РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи
УДК 59:591.9:591.5:599.363

ШАРОВА Лидия Петровна

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ЗЕМЛЕРОЕК УРАЛА
(Mammalia, Soricidae)

03.00.08 - зоология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 1994

Работа выполнена в Институте экологии растений
и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель: академик В.Н.Большаков
Официальные оппоненты: доктор биологических
наук, профессор
Л.М.Сюзюмова
кандидат биологических
наук, доцент
А.М.Марвин

Ведущая организация: Пермский государственный университет

Защита состоится " 26 " апреля 1994 года в 16 час.
на заседании специализированного совета по защите диссертаций
на соискание ученой степени доктора наук в Институте экологии
растений и животных Уральского отделения РАН
по адресу: 620008, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

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

Автореферат разослан " 25 " марта 1994 года

Ученый секретарь
специализированного
совета, к.б.н. М.Г.Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема сохранения биоразнообразия приобрела в настоящее время особую актуальность. Решение этой проблемы особенно важно для регионов, где степень антропогенного воздействия на естественные экосистемы велика, что характерно, например, для Урала (Большаков, Садыков,1988). Уникальное сочетание высотной поясности в горах с широтной зональностью от Полярного до Южного Урала (Горчаковский,1966, 1968) позволяет рассматривать Уральский регион в качестве адекватной модели для изучения закономерностей формирования фаунистических комплексов в высотно-поясном и широтно-зональном аспектах (Большаков,1970,1972). Особенно актуальным становится изучение тех компонентов фауны, которые играют важную роль в функционировании экосистем. Среди мелких млекопитающих такой группой животных можно считать землероек (Soricidae), которые занимают особое место в трофических цепях наземных экосистем (Шварц,1963; Ивантер,1975; Ильенко,Крапивко,1989). Актуальность их изучения на Урале определяется еще и тем, что до настоящего времени землеройки в пределах Уральского региона остаются одной из наименее изученных групп млекопитающих (Шарова,1992).

Цели и задачи. Основная цель работы заключалась в исследовании фауны, популяционно-экологической структуры и изменчивости землероек Урала. При этом ставились следующие задачи исследования:

1. Выявить видовой состав землероек, изучить границы и особенности их распространения, а также количественное распределение в широтно-зональном и высотно-поясном аспектах в пределах Уральского региона;

2. Исследовать экологическую специфику популяций доминирующих видов (обыкновенной и средней бурозубки) в разных высотных поясах на Северном Урале и разных типах леса на Среднем Урале, включая анализ численности, биотопического размещения, возрастно-полового состава, размножения, изменчивости морфологических и морфофизиологических признаков.

3. Изучить изменения в популяционной структуре обыкновенной и малой бурозубок в экстремальных условиях среды (на примере воздействия засухи) на Южном Урале;

4. Исследовать морфологическую изменчивость вида-доминанта - обыкновенной бурозубки и на ее основе выявить географические популяционные группировки в пределах региона.

Научная новизна Впервые на значительном материале, охватывающем население землероек всех основных природных зон и высотных поясов Урала, проведен комплексный эколого-фаунистический анализ,

включающий детальное изучение распространения видов и их количественное распределение в широтно-зональном и высотно-поясном аспектах. Уточнены границы распространения 10 видов землероек, относящихся к родам Sorex, Neomys и Crocidura. Установлено, что граница ареала крупнозубой бурозубки расположена значительно западнее и юго-западнее, чем отмечалось ранее. Впервые обнаружен уникальный механизм восстановления численности популяции обыкновенной бурозубки в год депрессии, последовавшей за сильной засухой, за счет ускорения полового созревания и участия в размножении сеголеток.

Практическая значимость. Результаты работы используются при создании кадастра животного мира Уральского региона, а также при планировании и проведении санитарно-эпидемиологических работ, природоохранных мероприятий, исторической реконструкции фаун и выявлении истории формирования современных ареалов видов землероек. Материалы диссертации широко используются при чтении курсов лекций по териологии в Уральском государственном и Уральском педагогическом университетах.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались и обсуждались на отчетных сессиях и собраниях Уральского отделения ВТО в Институте экологии растений и животных (1975-1992); на региональных совещаниях - "Исследования природы заповедников Урала" (Свердловск, 1987); "Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования" (Миасс, 1986); III, IV, V съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986, 1990); Всесоюзных совещаниях: "Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих" (Москва, 1983); III Всесоюзной школе-семинаре по экологии горных млекопитающих (Нальчик, 1987), V Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале" (Тбилиси, 1988), Всесоюзном совещании по проблеме кадастра и учета животного мира (Уфа, 1989) и на 1 Всесоюзном совещании по биологии насекомоядных млекопитающих (Новосибирск, 1992).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 32 работы.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения; изложена на 188 страницах, содержит 24 рисунка и 38 таблиц. Список цитированной литературы включает 232 наименования, из них 31 на иностранных языках.

