ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ КБНЦ РАН
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Материалы Всероссийского совещания
Нальчик (Приэльбрусье) — Майкоп
9—14 июня, 8—11 октября 1997 г.

НАЛЬЧИК
ИЗДАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«ЭЛЬ-ФА»
1997

Редакционная коллегия:

А. К. Темботов (главный редактор), Ф. В. Гедгафова,
А. А. Гукетлова, В. И. Ланцов, Ф. А. Темботова,
А. М. Хатухов, М. А. Хуштова

Сборник подготовлен к изданию
Институтом экологии горных территорий КБНЦ РАН
и печатается при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
(96—04—58072)

Э $\frac{1907000000-054}{Т\ 43(03)-97}$ без объявл.

ISBN 5-88195-261-8

© Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН, 1997

© Издательский центр «Эль-Фа», 1997

Заказные доклады

НОМЕНКЛАТУРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСОТНО-ПОЯСНОЙ СТРУКТУРЫ КАВКАЗА ДЛЯ МАКРОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЦЕЛЕЙ [1]

А. К. Темботов, Ф. А. Темботова, И. Л. Ворокова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Биологическое разнообразие на разных уровнях организации живого в связи с высотно-поясной структурой горных ландшафтов нас интересует давно. Первая научная работа, опубликованная нами еще в 60-х годах (Темботов, 1957), содержала информацию, указывающую на существенное различие в распространении млекопитающих Кабардино-Балкарии в бассейне рек Малка (эльбрусский вариант) и Баксан (терский вариант поясности). В 70-х годах эта же мысль, но в объеме всего Кавказа, была доложена на 4-й межвузовской зоогеографической конференции в Одессе (Темботов, 1966). Доклад был принят слушателями и одобрен. На этой же основе вскоре была подготовлена и защищена докторская (Темботов, 1970, Свердловск), опубликована соответствующая монография (Темботов, 1972). В последующие годы и до настоящего времени эта тематика расширяется и углубляется, но уже целым коллективом и с охватом многих аспектов реакции биологических объектов на высотно-секторальный градиент экологических факторов.

Настоящее сообщение не является исключением из этого ряда, более того, представляется определенным этапом развития концепции о биологическом эффекте высотно-поясной структуры горных экосистем (Темботов, 1994; Темботов, Темботова,

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97—04—50223 «Таксономическое ризнообразие и особенности экологии хищных млекопитающих Кавказа в условиях высотно-поясной структуры горных экосистем» и проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ), а также ГНТП «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Млекопитающие России»).

1995а, б; 1996). Мы убеждены в том, что методические и методологические возможности этой концепции столь значительны, что могут быть плодотворно использованы в различных областях теоретического естествознания и практики природопользования.

Как известно, достоянием школьных учебников стало учение В. В. Докучаева о широтной зональности и высотной поясности. Это учение в свое время стало парадигмой всех наук о Земле, и в наши дни оно будит мысли широкого круга исследователей (см. статьи журнала: Почвоведение. 1996. № 2, 3).

Результаты векового периода разработки учения В. В. Докучаева однозначны — доказано, что все биологические объекты чутко реагируют на широтный и высотный градиент, служат движущим фактором биологической эволюции. Притом, затрагивается в этом процессе от биологических макромолекул до экосистем, сопровождается гено-, фено- и ценотическими изменениями, выступает в качестве мощного механизма формирования биологического разнообразия. Разнообразие, без учета которого невозможно понять специфику биотического покрова как равнин, так и гор Кавказа — среды жизни человека.

Было бы ошибкой полагать, что в этой научной проблеме уже достигнут предел познания как общих, так и локально-региональных закономерностей формирования живого и биокосного покрова горных территорий. Сказанное справедливо во многих аспектах формирования биологического разнообразия в горах на основе взаимодействия экологических факторов зональности и поясности. Этот аспект изучен менее всего, если не сказать большего. Речь идет по сути о новом миропонимании и мироощущении природы в горах в период обострения отношения человека и экологической среды.

Из этого большого круга проблем нам хотелось выделить одну, охватывающую такие вопросы, как разработка названий, классификация уровней интеграции биокомплексов и экосистем горных и смежных с ними равнинных территорий, подготовка кодовой системы, необходимой для создания компьютерной базы данных. Прежде чем перейти к рассмотрению этой задачи, напомним некоторые, на наш взгляд, общеизвестные, но важные положения.

Первое относится к философской мысли В. В. Докучаева о том, что организация всей природы и ее отдельных природных территориальных комплексов (экосистемы, биогеноценозы и др.) носят системный характер, отвечают всем требованиям, которые предъявляются к системе. Однако ее закономерности, в том числе пространственной и временной организации, могут быть познаны лишь при глубоком изучении определенного отдельно взятого компонента. В нашем случае в роли таково-

го использованы млекопитающие — высокочувствительные элементы живой природы.

Справедливости ради отметим, что эту же мысль высказывал еще А. Гумбольдт, но ее узаконил В. В. Докучаев и глубоко развили его ученики и последователи, как В. И. Вернадский, Л. С. Берг, В. Н. Сукачев и др.

Последующие два положения, на которых хотелось сфокусировать внимание, носят чисто региональный характер. Они относятся к териофауне и ландшафтной структуре Кавказа. Специфика их такова, что территория Кавказа может служить удобной и незаменимой горной моделью для разработки биологического эффекта высотно-поясной структуры. Попытаемся обосновать насколько объективно такое мнение.

Как известно, под Кавказом понимается горная страна с координатами от 39° до 47° с. ш. и 35,5—55° в. д., которая простирается на север до Кума-Манычской впадины, на запад — до Азовского и Черного морей, на восток — до государственной границы СНГ с Турцией и Ираном, а также побережья Каспийского моря. Ее площадь составляет около 440 тыс. км^2. Будучи на северном полушарии, географическое положение Кавказа больше южное, чем северное, что стимулирует формирование биологического разнообразия в горах и на равнине.

