограничение и полное запрещение добычи на отдельных участках, усиление борьбы с браконьерством, сравнительно благоприятные климатические условия, продвижение сельского хозяйства на север позволили косуле увеличить численность к концу 30-х гг. на Урале до 50—60 тыс. голов. Ряд глубокоснежных зим, интенсивный промысел в 1945—1946 гг., возросшая численность хищников, ранняя осенняя вывозка сена из леса привели к снижению количества косули. Начиная с 1968 г. в целом по Уралу численность косули увеличивается. В 1977 г. в этом регионе имелось 27,6 тыс. голов.

В результате хозяйственной деятельности человека прекратились массовые регулярные переходы косуль на зимовки в район Каслинского Урала, что привело к резкому снижению численности косули в этой части региона.

В годы с глубокоснежными и суровыми зимами из угодий с недостаточным количеством кормов часть косуль уходят. Глубокоснежная зима с высотой снежного покрова выше 60 см и сохранением такой глубины снега более 1 мес. приводит к массовой гибели косуль и резкому сокращению ареала.

На юге Челябинской области, в Джабык-Карагайском бору, имеется сравнительно многочисленное стадо косуль, где наблю-

даются систематические переходы животных из бора в лесостепь и обратно.

С организацией охотничьих хозяйств, проведением работ по подкормке косуль в зимний период и усилением борьбы с хищниками и браконьерами наблюдается формирование в определенных угодьях местных групп косуль.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверин Ю. В. Экология косули в Ильменском заповеднике // Тр. Ильмен. гос. заповедника им. В. И. Ленина. 1949. Вып. 4. С. 9—62.

Аверин Ю. В., Ушков С. Л. Животный мир // Тр. Ильмен. гос. запо-

ведника им. В. И. Ленина. 1940. Вып. 2. С. 176-179.

Блузма П. П. Косуля в Литве (эколого-морфологическая характеристика): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. Болденков С., Крайнев Е. Копытные на Украине // Охота и охотничье хоз-во. 1975. № 7. С. 9. Булычев Н. П. Очерк флоры и фауны Ирбитского уезда // Записки

Уральского общества любителей естествознания. Екатеринбург. 1878. Т. 4. C. 1-38.

Виницкий В. Копытные на Урале // Журн. Боец-охотник. 1937. № 9.

C. 26—28.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 428 с.

Гиню нас К. Опора на общественность — основа успеха // Охота и охотничье хоз-во. 1964. № 12. С. 1—3.

Гинюнас К. В охотничьих хозяйствах Литвы // Охота и охотничье

хоз-во. 1973. № 2. С. 4—5.

Громов В. И. Палеонтолого-стратиграфическое изучение террас в нисовьях реки Чусовой (Урал) // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1948. № 11. С. 29-48.

Демидов Г. И. О расширении ареала косули на Урале // Сов. охотник.

194**0**. № 6. C. 49.

Деревягин П. Я. Косули в Кустанайском округе // Охрана природы.

1930. № 8—10. С. 200—202. Дуброво И. А. Плейстоценовые млекопитающие Среднего и Южного Урала и их стратиграфическое значение // Науч. тр. Перм. политехн. ин-та. 1966. T. 20. C. 125—135.

Дукельская Н. М. Опыт обзора фауны млекопитающих государственного Ильменского заповедника // Труды по изучению заповедников. 1928.

Вып. 10. С. 4.

Кириков С. В. Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на южной разграничительной линии // Зоол. журн. 1935. Т. 14, вып. 3. C. 562-563.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов юж-

ной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 411 с.

Кириков С. В. Промысловые животные, природа, среда и человек. М .:

Наука, 1966. 344 с.

Киселев А. А. Ареал косули в Свердловской области // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974 а. Вып. 2. С. 54-57.

Киселев А. А. Охотничье хозяйство Свердловской области // Охота и

охотничье хоз-во. 1974 б. № 7. С. 4—5.

Киселев А. А. Косуля Джабык-Карагайского бора // Охота и охотничье хоз-во. 1977. № 7. С. 10—11. Кузнецов Б. А. Млекопитающие Казахстана. М.: Изд-во МОИП,

1948. 144 c.

Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена. Л., 1971. С. 44—122 (Тр. ЗИН; Т. 49).

Куклин С. А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск: Обл-

издат, 1937. 240 с.