ВВЕДЕНИЕ. Сформулирована актуальность и новизна эколого-фаунистического исследования землероек в пределах всего Уральского региона, обоснованы и поставлены основные цели и задачи работы.

Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ РАБОТЫ. Основной материал собран в ходе экспедиционных и стационарных работ, проводившихся во всех основных природных зонах и высотных поясах Урала в течение длительного периода наблюдений (1971-1993 гг.). Всего изучено в горной и равнинной части Урала свыше 40 географических точек, основные из которых приведены на рис.1. В работе также широко использованы коллекции землероек, хранящиеся в Зоологическом музее Института экологии растений и животных УрО РАН. Всего исследовано около 13 000 экз. землероек. Видовая диагностика землероек полностью проведена автором. За весь период полевых работ отработано свыше 50 тысяч ловушко-суток и около 4 тысяч канавко-суток. Относительная численность животных оценивалась в пересчете на 10 канавко-суток (Юдин,1969; Ивантер,1975). Ошибка ее средней величины, рассчитывалась по В.С.Смирнову (1964).

Выделение возрастных групп у землероек проводилось по стертости зубов, развитию гребней и швов на черепе, стертости волосяного покрова в части хвоста и лапах, а также развитости тимуса (Шварц, 1959; Юдин, 1971; Ивантер, 1974, 1975; Denel,1949).

При анализе размножения в популяциях землероек учитывали: число эмбрионов, средний размер эмбриона, вес матки с эмбрионами, случаи резорбции эмбрионов, развитость молочных желез и наличие лактации. У самцов определяли вес семенника. Для оценки половозрелости молодняка проведен гистологический анализ семенников на активность сперматогенеза и цитологический анализ влагалищных мазков, взятых у самок по методике Я.М.Кабак (1945) совместно с В.П.Маминой. В работе широко использовался метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). У землероек, отловленных в различных районах Урала, измерялись: длина тела, хвоста и ступни, кондилобазальная длина черепа, ширина и высота черепа, длина и ширина рострума, предглазничная ширина, длина верхнего ряда зубов (Юдин, 1971; Долгов, 1972, 1985). Проведена стандартная статистическая обработка материала (Плохинский,1970; Ивантер,1979). При множественных сравнениях использовали S-метод однофакторного дисперсионного анализа Шеффе (1980). При изучении морфологической изменчивости обыкновенной бурозубки применены многомерные статисти-

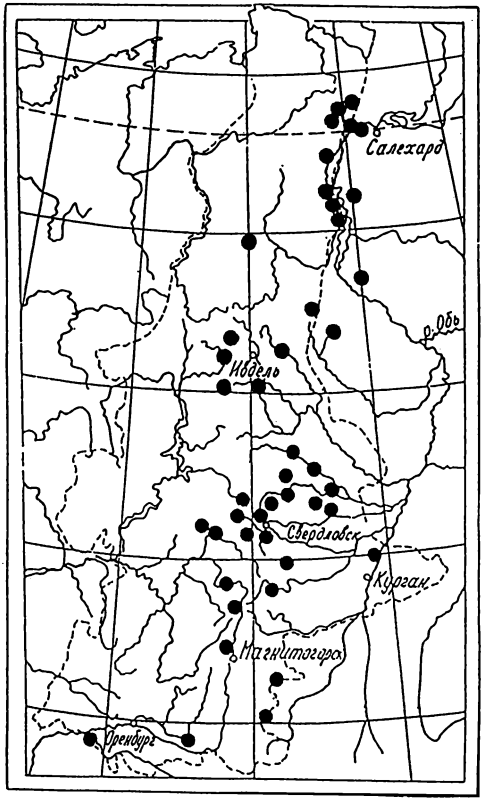

Рис. I. Районы сбора землероек на Урале и прилегающих территориях

ческие методы дискриминантного и кластерного анализа (Ким и др., 1989; Sneath, Sokal,1973).

Глава 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ ЗЕМЛЕРОЕК УРАЛА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИИ. В главе дан повидовой обзор особенностей распространения, количественного распределения и биотопического размещения землероек в горах и на равнине. В диссертации приведены детальные материалы по этим характеристикам, включая карты-схемы географического распространения для каждого вида.

Показано, что на изученной территории обитают 10 видов землероек (сем.Soricidae), относящихся к 3 родам: обыкновенная, тундряная, средняя, малая, равнозубая, крупнозубая, крошечная бурозубки (Sorex); водяная кутора (Neomys); малая, белобрюхая белозубки (Crocidura). Рассмотрены особенности распределения землероек в широтно-зональном (в горах и на равнине) и высотно-поясном аспектах (в горах севера и юга).