Положительную роль в плане увеличения биоразнообразия играют также морфоструктурные особенности Кавказа. В частности, горные хребты, обладая значительной протяженностью, ориентированы в северо-западном направлении и пересекают ряд широтных зон. Соответственно, различные секторальные отрезки гор оказываются в несходных ландшафтных условиях равнины, что определяет контрастность расчленения биотического покрова Кавказского перешейка. Она усиливается наличием мощных климаторазделов на пути континентальных и морских переносов. Такими являются Сурамский хребет между Колхидской и Кура-Араксинской низменностями, Ставропольская возвышенность между Западным и Восточным Предкавказьем, Андийский хребет на рубеже Внутреннего Дагестана и бассейна реки Терек и др.

Орографические особенности и общегеографические факторы обусловили положение Кавказа на стыке двух климатических поясов (умеренного и субтропического) и двух секторов зональности (окрайно-материкового и внутриматерикового). Существенен и тот факт, что горные хребты Большого и Малого Кавказа на значительном их протяжении достигают высоты, которая необходима для формирования полного или почти полного спектра высотных поясов (от смежной равнинной зоны до субнивального и нивального поясов).

При изучении Кавказа как эколого-эволюционного пространства необходимо учитывать самобытность и сложность истории формирования ландшафтов. С определенными ее вехами связаны основные черты биоты региона. Так, корни многих кавказских палеоэндемиков уходят к рубежам палеогена и неогена, когда на месте Большого Кавказа был остров с тропической растительностью. В конце третичного периода, когда происходило мощное горообразование, похолодание климата и появление сухопутной связи Кавказа с Передней Азией, началось увеличение эколого-генетического разнообразия флоры и фауны за счет переднеазиатских нагорных ксерофилов, среднеазиатских пустынных видов, а также представителей широколиственных лесов Европы. В то время заселение Предкавказья представителями степей Восточной Европы, как и среднеазиатскими пустынными видами, северным путем исключалось продолжительное время Манычским проливом. Длительное время этот барьер сохранялся и во время больших четвертичных оледенений Северной Палеарктики, и оказался непреодолимым для ряда таежных и тундровых видов, будучи оттесненными мощными ледниками на юг до 48-й параллели с. ш. Их отсутствие в настоящее время считается не менее характерной чертой биоты Кавказа, чем ее палеоэндемизм.

Рубеж третичного и четвертичного периодов — важнейшая веха в развитии нынешнего эколого-эволюционного пространства Кавказского перешейка. В результате новых горообразовательных процессов, омоложения рельефа Кавказа и Закавказья градиент высоты местности увеличился на 1500—2500 м. Это сопровождалось похолоданием климата и развитием горного оледенения. Межледниковые периоды отличались ксеротермическим климатом. Весь этот процесс отразился на флоре и фауне, на структуре и размещении растительно-животных комплексов, на их территориальной организации.

По всем данным, к этому периоду следует отнести начало формирования современной высотно-поясной структуры, характерной для нынешнего биотического покрова Кавказа, появление двух равнодействующих эколого-эволюционных плоскостей: высотная, в связи с градиентом высоты местности, и секторальная, обусловленная неоднородным распределением морских переносов тепла и влаги. Образовавшаяся сложная орография сильно корректировала формирование местной погоды, резко возросло влияние на нее климаторазделов — горных хребтов и возвышенностей.

Бореализация климата сопровождалась упрощением состава и территориального размещения тропических и субтропических комплексов. В наиболее типичном виде они сохранились лишь в

Колхиде на западе, и в Талыше с Ленкоранью на востоке. В этих районах выше было положительное влияние морских переносов на влаго- и теплолюбивые биокомпоненты. На остальной территории они трансформировались, обеднялись и большей частью уступали место другим эколого-генетическим группам, чаще всего бореальным и аридным группировкам. Четвертичная история развития природы Кавказа определялась, по сути, исходом борьбы между этими группировками биологических видов (Верещагин, 1959). Как правило, на западе от Сурамского хребта в Закавказье и Ставропольской возвышенности на Северном Кавказе сохранилось больше благоприятных условий для мезофилов, в том числе для тепло- и влаголюбивых элементов. А на остальной территории Центрального и Восточного Кавказа благоприятные предпосылки появились для представителей нагорных степей Передней Азии, пустынь Средней Азии, степей Восточной Европы. Для северного макросклона Северного Кавказа «экологические ворота» открылись для них после ледникового периода, когда Манычский пролив уступил место суше со степями.

Как видно, четвертичный орогенез, большие климатические изменения во времени и пространстве, формирование мощных эколого-эволюционных плоскостей положили начало новым очагам формообразования видовых и популяционных комплексов на основе третичных вселенцев различных геологических и исторических периодов из смежных биологических комплексов. Актуальная задача состоит в том, чтобы выявить закономерности пространственной организации териофауны и терионаселения Кавказа с учетом ландшафтной структуры, обусловленные высотным и секторальным градиентом экологических факторов. Иными словами, проиллюстрировать на примере терионаселения Кавказа закономерные изменения состава и структуры биологических систем в условиях трехмерного пространства гор. В условиях, при которых секторальные отрезки горных хребтов, оказавшись в пределах различных широтных зон, вступают соответственно во взаимодействие с ними.

В нашей практике решение этой задачи упрощалось, благодаря систематизации, типизации поясных спектров Кавказа, на основе которых формируется биологический эффект взаимодействия биоты гор и равнин.

До недавнего времени мы различали только три уровня этого взаимодействия, названных типом, подтипом и вариантом поясности (Темботов, 1970). На ряде примеров недавно показана целесообразность дополнения их четвертым — **когортой типов** (Темботова, 1997).