Куражковский Ю. Н. Об адаптации диких копытных к изменениям ландшафта, созданным деятельностью человека // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 2. С. 188—190.

Куражковский Ю. Н. К изучению экологии косули в лесных насаждениях засушливых областей // Охрана природы. 1952. Сб. 15. С. 122—126.

Лавров Н. П. Географическое распространение, биология и хозяйственное значение косули в СССР // Труды по лесному опытному делу. М., 1929. Вып. 6. С. 49—81.

Лентовский М. Н. Косули в Кокчетавском уезде // Охотник. 1928.

№ 8. C. 23.

Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Спб.,

Падайга В. И. Леса и косули // Охота и охотничье хоз-во. 1964. № 11.

C. 15—17.

Падайга В. И. Основы хозяйственного использования косуль // Охота и охотничье хоз-во. 1968. № 5. С. 17.

Поле В. Б. Систематическое положение косули (Capreolus capreolus) в Казахстане // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 12. С. 1833—1839.

Рондла Т. У охотников Эстонии // Охота и охотничье хоз-во. 1974. № 5. C. 3.

Сабанеев Л. П. Предварительный очерк фауны позвоночных Среднего

Урала. М., 1870. 78 с. Сабанеев Л. П. Звериный промысел в Уральских горах // Беседа.

1872 a. № 6. C. 62-108.

Сабанеев Л. П. Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Урала. М., 1872 б. 40 с.

Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала и их географическое распространение в Пермской и Оренбургской губерниях. М., 1874. 128 с. Сабанеев Л. П. Косуля и козлиный промысел в Уральских горах//

Природа. 1875. Кн. 4. С. 1—21.

Скалон В. Н. О расширении косулей своего ареала в Сибири // При-

рода. 1946. № 6. С. 73. Словцов И. Я. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии. М., 1892. С. 18-19.

Тахаев Х. Я. Природные условия и ресурсы Башкирской АССР. Уфа:

Башк, кн. изд-во, 1959, 296 с.

Туржанский Б. В. Заметки о передвижении диких косуль на Урале

(по личным наблюдениям) // Уральский охотник. 1929. № 10. С. 458.

Ушков С. Л. Промысловая фауна Ильменского государственного заповедника // Тр. Ильменского гос. заповедника им. В. И. Ленина. 1947. Вып. 3, ч. 1. С. 113—132.

Ушков С. Л. Переходы косуль на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд.

биол. 1954. Т. 59. С. 9-12.

Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд. МОИП, 1946. 152 с.

Цалкин В. И. Древнее животноводство племен Восточной Европы и

Средней Азии. М.: Наука, 1966. 60 с.

Эверсманн Э. Я. Естественная история Оренбургского края. Спб., 1850. Ч. 2. 255 с.

# СОДЕРЖАНИЕ

Шарова Л. П. Фауна землероек Урала и прилегающих тер-	_
риторий	3
Тюрина Н. А., Габитова А. Т. Обыкновенная бурозубка	
гор Южного Урала	52
Вигоров Ю. Л. Морфологические особенности серой крысы	
_ на Урале	64
Бердюгин К. И. Фауна грызунов Приполярного Урала	79
Садыков О. Ф., Лукьянов О. А. Экология и морфологи-	
ческая изменчивость красной и рыжей полевок на Юж-	
ном Урале	90
Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Горные и равнин-	
ные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал	
и Зауралье)	100
Кузьминых Ю. А., Ширяев В. В. Экология и хозяйст-	
венное значение ондатры на Урале	120
Васильев А. Г., Малафеев Ю. М., Валяева Е. А.	
Популяционная структура рыси на Среднем Урале (фе-	
нетический анализ)	135
Киселев А. А. Қосуля Среднего и Южного Урала .	150

Фауна землероек Урала и прилегающих территорий. Шарова Л. П.// Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

В основу работы положены наши сборы землероек за весенне-летне-осенние сезоны 197.1—1988 гг. из различных районов Урала и Зауралья, а также использованы коллекции зоомузея ИЭРиЖ УрО АН СССР. Исследовано свыше 12 тыс. экз. этой группы животных. Изучены распространение и количественное распределение 10 видов землероек в широтно-зональных районах на горном Урале и прилегающих территориях Зауралья, а также распределение по высотным поясам в горах Урала. Выявленные особенности распространения и распределения землероек в высотных поясах и аналогичных зонах в большинстве случаев не совпадают. К эвритопным относятся обыкновенная, средняя, малая, равнозубая бурозубки, к менее эвритопным — тундряная, крошечная бурозубки и кутора, а к стенотопным — крупнозубая бурозубка, малая и белобрюхая белозубки.