Анализ распределения видов в широтно-зональном направлении показал, что наибольшее количество видов землероек (восемь) характерно для районов средней части Урала, как в горах, так и на равнине (табл.). К югу от этих районов количество видов почти не меняется (в горных районах уменьшается лишь на один вид). В сообществах землероек, удаленных к северу от средней части хребта и равнины, где встречено восемь видов, число видов уменьшается на два - на Северном Урале и в Полярном Зауралье, на три - на Приполярном Урале и Приполярном Зауралье, а также на Полярном Урале. Между горным и равнинным сообществами землероек на Приполярном и Южном Урале обнаружены различия по видовому составу, что несвойственно для других районов. Кроме того, на Приполярном и Полярном Урале в горных районах, в том числе в высотных поясах г.Неройка и г.Красный Камень, наблюдалась смена доминирующих видов.

Изучение распределения видов в высотно-поясном аспекте показало, что наибольшее количество видов землероек (шесть) и сходный их набор характерны для высотных поясов гор Южного Урала: горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового поясов (гора Иремель). В высотных поясах гор севера число видов землероек сокращается с шести в горно-таежном до четырех в подгольцовом и горно-тундровом на Северном Урале (гора Косьвинский Камень) и аналогично с пяти видов до двух - на Приполярном Урале (гора Неройка), с пяти до трех - на Полярном Урале (гора Красный Камень), где отдельные виды землероек выше горно-таежного пояса не заходят. Установлено, что в подгольцовый и горно-тундровый пояса не проникают тундряная бурозубка и кутора - на Северном, тундряная, малая и равнозубая бурозубки - на Приполярном, обыкновенная бурозубка и водяная кутора - на Полярном Урале.

Во всех горных и равнинных сообществах землероек, за исключением районов Полярного и Приполярного Урала, видом доминантом выступает обыкновенная бурозубка. В фаунах от Полярного до Южного Урала, включая Зауралье, наблюдается перераспределение субдомини-

Таблица

Видовой состав и обилие землероек в разных районах Урала и прилегающих территорий Зауралья, %

Вид	Физико-географические районы									
	Южный		Средний		Северный		Приполярный		Полярный	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Бурозубки:										
Обыкновенная	56.6	65.4	69.1	75.9	80.4	70.6	37.0	79.0	43.5	70.3
Тундряная	0.02	1.8	0.4	0.2	0.5	0.7	1.4	1.0	31.7	13.6
Средняя	13.9	–	23.3	13.4	15.3	18.4	58.8	11.3	17.2	9.7
Малая	7.5	21.3	2.0	4.9	2.2	6.0	1.4	7.7	7.2	6.0
Крупнозубая	–	0.2	0.1	0.1	–	0.7	–	–	–	0.2
Равнозубая	19.8	0.1	4.2	4.4	–	2.0	1.4	–	–	–
Крошечная	0.78	–	0.8	0.6	0.9	0.9	–	1.0	–	–
Водяная кутора	1.4	10.4	0.1	0.5	0.7	0.7	–	0.2	0.4	–
Белозубки:										
Белобрюхая	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–
Малая	–	0.7	–	–	–	–	–	–	–	–
Общее число особей	63340	1904	2558	1399	738	531	46	300	670	601
Общее число видов	7	8	8	8	6	8	5	6	5	5

Примечание: I – горная часть; II – прилегающая равнина; (–) – вид не обнаружен

рующих видов: субдоминантом обыкновенной в фауне Полярного Урала является тундряная, Северного и Среднего Урала - средняя, Южного Урала - равнозубая, а Южного Зауралья - малая бурозубка. В горной фауне на Приполярном Урале доминирует средняя, на втором месте при этом находится обыкновенная бурозубка, а в равнинной фауне у этих видов наблюдается смена доминирования. В высотных поясах гор Приполярного и Полярного Урала также отмечена смена доминирующих видов. На Приполярном Урале (г.Неройка) в горно-таежном поясе доминирует средняя, которая в подгольцовом и горно-тундровом уступает место обыкновенной бурозубке. На Полярном Урале (г.Красный Камень) в горно-лесном поясе по степени доминирования землеройки распределены следующим образом: 1 место - обыкновенная, 2 - тундряная, 3 - средняя бурозубка, а в среднем и верхнем высотных поясах средняя бурозубка выходит на первое место, потеснив тундряную, тогда как обыкновенная здесь вообще не отмечена. Порядок иерархии малочисленных видов в сообществах землероек при этом не меняется. Горная фауна в целом беднее, чем равнинная.

Глава 3. ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БУРОЗУБОК (НА ПРИМЕРЕ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ) СЕВЕРНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА. На примере двух доминирующих видов бурозубок - обыкновенной и средней, обитающих в условиях высокогорий Северного Урала и низкогорной части Среднего Урала изучены особенности экологической структуры популяций в разных биотопах. Исследовали относительную численность, возрастно-половой состав, особенности размножения, морфологические и морфофизиологические признаки в разных высотных поясах Северного Урала (г.Косьвинский Камень), а также в коренных и производных типах леса на Среднем Урале (Висимский заповедник).