Первый уровень отражает особенности группировок биологи-

ческих видов секторального отрезка хребтов, расположенных в пределах одной широтной зоны. Им придается ранг типа поясности. Типов поясности соответственно столько, сколько широтных зон взаимодействует с горной системой. Стало быть, на Кавказе 5 таких типов, соответствующих 5 равнинным зонам, в пределах которых находятся горные хребты — степной (западно-северокавказский), полупустынный (восточно-северокавказский), влажно-субтропический (западно-закавказский), сухой субтропический (восточно-закавказский) и пустынный (переднеазиатский).

Каждый из перечисленных типов характеризуется определенным уровнем разнообразия эколого-генетических групп биологических видов. Смена одного типа другим сопровождается большими перестройками сообщества — сдвигаются соотношения и численные показатели видов, характер сезонно-годовых колебаний состава и структуры животного населения и т. д.

Пример. В степном типе поясности (бассейны рек Лабы и Зеленчука) среди млекопитающих доминируют горно-луговые и горно-лесные, в том числе палеоэндемики Кавказа. Характерно отсутствие в горах представителей равнинно-степных сообществ. В соседнем, полупустынном типе (бассейны рек Малка — Самур) наблюдается иная картина — степные виды проникают далеко в горы, заселяют различные горные экосистемы, нередко включаются в доминантные группы. Доля мезофилов, в том числе кавказских эндемиков сокращается. В пустынном типе (Джавахетско-Армянское нагорье и Талыш) эндемики Кавказа отсутствуют за небольшим исключением, тогда как резко возрастает разнообразие и численность ксерофилов как равнинного, так и нагорного происхождения.

Второй уровень взаимодействия равнинных и горных сообществ определяется воздушными морскими переносами тепла и влаги. В силу того, что они сказываются на горных сообществах через изменение равнинных ландшафтов, резонно назвать этот уровень взаимодействия равнинных и горных сообществ подтипом. Вполне естественно, что влажные и теплые морские переносы с Атлантики или Средиземно-Черноморского бассейна благоприятны для одних биологических видов, менее благоприятны для других, а для третьих вовсе не приемлемы. В связи с этим соответствующие изменения наблюдаются во всех группах животных.

Третий уровень включает те изменения, которые происходят в пределах типа и подтипа, обусловленные местными, локальными особенностями, такими, как рельеф гор и равнин, состав материнских пород и т. д. Этот уровень классифицируется нами как вариант поясности, и на Кавказе он, как правило, выражен хорошо. Так, комплексы биологических видов гор эльбрусского

(Пятигорье — Эльбрус) и терского (бассейн р. Терек) вариантов существенно различаются по разнообразию ксерофилов — выходцев из равнинных степей и полупустынь. Их представленность и доля в биомассе обширных платообразных вершин Передовых хребтов бассейна р. Малка как нигде на Северном Кавказе высок. Эти и другие черты поясного спектра эльбрусского варианта, как отсутствие лесного пояса, создают благоприятные предпосылки для мониторинга среды и климата, многолетних циклов у популяций и сообществ биологических видов.

Характер и масштаб дифференциации биотического покрова Кавказа в связи с общегеографическими и локально-региональными факторами могут быть полнее освещены, как нам представляется, если выделить новый четвертый уровень интеграции биологических объектов гор и равнин, обусловленный влиянием факторов климатических поясов. Этот уровень мы предлагаем назвать **когортой типов поясности**. Соответственно, на Кавказе мы выделяем две когорты: 1) **когорта умеренно климатических типов поясности** и 2) **когорта субтропических типов поясности**. Рубежом между этими когортами служит Главный Кавказский хребет — климатораздел между Северным Кавказом и Закавказьем.

Необходимость дополнения системы уровней организации высотно-поясной структуры гор когортой стала очевидной, когда была изучена изменчивость рода Erinaceus на Кавказе. Информация по этой группе содержится в статье Ф. А. Темботовой. Мы здесь обратим внимание лишь на методическую, более того, на методологическую сторону рассматриваемого материала.

Дело в том, что при всей фенотипической пластичности р. Erinaceus, выявлена целая группа довольно стойких морфологических признаков черепа и скелета, отражающая глубокие адаптивные изменения популяций к определенным ландшафтным условиям климатических поясов Кавказа. Таковы, например, количественные показатели элементов грудины, ребер, длины костей конечностей и т. д.

Исходя из вышеизложенного, можно полагать, что информативность биологических данных, полученных в горах, может быть значительно выше при учете различных уровней интеграции гор и равнин — фундаментального явления, названного нами биологическим эффектом высотно-поясной структуры горных ландшафтов (Темботов, 1994; Темботов, Темботова, 1994; 1995а, б; 1996). Соответствующая **кодовая система** должна быть подготовлена, она позволит формировать компьютерную базу данных. Эта система нам представляется в следующем виде.

СИСТЕМА КОДИРОВАНИЯ ЛАНДШАФТНОЙ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ И АНАЛИЗА ИНФОРМАЦИИ ПО ВЫСОТНО-ПОЯСНОЙ СТРУКТУРЕ БИОТЫ КАВКАЗА