Ил. 12. Табл. 4. Библиогр. 84 назв.

УДК 599: 33(470.55/57): 591.5: 575.22

Обыкновенная бурозубка гор Южного Урала. Тюрина Н. А., Габитова А. Т. // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Приведены данные по размножению, половозрастной структуре и кариотипу популяции обыкновенной бурозубки Иремельского горного массива (Южный Урал). Размножение начинается в конце мая, заканчивается в сентябре, репродуктивный период длится 3-4 мес. Самки в течение периода размножения дают два-три помета со средней величиной выводков в различных высотных поясах от  $6,6\pm0,7$  до  $6,8\pm0,7$ . Соотношение полов зависит от плотности популяции. Установлено, что Иремельская популяция обыкновенной бурозубки по числу хромосом мономорфна, самки в диплоидном наборе имеют 20 хромосом при  $NF_a=36$ , самцы — 21 хромосому при  $NF_a=36$ . Хромосомная раса обыкновенной бурозубки относится к типу B, а также к «западному» типу в пределах ареала обитания этого вида.

Табл. 3. Библиогр. 25 назв.

УДК 591.15+599.32.4

**Морфологические особенности серой крысы на Урале.** В и горов Ю. Л. // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

По материалам коллекции зоомузея ИЭРиЖ УрО АН СССР и сборов автора изучено соотношение внешних размеров серых крыс Rattus norvegicus norvegicus, проведен многомерный анализ по восьми размерам черепа. Выявлено, что ранее известная хромосомная и биохимическая дифференциация крыс Свердловска и Уфы сопровождается морфологической дифференциацией. Географическое положение популяций вличет на длину хвоста (Свердловск — Уфа) и тела (две выборки Башкирии). Эти различия, а также несходство размеров самцов и самок гораздо больше, чем у крыс, обитающих при разной температуре на мясокомбинате Уфы. С помощью канони-

ческого анализа различия размеров черепа крыс Башкирии и Среднего Урала выявлены главным образом по индексу скуловой ширины черепа (отношению к длине верхней диастемы). Они были примерно такими же, как между среднеуральскими и более южными пасюками (Поти, Ташкент) или пасюками, отобранными на меньшую злобность («линия» К. Л. Ляпуновой), но меньше, чем различия в размерах черепа диких и белых лабораторных крыс Вистар. Факторы, вызывающие дифференцию крыс Урала, влияют сильнее, чем температурные условия обитания и географическая широта, а также факторы дифференциации пасюков в некоторых других западных участках евразийского ареала.

Ил. 5. Табл. 5. Библиогр. 18 назв.

УДК 599.323.4+591.557

Фауна грызунов Приполярного Урала. Бердюгин К. И. // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Продолжено описание грызунов наименее изученной части Уральских гор — Приполярного Урала, начатое в коллективной монографии «Млекопитающие Уральских гор». Выявлены количественные различия между фаунами восточной предгорной равнины и других участков Приполярного Урала. Они столь же велики, как между фаунами верхних поясов гор разных географических районов Уральского хребта. Отражены некоторые существенные аспекты соотношения разных видов всравниваемых фаунах.

Ил. 1. Табл. 3. Библиогр. 11 назв.

УДК 599.3+591.5

Экология и морфологическая изменчивость красной и рыжей полевок на Южном Урале. Садыков О. Ф., Лукьянов О. А.// Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Описаны местообитания и использование территории красными и рыжими полевками на Южном Урале. Особое значение для жизни полевок имеют каменистые россыпи, в которых поддерживается стабильность температуры и влажности. В них исключены катаклизмы, связанные с экстремальными погодными ситуациями (талые, ливневые воды, наледи). Красные и рыжие полевки образуют в горах сложную сеть постоянных поселений, или резерваций, и временных поселений. Видовая специфика пространственной структуры проявляется только в благоприятные периоды года и связана с различным использованием антропогенной экологической мозаики. Размножение этих видов полевок в горах начинается уже в марте, но чаще в мае. Продолжительность периода размножения варьирует от 3 до 6 мес.