На основе стационарных исследований в районе горы Косьвинский Камень (Северный Урал) установлено, что среднелетние показатели численности изменялись по годам (1977-1978,1981) от 16,9 ± 1,15 до 22,4 ± 1,25 у обыкновенной бурозубки и от 1,5 ± 0,86 до 7,6 ± 0,74 зверьков на 10 канавко-суток у средней. Детальное изучение населения обыкновенной и средней бурозубок проведено по материалам 1978 года. Наибольшая попадаемость зверьков в канавки отмечена в горно-таежном поясе, где численность на 10 канавко-суток составляла 16,3 ± 1,12 у обыкновенной бурозубки и 2,5 ± 0,44 - у средней. Численность обыкновенной бурозубки в подгольцовом поясе оказалась в 2 раза, а в горно-тундровом в 3 раза ниже, чем в горно-таежном.

Аналогично изменяется численность по высотным поясам и у средней бурозубки.

В начале лета в верхних высотных поясах у обоих видов бурозубок встречались лишь единичные экземпляры зимовавших особей, а прибылые не были отмечены. В нижнем горно-таежном поясе зимовавшие обыкновенные бурозубки составляли 88%, а прибылые 12%, а у средней соответственно 71,5% и 28,5%. В середине лета в среднем и верхнем поясах в массе появляются прибылые зверьки, которые к августу составляют в этом поясе у обоих видов 100%. Таким образом, верхний - горно-тундровый и средний - подгольцовый пояса не являются постоянными местообитаниями, а заселяются молодыми особями только в сезон размножения из нижележащего горно-таежного пояса. На это указывают и особенности протекания размножения в разных поясах в течение лета. В середине лета в отловах зимовавшие и прибылые самки обыкновенной бурозубки с признаками размножения в отловах составляли соответственно: в горно-таежном - 10,9 % и 2%, в подгольцовом - зимовавших не отмечено, а прибылые - 1,7 %, в горно-тундровом, наоборот, прибылых не обнаружено, а доля размножающихся зимовавших составила 10,2 %. У средней бурозубки в верхних высотных поясах размножавшихся самок не обнаружено, что указывает на то, что у этого вида репродуктивная часть популяции находится только в нижнем горно-таежном поясе. Средняя величина помета зимовавших самок у обыкновенной бурозубки составила 7,0 ± 0,13, а у средней - 5,0 ± 0,21. Биотопических различий по плодовитости самок у каждого вида не обнаружено.

У обыкновенной бурозубки первые находки беременных самок отмечены в конце второй декады июня, а появление первых молодых зверьков приурочено к концу месяца. В конце июля и начале августа наблюдалось резкое увеличение численности молодых зверьков, масса и размеры которых равны только что вышедшим из гнезда (Шарова,1979). Эти молодые зверьки представляют собой смесь вторых пометов зимовавших и первых пометов прибылых самок обыкновенной бурозубки, что соответствует второй генерации. У средней бурозубки единственный максимум выхода молодых зверьков наблюдался в конце первой декды июля, т.е. на две недели позже, чем у обыкновенной.

При сравнении морфологических и морфофизиологических признаков достоверные различия обнаружены у обыкновенной бурозубки в группе прибылых самцов лишь по индексу печени. Индекс печени у зверьков из верхнего пояса был выше, чем в нижнем, горно-таежном, что можно

связать с необходимостью больших энергетических резервов в пессимальных условиях верхних поясов гор.

В итоге можно утверждать, что население разных высотных поясов горы Косьвинский Камень у каждого из изученных видов представляет собой единую популяцию с хорологическим ядром, расположенным в нижнем горно-таежном поясе.

На основе многолетних стационарных исследований в Висимском заповеднике (1986-1993 гг.) проведено сравнение населения обыкновенной и средней бурозубок из коренных и производных лесных биотопов. Исследована динамика численности бурозубок, захватившая один полный популяционный цикл, включающий фазы депрессии (1987, 1990), подъема (1988) и спада численности (1986). Выявлены колебания относительной численности по годам; у обыкновенной - 18-кратные - в коренном и 10-кратные - в производном, и у средней - 15-ти кратные - в коренном и 36-ти кратные - в производном типах леса. В коренном типе леса на фазе депрессии численности (1987 г.) наблюдалась смена доминирующих видов, где обыкновенная бурозубка уступила место средней. За все годы наблюдений у средней бурозубки численность в коренных местообитаниях была выше, чем в производных, а у обыкновенной совпадала, что, по-видимому, связано с ее общим доминированием.