Кв — Кавказская горная область

Кв. 1.	**Когорта умеренно-климатических типов поясности**
Кв. 1.1.	**Степной (западно-северокавказский) тип поясности**
Кв. 1.1.1.	**Приморский подтип поясности**
Кв. 1.1.1.1.	**Кубанский вариант поясности**
Кв. 1.1.1.1.1.	Нивальный пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.2.	Субнивальный пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.3.	Альпийский пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.4.	Субальпийский пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.5.	Темнохвойных лесов пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.6.	Широколиственных лесов пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.7.	Лесостепной пояс кубанского варианта
Кв. 1.1.1.1.8.	Степная зона Западного Предкавказья
Кв. 1.2.	**Полупустынный (восточно-северокавказский) тип поясности**
Кв. 1.2.2.	**Внутриматериковый подтип поясности**
Кв. 1.2.2.2.	**Эльбрусский вариант поясности**
Кв. 1.2.2.2.1.	Нивальный пояс эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.2.	Субнивальный пояс эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.3.	Альпийский пояс эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.4.	Субальпийский пояс эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.5.	Пояс выклинивается
Кв. 1.2.2.2.6.	Остепненных лугов пояс эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.7.	Луговых степей эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.8.	Степная зона (пояс) эльбрусского варианта
Кв. 1.2.2.2.9.	Полупустынная зона Среднего Предкавказья
Кв. 1.2.2.3.	**Терский вариант поясности**
Кв. 1.2.2.3.1.	Нивальный пояс терского варианта
Кв. 1.2.2.3.2.	Субнивальный пояс терского варианта
Кв. 1.2.2.3.3.	Альпийский пояс терского варианта
Кв. 1.2.2.3.4.	Субальпийский пояс терского варианта
Кв. 1.2.2.3.5.	Пояс выклинивается
Кв. 1.2.2.3.6.	Широколиственный пояс терского варианта
Кв. 1.2.2.3.7.	Лесостепной пояс терского варианта

Рис. 1. Кодовая система высотно-поясной структуры Кавказа (обозначение см. в тексте)

Кв. 1.2.2.3.8.	Степная зона (пояс) терского варианта
Кв. 1.2.2.3.9.	Полупустынная зона Восточного Предкавказья
Кв. 1.2.2.4.	**Дагестанский вариант поясности**
Кв. 1.2.2.4.1.	Нивальный пояс дагестанского варианта
Кв. 1.2.2.4.2.	Субнивальный пояс дагестанского варианта
Кв. 1.2.2.4.3.	Альпийский пояс дагестанского варианта
Кв. 1.2.2.4.4.	Субальпийский пояс дагестанского варианта
Кв. 1.2.2.4.5.	Пояс выклинивается
Кв. 1.2.2.4.6.	Широколиственных лесов пояс дагестанского варианта
Кв. 1.2.2.4.7.	Лесостепной пояс дагестанского варианта
Кв. 1.2.2.4.8.	Пояс выклинивается
Кв. 1.2.2.4.9.	Полупустынная зона Приморской низменности Дагестана
Кв. 2.	**Когорта субтропических типов поясности**
Кв. 2.3.	**Влажносубтропический (западно-закавказский) тип поясности**
Кв. 2.3.3.	**Приморский подтип поясности влажносубтропического типа**
Кв. 2.3.3.5.	**Колхидский вариант поясности**
Кв. 2.3.3.5.1.	Нивальный пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.2.	Субнивальный пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.3.	Альпийский пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.4.	Субальпийский пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.5.	Темнохвойных лесов пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.6.	Широколиственных лесов пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.7.	Предгорных субтропических лесов пояс колхидского варианта
Кв. 2.3.3.5.8.	Пояс низинных субтропических лесов Колхидской низменности
Кв. 2.3.3.6.	**Аджарский вариант поясности**
Кв. 2.3.3.6.1.	Пояс выклинивается
Кв. 2.3.3.6.2.	Субнивальный пояс аджарского варианта
Кв. 2.3.3.6.3.	Альпийский пояс аджарского варианта
Кв. 2.3.3.6.4.	Субальпийский пояс аджарского варианта
Кв. 2.3.3.6.5.	Темнохвойных лесов пояс аджарского варианта
Кв. 2.3.3.6.6.	Широколиственных лесов пояс аджарского варианта
Кв. 2.3.3.6.7.	Пояс выклинивается
Кв. 2.3.3.6.8.	Пояс низинных субтропических лесов Колхидской низменности

Кв. 2.4.	**Сухосубтропический (восточно-закавказский) тип поясности**
Кв. 2.4.4.	**Континентальный подтип поясности сухосубтропического типа**
Кв. 2.4.4.7.	**Южноосетинский вариант поясности**
Кв. 2.4.4.7.1.	Нивальный пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.2.	Субнивальный пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.3.	Альпийский пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.4.	Субальпийский пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.5.	Темнохвойных лесов пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.6.	Широколиственных лесов пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.7.	Лесостепной пояс южноосетинского варианта
Кв. 2.4.4.7.8.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.8.	**Алазано-агричайский вариант поясности**
Кв. 2.4.4.8.1.	Нивальный пояс алазано-агричайского варианта
Кв. 2.4.4.8.2.	Субнивальный пояс алазано-агричайского варианта
Кв. 2.4.4.8.3.	Альпийский пояс алазано-агричайского варианта
Кв. 2.4.4.8.4.	Субальпийский пояс алазано-агричайского варианта
Кв. 2.4.4.8.5.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.8.6.	Широколиственных лесов пояс алазано-агричайского варианта
Кв. 2.4.4.8.7.	Низинных лесов алазано-агричайского варианта
Кв. 2.4.4.8.8.	Полупустынная зона Кура-Араксинской низменности
Кв. 2.4.4.9.	**Шемахо-кобыстанский вариант поясности**
Кв. 2.4.4.9.1.	Нивальный пояс шемахо-кобыстанского варианта
Кв. 2.4.4.9.2.	Субнивальный пояс шемахо-кобыстанского варианта
Кв. 2.4.4.9.3.	Альпийский пояс шемахо-кобыстанского варианта
Кв. 2.4.4.9.4.	Субальпийский пояс шемахо-кобыстанского варианта
Кв. 2.4.4.9.5.	Пояс выклинивается

