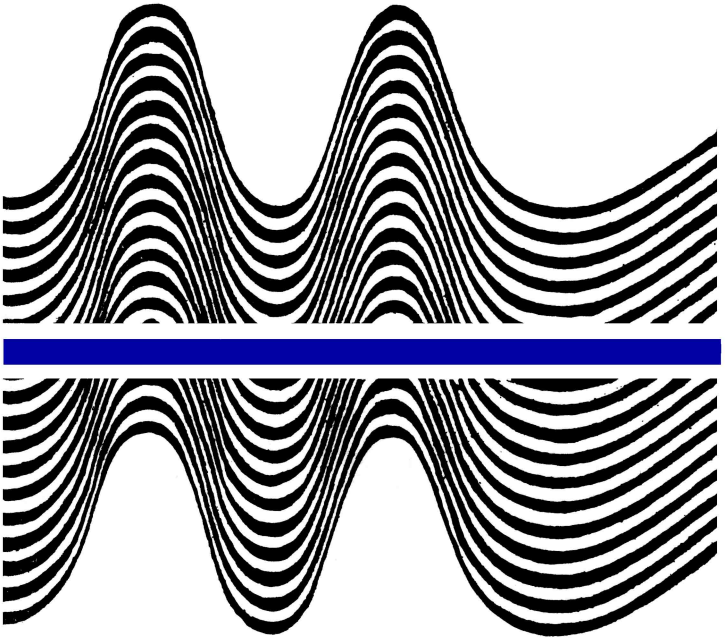
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

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**

Рецензенты

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

ISBN 5-7691-0207-1. © Издательство «Наука», 1992

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛЬСКИХ ГОР 1992

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 популяцию 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, ландшафтно-экологическими 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

Таблица 1

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

Переменные	Фактор				
	I	II	III	IV	V
Плотность населения	—0,04	0,44	0,65	0,35	—0,15
Плотность железных дорог	0,09	0,41	0,54	0,26	0,23
Плотность безрельсовых дорог	0,35	0,40	0,29	—0,34	0,06
Относительная площадь почв					
горно-подзолистых	—0,61	0,43	—0,02	0,45	—0,23
дерново-подзолистых	0,12	—0,19	0,52	—0,35	0,62
серых лесных	0,40	0,51	0,30	—0,52	—0,08
черноземов	0,79	—0,02	—0,08	0,15	—0,25
Относительная площадь лесов					
еловых	—0,46	0,48	—0,51	—0,21	0,36
сосновых	—0,37	—0,49	0,65	—0,25	—0,28
березово-осиновых	0,26	—0,08	—0,27	0,75	0,40
Относительная площадь с/х угодий	0,75	0,45	—0,07	—0,11	—0,27
Деградация естественной 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 осадков	—0,71	0,58	—0,16	—0,13	0,03
Вклад фактора в дисперсию, %	26,5	17,4	14,1	10,9	7,4

* Оценивалась в баллах (1—3) по: Карта охраны..., 1980.

районе в пересчете на 100 га для зайца-беляка и 10 000 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-

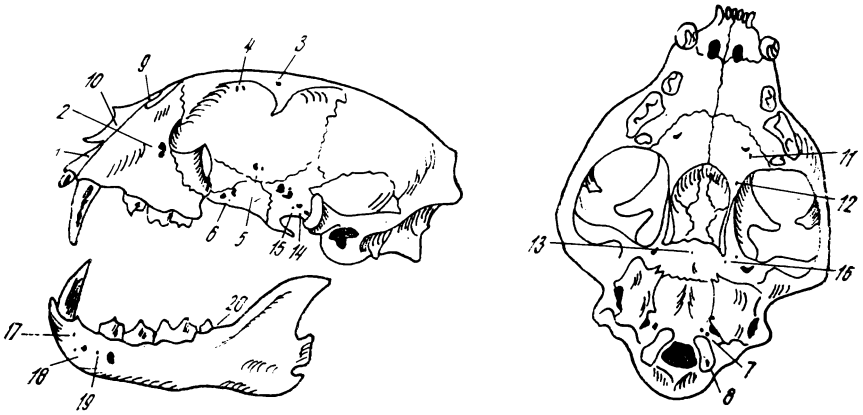


Рис. 1. Схема расположения на черепе рыси фенов неметрических пороговых признаков

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 (Berry, 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 (SjØvold, 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).

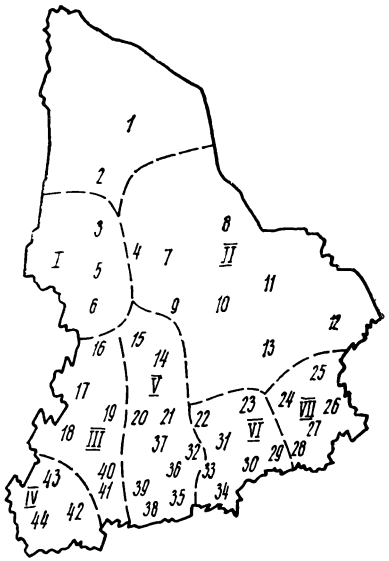
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

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.