У обыкновенной бурозубки зимовавшие самки с признаками размножения в производных березняках не обнаружены, а в коренных ельниках они составляли 3,7 %. Однако у этого вида прибылые самки размножались в обоих типах леса и составляли 4,1 % - в коренном и 2,7 % - в производном. Это свидетельствует о том, что у обыкновенной бурозубки основная репродуктивная часть популяции находится в коренных таежных лесах. У средней бурозубки размножавшиеся зимовавшие самки составляли 12,2 % - в коренном, 3 % - в производном, а прибылые соответственно: 6,3 % и 3 %. Эти данные убеждают в том, что у средней бурозубки размножение происходит в обоих типах леса, а это означает, что степень освоенности производных местообитаний у этого вида выше, чем у обыкновенной.

Биотопических различий по плодовитости не было выявлено ни у одного вида в обеих возрастных группах самок. Средняя численность помета у обыкновенной бурозубки составила 6,5 $\pm$ 0,22, а у средней - 7,5 $\pm$ 0,16 эмбриона на самку.

У обыкновенной бурозубки в группе прибылых самцов у животных из коренных биотопов меньше масса тела ($t = 3,3$; $p < 0,05$), больше

индексы почки ($t = 2,7$; $p < 0,05$) и печени ($t = 1,9$; $p < 0,05$) по сравнению со зверьками из производных биотопов. У средней бурозубки, как и у обыкновенной, индекс печени более высок у прибылых самцов из коренного типа леса ($t = 2,95$; $p < 0,05$).

В целом анализ показал, что как у обыкновенной, так и у средней бурозубки, население разных биотопов на Среднем Урале, также как на Северном, составляют единую популяцию, ядро которой находится в коренных горно-таежных биотопах. Производные биотопы служат резервуаром для избыточного молодняка и заполняются как половозрелым, так и неполовозрелым расселяющимся молодняком в период его выхода из коренных биотопов в течение лета.

Таким образом, выявлена экологическая специфика северо-уральских и средне-уральских популяций двух видов бурозубок. Для популяции обыкновенной бурозубки на Среднем Урале свойственны: низкий уровень численности, его многократные колебания по годам, удлинение генеративного периода, а для популяции средней бурозубки: высокий уровень численности, у зимовавших самок увеличение числа пометов до двух, участие в размножении прибылых самок по сравнению с северной популяцией.

Глава 4. ВОЗДЕЙСТВИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ (НА ПРИМЕРЕ ЗАСУХИ) НА СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ И МАЛОЙ БУРОЗУБОК НА ЮЖНОМ УРАЛЕ. На основе стационарных исследований (1972, 1974, 1976-1978 гг.) вблизи поселка Кашкук Кувандыкского района Оренбургской области проведен анализ последствий влияния сильной засухи 1975 г. на популяционно-экологическую структуру двух доминирующих видов бурозубок. Изучали динамику относительной численности, возрастно-половой структуры, размножения, морфологических и морфофизиологических признаков у обыкновенной и малой бурозубок в годы с разными уровнями численности: предзасушливого года (1974), которому предшествовал год с нормальными климатическими условиями, и ряда лет после засухи 1975 года - депрессия численности (1976), годы подъема численности (1977-1978). Показано, что на Южном Урале в 1976 году после засушливого лета, по сравнению с годом, предшествующим засухе (1974) численность обыкновенной бурозубки снизилась в 10 раз, а малой - в 2,5. Численность обоих видов в первый год после засушливого лета была близка: у обыкновенной - $0,60 \pm 0,07$, а у малой - $0,90 \pm 0,06$. В этот год доминант - обыкновенная бурозубка уступила место субдоминанту - малой бурозубке. В последующие

годы у этих видов динамика численности популяции различалась: у доминанта - обыкновенной бурозубки численность нарастала и достигла уровня предзасушливого года на третий год после засухи, а у малой - оставалась на низком уровне все годы после засухи. В целом в районе исследований за все годы средняя численность обыкновенной бурозубки была в 2,5 раза больше, чем малой.

В год перед засухой (1974) у обоих видов бурозубок первое появление молодых зверьков отмечено в начале июня. С июня к июлю доля прибылых особей возрастала с 83,3 % до 96,3 % - у обыкновенной и с 84,4 % до 93,3 % - у малой бурозубки. В первый год после засушливого лета (1976) первое появление молодняка малой и обыкновенной бурозубок по времени совпадало. Однако, первые поимки молодых зверьков зафиксированы в середине июня, а подъем численности - в конце второй декады месяца, что указывает на то, что в год депрессии зимовавшие самки приступили к размножению на две недели позже по сравнению с предзасушливым годом. На второй год после засушливого лета (1977) первые поимки прибылых особей зафиксированы в конце мая - у обыкновенной и в начале июля - у малой бурозубки. Эти данные показывают, что сроки вступления зимовавших самок в годы депрессии и первого подъема численности у обыкновенной бурозубки совпадают во времени, а размножение малой бурозубки на второй год после засухи началось на месяц позже по сравнению с годом депрессии. На третий год после засухи (1978) прибылые зверьки составляли в конце лета у обыкновенной - 74,8 %, а у малой - 73,3 %, что значительно ниже, чем в это же время в предшествующие годы (1976-77). Это, по-видимому, обусловлено снижением уровня интенсивности размножения бурозубок, а также гибелью некоторой части молодняка в конце лета.