Кв. 2.4.4.9.6.	Широколиственных лесов пояс шемахо-кобыстанского варианта
Кв. 2.4.4.9.7.	Лесостепной пояс шемахо-кобыстанского варианта
Кв. 2.4.4.9.8.	Полупустынная зона Кура-Араксинской низменности
Кв. 2.4.4.10.	**Триалетский вариант поясности**
Кв. 2.4.4.10.1.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.10.2.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.10.3.	Альпийский пояс триалетского варианта
Кв. 2.4.4.10.4.	Субальпийский пояс триалетского варианта
Кв. 2.4.4.10.5.	Темнохвойных лесов пояс триалетского варианта
Кв. 2.4.4.10.6.	Широколиственных лесов пояс триалетского варианта
Кв. 2.4.4.10.7.	Лесостепной пояс триалетского варианта
Кв. 2.4.4.10.8.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.11.	**Центрально-малокавказский вариант поясности**
Кв. 2.4.4.11.1.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.11.2.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.11.3.	Альпийский пояс центрально-малокавказского варианта
Кв. 2.4.4.11.4.	Субальпийский пояс центрально-малокавказского варианта
Кв. 2.4.4.11.5.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.11.6.	Широколиственных лесов пояс центрально-малокавказского варианта
Кв. 2.4.4.11.7.	Аридного редколесья центрально-малокавказского варианта
Кв. 2.4.4.11.8.	Полупустынная зона Кура-Араксинской низменности
Кв. 2.4.4.12.	**Карабах-зангезурский вариант поясности**
Кв. 2.4.4.12.1.	Нивальный пояс карабах-зангезурского варианта
Кв. 2.4.4.12.2.	Субнивальный пояс карабах-зангезурского варианта
Кв. 2.4.4.12.3.	Альпийский пояс карабах-зангезурского варианта
Кв. 2.4.4.12.4.	Субальпийский пояс карабах-зангезурского варианта
Кв. 2.4.4.12.5.	Пояс выклинивается
Кв. 2.4.4.12.6.	Широколиственных дубовых лесов пояс карабах-зангезурского варианта

Кв. 2.4.4.12.7.	Аридного редколесья пояс карабах-зангезурского варианта
Кв. 2.4.4.12.8.	Полупустынная зона Кура-Араксинской низменности
Кв. 2.5.	**Пустынный (переднеазиатский) тип поясности**
Кв. 2.5.5.	**Приморский подтип поясности пустынного типа**
Кв. 2.5.5.13.	**Талышский вариант поясности**
Кв. 2.5.5.13.1.	Пояс выклинивается
Кв. 2.5.5.13.2.	Пояс выклинивается
Кв. 2.5.5.13.3.	Пояс выклинивается
Кв. 2.5.5.13.4.	Субальпийский (горных степей) пояс талышского варианта
Кв. 2.5.5.13.5.	Широколиственных лесов пояс талышского варианта
Кв. 2.5.5.13.6.	Субтропических лесов предгорья пояс талышского варианта
Кв. 2.5.5.13.7.	Субтропических лесов пояс Ленкоранской низменности
Кв. 2.5.6.	**Континентальный подтип поясности пустынного типа**
Кв. 2.5.6.14.	**Джавахетско-армянский вариант поясности**
Кв. 2.5.6.14.1.	Нивальный пояс джавахетско-армянского варианта поясности
Кв. 2.5.6.14.2.	Субнивальный пояс джавахетско-армянского варианта
Кв. 2.5.6.14.3.	Альпийский пояс джавахетско-армянского варианта поясности
Кв. 2.5.6.14.4.	Субальпийский пояс джавахетско-армянского варианта поясности
Кв. 2.5.6.14.5.	Пояс выклинивается
Кв. 2.5.6.14.6.	Можжевеловых и дубовых лесов пояс джавахетско-армянского варианта
Кв. 2.5.5.14.7.	Аридного редколесья пояс джавахетско-армянского варианта
Кв. 2.5.6.14.8.	Полупустынный пояс джавахетско-армянского варианта

В таблице буквами «Кв.» обозначена горная область Кавказа. Первая цифра соответствует номеру когорты типов, вторая — номеру типа, третья — подтипа, четвертая — варианта, а пятая — присваивается поясу варианта.

Территориальное размещение всех типов и вариантов поясности отражено на схематической карте Кавказа (рис. 1), а высотные пояса вариантов с кодовыми номерами представлены в виде схемы (рис. 2, 3, 4).