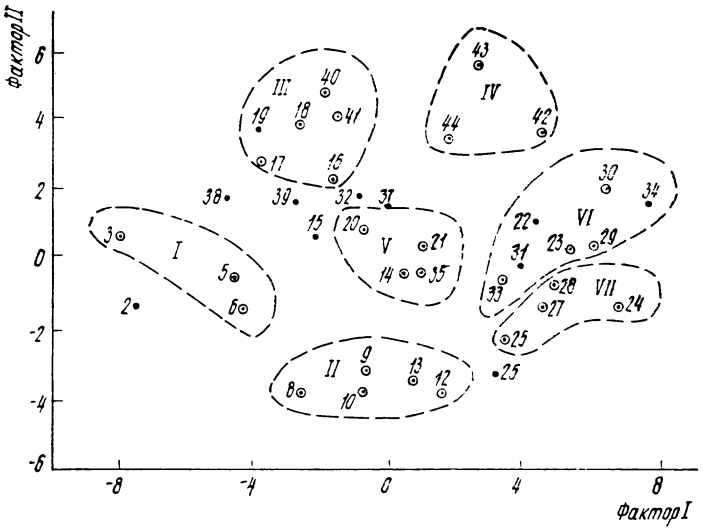


Рис. 3. Факторный анализ сходства административных районов Свердловской области по комплексу физико-географических, ландшафтно-экологических и антропогенных параметров (см. табл. 1). Нумерация районов приведена на рис. 2. *Кружками* обведены районы, из которых имеются элементарные серии черепов рыси.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

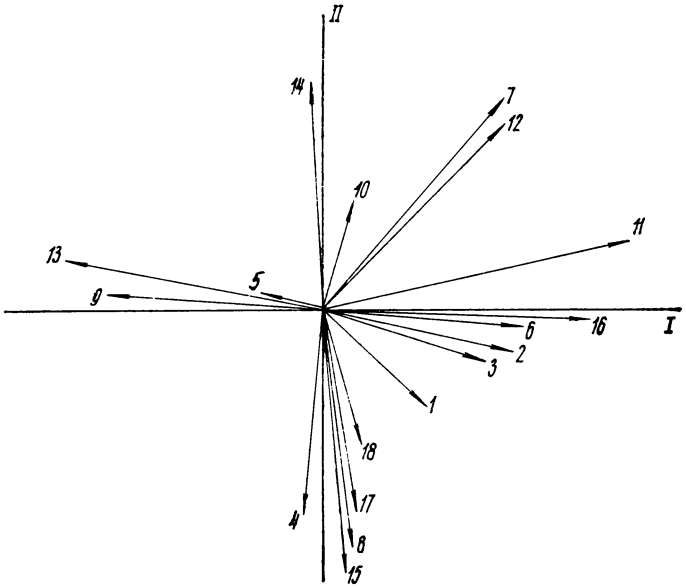


Рис. 4. Факторный анализ согласованности средней многолетней «урожайности» волка, рыси и зайца-беляка с разнообразием условий среды по административным районам Свердловской области

1 — 11 — факторы; *1—15* — номера переменных, указанных в табл. 1; *16—18* — номера переменных, характеризующих среднюю многолетнюю «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 представлены соответствующими 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-

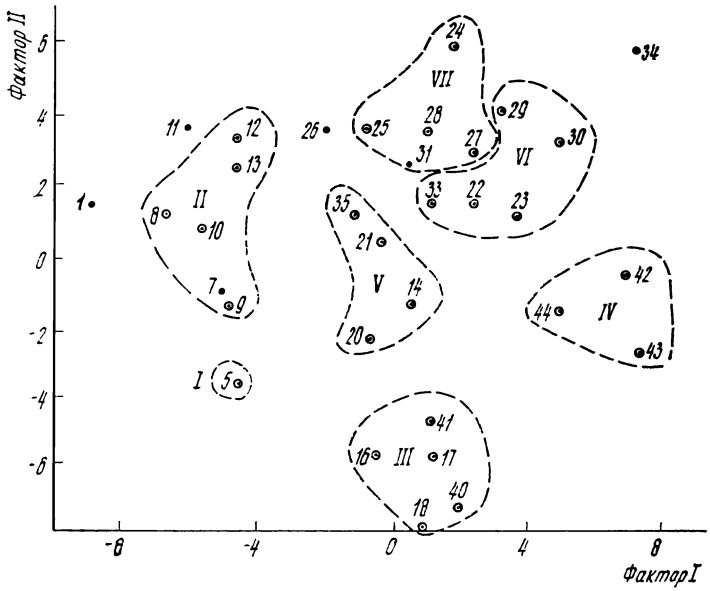


Рис. 5. Факторная классификация районов Свердловской области по комплексу переменных (см. табл. 1), включая параметры «урожайности» волка, рыси и зайца-беляка.

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 зуба — 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 удвоенного 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-

Таблица 2

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

Номер признака	Выборка						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
1	97,1	93,1	95,4	94,9	96,4	93,0	93,5
2	11,1	5,5	3,8	0	2,4	5,5	3,4
3	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
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
	$n=36$	$n=74$	$n=161$	$n=60$	$n=86$	$n=147$	$n=237$

Примечание. 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

Выборка	I	II	III	IV	V	VI	VII	Средняя уникальность
I	—	0,015*	0,031	0,054	0,028	0,020*	0,051	0,033
II	0,014	—	0,006*	0,025	0,014*	0,006*	0,016	0,014
III	0,012	0,007	—	0,022	0,005*	0,015	0,016	0,016
IV	0,015	0,010	0,008	—	0,024	0,023	0,023	0,029
V	0,013	0,008	0,006	0,010	—	0,011*	0,019	0,017
VI	0,012	0,007	0,004	0,008	0,006	—	0,005*	0,013
VII	0,011	0,006	0,004	0,007	0,005	0,004	—	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 признаков (SjØvold, 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 северо-восточной (II), существенно отличается от смежной северо-западной (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 (Berry, 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: северо-западной (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 насе-

ления 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. Т. 22, № 7. С 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. 115 с.

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

Шварц С. С. Популяция — элементарный объект охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. 1974. № 10. С. 16—17.

Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.

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—180.

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