В горах Южного Урала у красной и рыжей полевок признаки северного морфотипа проявляются сильнее, чем у самых северных популяций этих видов. Полевки с Южного Урала крупнее своих сородичей из других участков Урала. Для них характерны половой диморфизм (самки крупнее самцов), фазовая изменчивость (полевки на максимуме численности крупнее, чем на минимуме, и характеризуются иными пропорциями и большей скоростью роста). Биотопическая же изменчивость в связи с большой подвижностью полевок выражена слабо.

Табл. 7. Библиогр. 5 назв.

**Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки** (Южный Урал и Зауралье). Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Настоящая работа — результат многолетних исследований (1974—1976, 1980—1988 гг.) одного из специфических видов землероек — обыкновенной слепушонки. Проведен сравнительный анализ пяти горных (Южный Урал) и пяти равнинных популяций (Зауралье) обыкновенной слепушонки по окраске (ярко выраженный полиморфизм), количественному составу семей и численности, возрастной структуре и соотношению полов, размножению, сезонным миграциям, демографическому составу, а также краннологическим и морфофизиологическим показателям. Для анализа использованы около 2000 слепушонок полевого (коллекционного) сбора и данные по меченым животным (более 400 экз.).

Табл. 15. Библиогр. 18 назв.

УДК 591.5+599.7

Экология и хозяйственное значение ондатры на Урале. Кузьминых Ю. А., Ширяев Ю. А.//Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

На основании материалов стационарных и полевых исследований, а также ведомственных данных рассматриваются экологические особенности ондатры в Уральской зоне (Свердловская, Пермская, Курганская, Тюменская и Челябинская области). Приведены сведения по формированию ареала ондатры в таежной и лесостепной зонах, рассмотрены причины колебаний численности, характер распределения и устройства убежищ, особенности питания и размножения ондатры в различных частях региона.

Установлено, что ресурсы акклиматизанта значительно снизились после «акклиматизационного взрыва», однако ондатра сохранила свое значение как промысловый вид. Запасы зверька используются нерационально. Возможно значительное увеличение заготовок даже при существующей низкой численности.

Библиогр. 38 назв.

УДК 575.17:599.749.7

Популяционная структура рыси на Среднем Урале (фенетический анализ) Васильев А. Г., Малафеев Ю. М., Валяева Е. А. // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Использован фенетический подход к изучению структуры населения рыси на Среднем Урале. На основе факторного анализа неоднородности условий среды по районам, откуда имелся краниологический материал, были сформированы естественные выборки черепов рыси. Фенетический анализ, проведенный по комплексу из 20 неметрических пороговых признаков черепа рыси, показал, что население рыси Свердловской области представляет собой единую, но пространственно структурированную популяцию, крайние поселения которой в фенетическом отношении более своеобразны, чем центральные. Наибольший обмен генетической информацией обнаружен между

восточной и южной частями населения рыси в исследованном регионе.

Ил. 5. Табл. 3. Библиогр. 17 назв.

УДК 591,522(470.5): 591.526: 599.735.3

Косуля Среднего и Южного Урала. К и селев А. А. // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992.

Косуля относится к числу тех видов диких животных, которые приспосабливаются к условиям существования в измененном человеком ландшафте. Вид перспективен для густонаселенных районов Среднего и Южного Урала. Косуля представляет интерес для спортивной охоты. При увеличении численности и плотности на нее может быть разрешена и промысловая охота. В данной работе изучены ареал косули и его изменения на протяжении последних 100 лет, приведены данные о численности косули в конце прошлого столетия и в текущем веке, проанализированы причины, влияющие на изменение ареала и численности косули.

Библиогр. 46 назв.

#### ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО РАН по плану выпуска 1992 г.

Редактор А.И.Пономарева Художник М.Н.Гарипов Технический редактор Е.М.Бородулина Корректоры Г.К.Лохнева, А.В.Курленко

НИСО 232(90)—1765. Сдано в набор 12.12.91. Подписано в печать 16.06.92. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная, Печать высокая. Усл. печ. л. 10,5. Уч.-изд. л. 13. Тираж 600. Заказ 581. Цена с — 1765

620008, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202. Институт экологии растений и животных. Типография изд-ва «Уральский рабочий». 620219, Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.