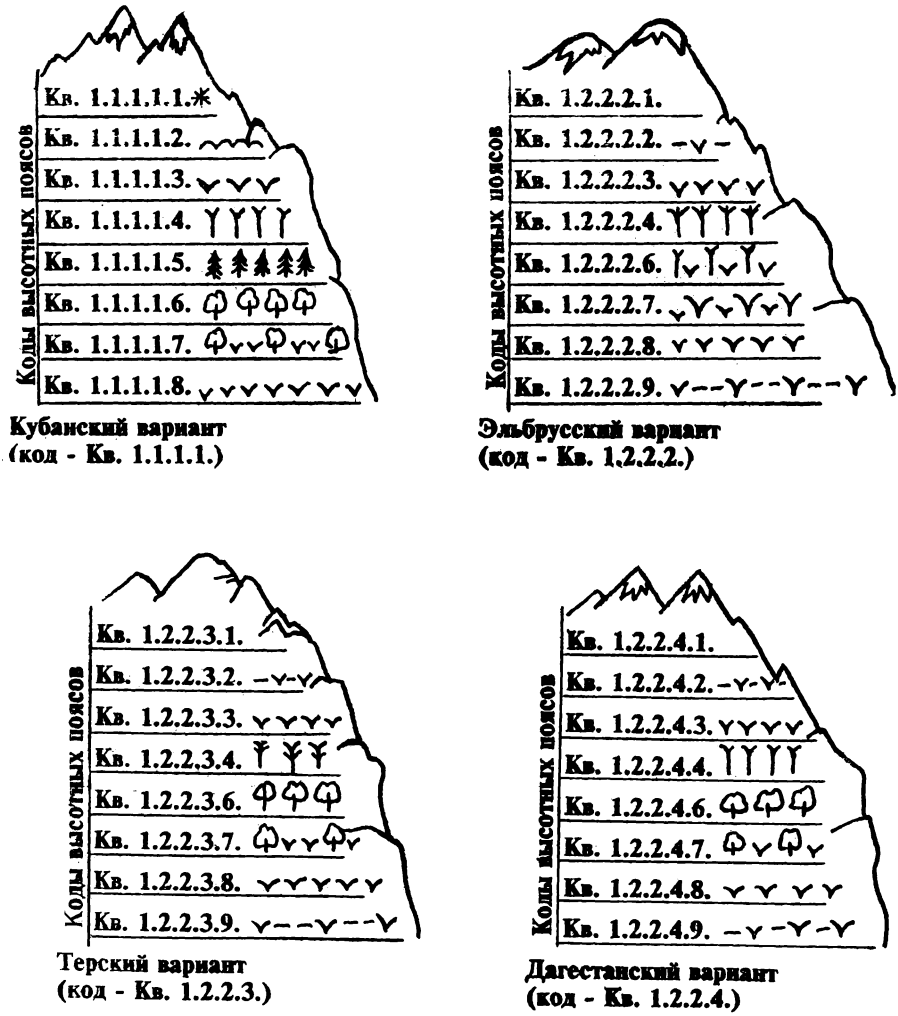
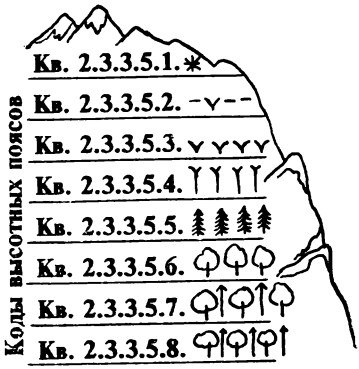
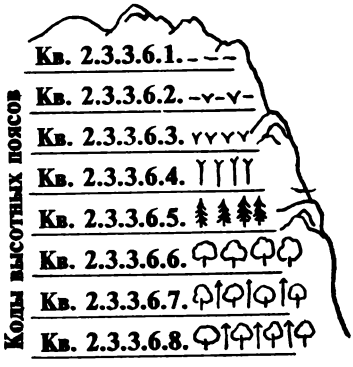


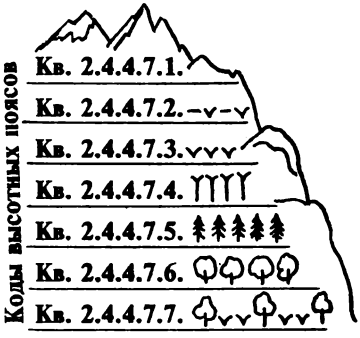
Рис. 2. Поясные спектры вариантов поясности Кавказа



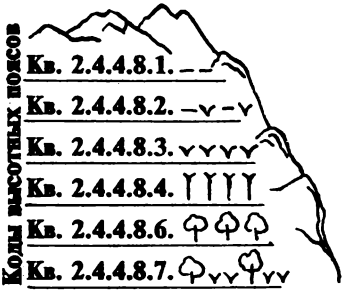
Колхидский вариант
(код - Кв. 2.3.3.5.)



Аджарский вариант
(код - Кв. 2.3.3.6.)

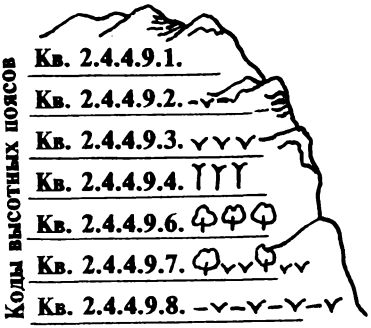


Южно-осетинский вариант
(код - Кв. 2.4.4.7.)

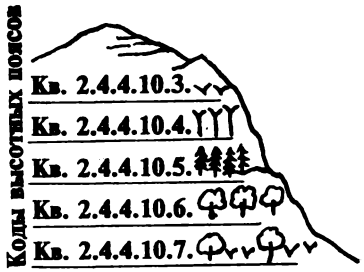


Алазано-агричайский вариант
(код - Кв. 2.4.4.8.)

Рис. 3. Поясные спектры вариантов поясности Кавказа

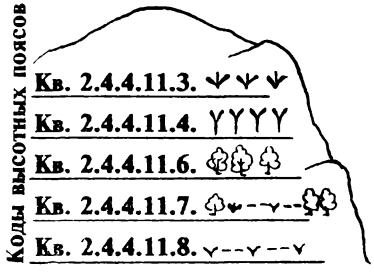


Шемахо-кобыстанский вариант
(код - Кв. 2.4.4.9.)

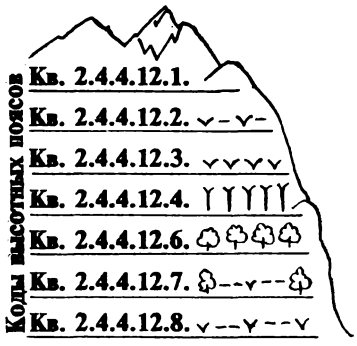


Триалетский вариант
(код - Кв. 2.4.4.10.)

Продолжение рис. 3

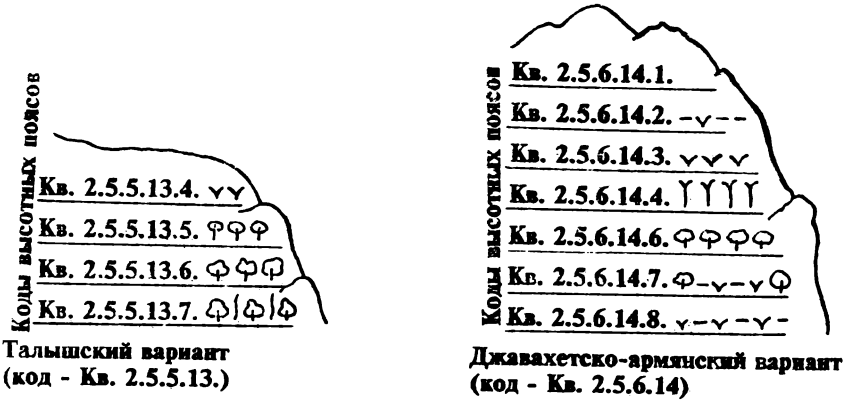


Центрально-малокавказский вариант
(код - Кв. 2.4.4.11.)