В предзасушливый год (1974) размножались и прибылые (10,7%), и зимовавшие (18,7 %) самки обыкновенной бурозубки. У малой бурозубки прибылые самки в размножении не участвовали, а доля размножавшихся зимовавших самок составила 10 %. В 1976 году у обыкновенной бурозубки доля размножавшихся прибылых осталась на уровне 1974 года, а доля зимовавших составила 17,9 %. У малой бурозубки доля размножавшихся зимовавших возросла до 20 % и зафиксировано начало вступления в размножение прибылых самок, доля которых составила 13,3 %. Таким образом, в год депрессии число размножавшихся самок у малой бурозубки выше, чем у обыкновенной. Однако, на фазе подъема численности (1977-78) число самок, вступивших в размножение у

обыкновенной возросло в три раза у прибылых, а в группе зимовавших снизилось в два раза. Это свидетельствует о снижении роли зимовавших самок в регуляции численности вида.

В 1976 году у обыкновенной бурозубки величина помета у прибылых самок возросла с 7,6 до 11,0 эмбриона на самку, а самок зимовавших - либо беременных, или со следами плацентарных пятен в уловах не было обнаружено. Доля размножавшихся зимовавших самок в годы подъема численности снизилась в 2 раза по сравнению с предзасушливым годом и годом депрессии, а доля прибылых возросла в 1,5 раза. При этом плодовитость прибылых самок достоверно увеличилась с 7,6 ± 0,55 в 1974 г. до 11,0 ± 0,44 эмбрионов на самку в 1976 г. Отмечено также достоверное увеличение веса семенников, массы и длины тела у прибылых самцов обоих видов (у этих животных зубы были не стерты), которые по этим параметрам приблизились к середине лета к зимовавшим зверькам. Гистологический и цитологический анализ подтвердил факт раннего полового созревания в группах прибылых самцов и самок. У обыкновенной бурозубки доля рано созревающих самцов в дальнейшем снизилась, а самок - возросла. У малой бурозубки явление раннего полового созревания самцов в год своего рождения наблюдалось лишь на фазе депрессии численности, а в группе прибылых самок часть животных принимала участие в год родения во все последующие годы. Таким образом, показано, что после засушливого года основная роль по восстановлению численности в популяциях бурозубок переходит к прибылым животным.

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ НА УРАЛЕ. В этой главе на примере широкораспространенного вида доминанта - обыкновенной бурозубки рассмотрено соотношение различных форм изменчивости (Яблоков,1966) экстерьерных и краниометрических признаков, включая анализ географической и хронографической изменчивости, а также изучена популяционная структура вида в пределах Уральского региона с использованием методов многомерного статистического анализа. Всего изучено 12 популяций от Южного до Полярного Урала, включая Зауралье (рис.2) и взято 423 экз. зимовавших зверьков обоих полов. В работе использовали 12 морфологических характеристик, включая 8 краниометрических.

Сезонные и возрастные различия не могли исказить результаты исследования, так как использовали лишь однородные в возрастном отношении материалы по перезимовавших особям, собранных в середине

лета. Дискриминантный анализ позволил выделить наиболее важные сочетания признаков, характеризующих морфологическую специфику полов. Вклад в различия по полу всех экстерьерных признаков оказался минимальным, то есть перезимовавшие самцы и самки по общему габитусу тела в середине лета практически не отличаются друг от друга. Различия по краниометрическим признакам, как более устойчивые по сравнению с экстерьерными признаками, проявляются отчетливее. Череп у самцов отличается сочетанием более широкой мозговой и ростральной частей с относительно укороченным верхним рядом зубов (χ^2 = 25,0; df = 12; $p < 0,025$). Показано, что животные обоих полов, родившиеся в засушливый год в сакмарской популяции отличаются от перезимовавших землероек 1977 года относительно увеличенной межглазничной шириной черепа и укороченным рострумом. Выявленные хронографические различия статистически достоверны (χ^2 = 201; df = 14; $p < 0,001$).