Карабах-зангезурский вариант
(код - Кв. 2.4.4.12.)

Рис. 4. Поясные спектры вариантов поясности Кавказа



Продолжение рис. 4

В качестве заключения еще раз отметим, что общегеографические и локально-региональные факторы Кавказа, особенности исторического и геологического развития его биоты составляют благоприятную предпосылку для изучения различных механизмов образования биологического разнообразия в горах. Это относится в первую очередь к проблеме взаимодействия гор и равнин, поясных и зональных факторов, их вклада в становление высотно-поясной структуры горных экосистем, микроэволюционного процесса в горах.

На уровне экосистем кумуллятивное действие высотного и широтно-меридионального градиента в горных условиях Кавказа находит свое отражение в формировании сложной высотно-поясной структуры ландшафтов. Типизация ее в эколого-эволюционных целях свидетельствует о необходимости выделения следующих четырех рангов структуры: когорта, тип, подтип и вариант поясности. Секторальный отрезок любого высотного пояса в пределах каждого ранга высотно-поясной структуры горных ландшафтов характеризуется определенным качественно-количественным составом комплекса биологических видов (Темботов, 1966, 1972; Соколов, Темботов, 1989).

Наши многолетние данные свидетельствуют, что высотно-поясная структура накладывает глубокий отпечаток на топографию ареала, изменяет все параметры географического и биотопического размещения видового населения. Следовательно, ареал биологического вида в горах познается глубже при анализе его параметров с учетом высотно-поясной структуры горных экосистем. Выявленная зависимость параметров ареала от характера поясного спектра позволяет предвидеть современное и будущее их состояние.

Изложенное выше в разной степени относится и к фено- и генотипической изменчивости биологических видов в условиях гор. На современном этапе изучения биоты Кавказа некорректно сводить закономерности изменения биологического вида лишь к адаптации его к высотному градиенту, в том числе и к гипоксии. Наряду с высотной адаптацией на Кавказе четко выражен секторальный вектор изменения биологического вида. Иными словами, любой биологический объект находится под влиянием факторов, образующихся на пересечениях высотной и секторальной эколого-эволюционных плоскостей. Через них формируется биологический эффект взаимодействия высотной поясности и широтной зональности (Темботов, Темботова, 1995).

Концепция о взаимодействии высотной поясности и широтной зональности, о биологическом эффекте этого взаимодействия, на наш взгляд, имеет разностороннее теоретическое и практическое значение. При ее внедрении в жизнь будет меняться мироощущение и миропонимание людей, как это было с учением о зональности В. В. Докучаева. Важно осознать, что невозможно создать ни одного сколько-нибудь значительного и устойчивого барьера ни перед одним переносом из гор на равнину и наоборот. Это касается влаги и тепла, биологических объектов, промышленных отходов и т. д. и т. п. Экономический аспект этой проблемы велик и требует глубокого изучения и пропаганды.

Из частных проблем особо следует выделить охрану уникального гено- и ценофонда Кавказа, в том числе Северного Кавказа, имея в виду необходимость совершенствования сети охраняемых территорий. Вероятно, серьезным упущением является то, что в эльбрусском варианте поясности, биота которого насыщена эндемичными формами и оригинальными экосистемами, не имеется ни одного заповедника. В то же время в кубанском и терском вариантах функционируют по два заповедника.

Проектирование новых охраняемых территорий и совершенствование существующих должны предусматривать специальные исследования флоры и фауны, и экосистем с учетом биологического эффекта взаимодействия эколого-эволюционных плоскостей в горах.

Наш многолетний опыт свидетельствует о том, что внедрение в учебный процесс учения о биологическом эффекте высотно-поясной структуры способствует развитию и глубокому познанию фундаментальных биологических явлений в горах, естественно, научной подготовке учащейся молодежи.

ЛИТЕРАТУРА

[1] *Верещагин Н. К.* Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л.: Изд-во акад. кн., 1959. С. 255—256.

[2] *Соколов В. Е., Темботов А. К.* Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. М., 1989.— 547 с.

[3] *Темботов А. К.* Распределение грызунов и насекомоядных млекопитающих по ландшафтам вертикальных зон Кабардино-Балкарской АССР // Учен. зап. Каб.-Балк. ун-та. 1957. Вып. 2. С. 167—183.

[4] *Темботов А. К.* Териокомплексы высотных поясов Кавказа в связи со структурой поясности // IV Межвузовская зоогеографическая конференция. Одесса, 1966. С. 280—281.

[5] *Темботов А. К.* Млекопитающие горной части Северного Кавказа: экологический анализ географического распространения // Дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1970.— 552 с.

[6] *Темботов А. К.* К изучению географического распространения животных в горах. Нальчик. 1970.— 36 с.

[7] *Темботов А. К.* География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1972.— 245 с.

[8] *Темботов А. К.* Биологическое разнообразие — проблема международная и региональная // Известия СКНЦ ВШ. 1994. № 4. С. 61—63.

[9] *Темботов А. К., Темботова Ф. А.* Экологические механизмы формирования биоразнообразия Кавказа // Безопасность и экология горных территорий: Тезисы докл. Владикавказ, 1995а. С. 199—201.

[10] *Темботов А. К., Темботова Ф. А.* Экологические проблемы Кабардино-Балкарии в контексте концепции перехода Российской Федерации на модель устойчивого развития // Материалы Республиканской конференции по охране окружающей среды и устойчивому развитию. Нальчик, 1995б. С. 48—56.