Для оценки соотношения размаха географических, хронографических и половых различий были взяты две группы проб обыкновенной бурозубки: северная ниязминская популяция (самцы и самки отдельно) и южная сакмарская популяция, представленная выборками двух контрастных по экологическим условиям лет (1976 г. и 1977 г.) также разделенных по полу. Дискриминантный анализ этих выборок по комплексу тех же признаков выявил три статистически значимых канонических переменных. Первая из них характеризует размах географических различий, вторая - хронографических, а на третью приходятся в основном различия, связанные с полом. Изменчивость вдоль третьей канонической оси, составляющая всего 2,8 % ($p < 0,05$) от общей дисперсии, и характеризующая в основном половые различия, почти в 30 раз меньше размаха географических различий вдоль первой канонической переменной. В свою очередь, хронографическая изменчивость (вторая каноническая переменная) более, чем в пять раз меньше размаха географической, поэтому, если при изучении географической изменчивости можно пренебречь половыми различиями, то хронографическую изменчивость следует учитывать.

Дискриминантный морфометрический анализ зимовавших самцов из 12 географических точек, с учетом двух выборок из сакмарской популяции, характеризующих размах хронографической изменчивости показал, что при описании географической изменчивости наиболее информативны краниометрические признаки и их сочетания (пропорции). Фенооблик южных землероек в целом, судя по первой канонической пере-

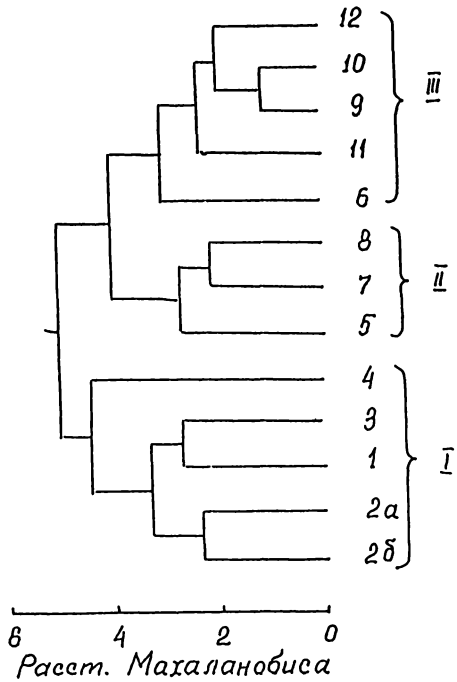

Рис. 2. Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса между популяциями обыкновенной бурозубки на Урале:
Популяции: I - илекская, 2 а, б - сакмарская (1974, 1977 гг.), 3 - иремельская, 4 - шугунякская, 5 - шалинская, 6 - верхотурская, 7 - косьвинская, 8 - чистопская, 9 - ванзеватская, 10 - полноватская, II - ниязьминская, 12 - салехардская (гора Красный Камень); кластеры: I - южно-уральский, II - средне-уральский, III - северо-уральский

менной, наиболее существенно отличается по сравнению с северными сочетанием широкого рострума с увеличенной межглазничной шириной черепа. Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса между всеми сравниваемыми выборками, проведенный методом UPGMA (Sokal, Sneath, 1973), позволил упростить и проанализировать довольно сложную картину географической изменчивости и популяционной иерар-

хии и приблизиться к пониманию популяционной структуры обыкновенной бурозубки на Урале (рис.2).

Выделились два крупных кластера, образованных выборками из "южной" и "северной" групп популяций. В пределах северной группы выделились также два кластера. Один объединяет собственно северные популяции бурозубок, а другой представлен в основном средне-уральскими выборками. Примечательно, что верхотурская популяция занимает промежуточное положение между собственно северной и средне-уральской группировками и строгой, резкой границы между средне-уральскими и северными популяциями обнаружить нельзя.

В пределах южно-уральской группы обращает на себя внимание близость двух выборок разных лет из сакмарской популяции, которые образуют самостоятельный кластер. К этой популяции близки илекская (Оренбуржье) и иремельская (Башкирия). Несколько в стороне от них расположена шугунякская популяция обыкновенной бурозубки из северной части Челябинской области. Уровень хронографических различий вполне сопоставим, а иногда и превышает уровень межпопуляционных различий между географически близкими или смежными популяциями землероек (рис.2). Проведенный анализ морфологической изменчивости убеждает в существовании двух географических форм землероек: южно-уральской и северо-уральской, уровень различий между которыми достигает подвидового.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

В этом разделе кратко обобщаются материалы, приведенные в главах диссертации, подводятся основные итоги и формулируются важнейшие положения работы.

В Ы В О Д Ы

1. Фауна землероек Урала включает 10 видов 3 родов семейства Soricidae. На Урале обитают: 7 видов бурозубок (р. Sorex) - обыкновенная, тундряная, средняя, малая, равнозубая, крупнозубая и крошечная; водяная кутора (р. Neomys); два вида белозубок (р. Crocidura) - белобрюхая и малая.

2. По особенностям распространения землеройки могут быть четко подразделены на несколько групп: 1 - виды широко распространенные, встречающиеся в большинстве ландшафтных зон и высотных поясов от Южного до Полярного Урала: обыкновенная, тундряная, средняя, малая бурозубки и водяная кутора; 2 - горно-таежные виды, не проникающие в верхние высотные пояса в горах Северного и Приполярного Урала: равнозубая бурозубка; 3 - равнинно-лесные виды, крайне малочислен-

ные для всего Урала: крупнозубая и крошечная бурозубки; 4 - редкие виды, встречающиеся только на южноуральских равнинах: белобрюхая и малая белозубки.

3. Выявлены особенности распространения и распределения землероек по высотным поясам гор Южного, Северного, Приполярного и Полярного Урала. Показано, что для каждой горной системы характерны свои особенности распространения и количественного распределения всех изученных видов, которые не всегда совпадают со сменой растительных группировок. Установлено, что западная и юго-западная границы распространения крупнозубой бурозубки проходят значительно дальше, чем это отмечалось ранее.

4. Установлена широтно-зональная и высотно-поясная специфика формирования населения землероек на Урале. В северных сообществах и в верхних высотных поясах Северного, Приполярного и Полярного Урала уменьшается число видов. На Приполярном и Южном Урале в горных районах и на прилегающей равнине происходит смена доминирующих видов. На Приполярном и Южном Урале между горными и равнинными сообществами землероек выявлены различия по видовому составу, что несвойственно для других районов.

5. Выявленные особенности биотопического размещения землероек на исследуемой территории позволяют отнести обыкновенную, среднюю, малую бурозубок к эвритопным; тундряную, равнозубую, крошечную бурозубок и кутору - к менее эвритопным, а крупнозубую бурозубку, белобрюхую и малую белозубок - к стенотопным видам.

6. На Северном и Среднем Урале доминирующие виды бурозубок (обыкновенная и средняя) приурочены к коренным горно-таежным местообитаниям. Установлено, что другие типы местообитаний, как естественного, так и антропогенного происхождения не являются оптимальными и заселяются молодыми и, в основном, неполовозрелыми особями только в сезон размножения. В разные годы численность средней бурозубки в коренных биотопах выше, чем в производных, а у обыкновенной, как правило, совпадает, что, по-видимому, связано с ее общим доминированием.

7. Обнаружен уникальный механизм восстановления численности популяции обыкновенной бурозубки в год депрессии, последовавшей за сильной засухой. Основная генеративная нагрузка при этом легла на прибылых животных, что сопровождалось массовым ускоренным половым созреванием не только самок, но и самцов. Участие прибылых самцов в размножении в сезон своего рождения описывается нами для этой

группы животных впервые.

8. Установлена экологическая специфика южных и северных популяций доминирующих видов бурозубок. У обыкновенной бурозубки северные популяции отличаются стабильно высоким уровнем численности, сокращением генеративного периода и числа генераций с 3 до 2, низкой плодовитостью и уменьшением доли размножавшихся прибылых самок, по сравнению с южными. Напротив, у средней бурозубки в северных популяциях численность не стабильна и ниже, чем в южной части Урала, число генераций снижено с 2 до 1, а прибылые зверьки не участвуют в размножении в сезон своего рождения.

9. Многомерный морфометрический анализ экстерьерных и краниометрических признаков обыкновенной бурозубки выявил иерархию разных форм изменчивости. Установлена высокая лабильность фенооблика популяции: хронографическая изменчивость сопоставима с различиями между соседними популяциями. Анализ географической изменчивости краниометрических признаков позволяет предположить, что на Урале обитает две большие географические группировки обыкновенной бурозубки: северо-уральская и южно-уральская, уровень различий между которыми достигает подвидового.

Основные работы, опубликованные по теме диссертации:

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.,Большаков В.Н. Коллекции млекопитающих Зоологического Музея ИЭРиЖ УНЦ АН СССР // Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976. с. 3-15.

Шарова Л.П. Влияние засухи на состояние популяций землероек // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. с.96-106.

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 а. с. 13-27.

Куликова И.Л.,Шарова Л.П. Население землероек (сем. Soricidae) и некоторые экологические особенности обыкновенной бурозубки в

антропогенных и естественных местообитаниях гор Северного Урала // Териология на Урале. Свердловск, 1981 б. с. 47-51.

Шарова Л.П. Продуктивность средней бурозубки в горных районах Урала // Материалы V Всесоюз. совещ. "Вид и его продуктивность в ареале". Вильнюс, 1988. с.75-77.

Шарова Л.П. Фауна землероек Урала и прилегающих территорий// Млекопитающие Уральских гор. - Екатеринбург, 1992 а. с.3-51.

Васильев А.Г.,Шарова Л.П. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале// Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. - Екатеринбург, 1992 б. - с.94-108.

Подписано в печать 14.03.94. Формат 60x84 1/16. Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 1,0. Тираж 100 экз. Заказ 484.

Отпечатано на множительном участке Центра технического творчества учащихся.