[11] *Темботов А. К., Темботова Ф. А.* Интеграция зональных и поясных факторов в горах Кавказа и ее биологический эффект // Научная мысль Кавказа. Ростов н/Д, 1996. С. 33—40.

[12] *Темботова Ф. А.* Ежи Кавказа. Нальчик. Изд-во КБНЦ РАН. 1997.— 80 с.

БИОТА ГОРНОГО УРАЛА: АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И МОНИТОРИНГ[1]

В. Н. Большаков, П. Л. Горчаковский, В. П. Коробейникова, К. И. Бердюгин

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ГСП 511, ул. 8 Марта, 202

Уральская горная страна, находящаяся на условном рубеже между Европой и Азией, пересекает ряд ландшафтных зон — от тундровой на севере до степной на юге (рис. 1). Горизонтальная дифференциация ландшафтов осложняется здесь вертикальной, причем в разных частях Уральских гор высотная поясность выражена в разной степени, а набор поясов неодинаков. В тех частях Урала, где горы достигают значительной высоты, на первый план выступают явления вертикальной поясности; напротив, в относительно пониженных частях ведущая роль принадлежит горизонтальной зональности (Горчаковский, 1975; Gorchakovsky, 1989). Для ряда видов растений и животных Уральские горы послужили преградой в их расселении; для других, напротив,— удобной трассой для продвижения с севера на юг. Барьерная и коммуникационная роль Уральских гор, сопряженность элементов зональности и поясности определяют сложную и пеструю картину распределения растительного и животного мира.

Всего на Урале выделяются следующие вертикальные пояса: горно-степной, горно-лесостепной, горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных высокогорных пустынь. Распределение растений и животных по высотным поясам и аналогичным ландшафтным зонам не совпадает, поэтому закономерности хорологии, адаптации и динамики биоты не могут быть перенесены из зон на аналогичные высотные пояса.

Интенсивные антропогенные воздействия на биоту Уральских гор начались в период освоения их недр, строительства металлургических заводов, но значительно усилились в эпоху научно-технической революции. Первоначально таким воздействиям был более подвержен Средний и Южный Урал, но затем в не меньшей степени — Северный, Приполярный и Полярный. Основные

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 93—04—06495 «Синантропизация растительного покрова: сущность, методы оценки и экологические последствия») и ГНТП «Биологическое разнообразие» 2.1.1. «Изучение динамики биоразнообразия млекопитающих в условиях гор».

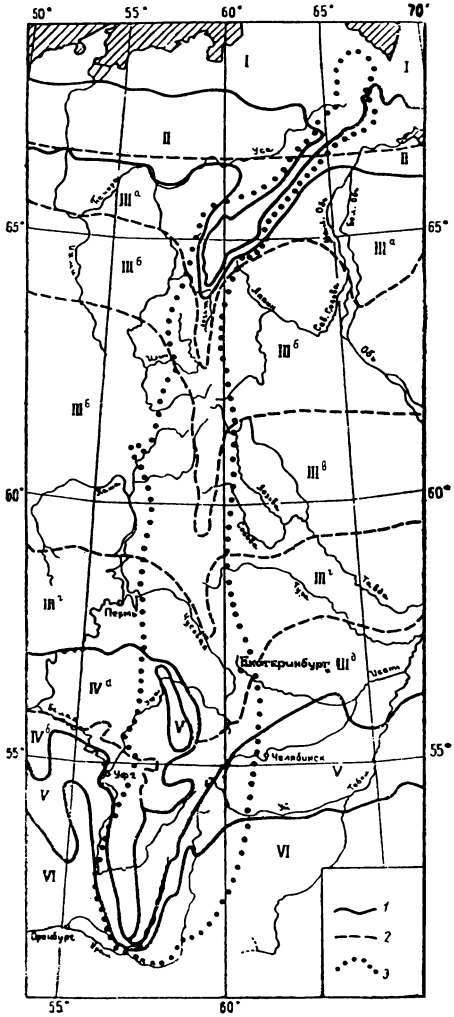


Рис. 1. Основные зональные подразделения растительного покрова на прилегающих к Уралу равнинах и их горные аналоги:

1 — границы зон; *2* — границы подзон; *3* — граница Уральской горной страны; *I* — тундровая зона; *II* — зона лесотундры; *III* — бореально-лесная зона с подзонами; *а* — предлесотундровых редкостойных лесов, *б* — северной тайги, *в* — средней тайги, *г* — южной тайги, *д* — предлесостепных сосновых и березовых лесов; *IV* — широколиственно-лесная зона с подзонами: *а* — смешанных широколиственно-хвойных лесов и *б* — широколиственных лесов; *V* — лесостепная зона; *VI* — степная зона

факторы воздействий — разработка недр, рубка леса, пожары, выпас скота, сенокошение, земледельческое освоение территории, урбанизация и индустриализация, строительство гидросооружений, загрязнение окружающей среды, рекреация.

Антропогенная трансформация биоты ярко проявляется в синантропизации растительного покрова (Falinski, 1971; Горчаковский, 1979; Kostrowicki, 1982), которую следует рассматривать как стратегию приспособления растительного мира к условиям среды, трансформированным или созданным человеком.

1. Синантропизация горной растительности

Наиболее ярко синантропизация растительного покрова проявляется в замене естественных растительных сообществ синантропными, а также в инвазии как антропофитов (пришлых видов), так и апофитов (видов местной флоры), позиция которых в растительных сообществах усиливается под влиянием деятельности человека.

Для выяснения закономерностей синантропизации растительного покрова в горах в связи с высотой над уровнем моря и положением того или иного участка в системе поясности растительности были проведены исследования на Северном Урале, на горе Косьвинский Камень, находящейся неподалеку от горы Конжаковский Камень. Пробные площадки для описания растительности закладывались в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах с охватом антропогенных местообитаний, сформировавшихся под влиянием разных типов воздействий (рекреация и туризм, разработка недр, транспорт, активность в районе населенных пунктов).

1.1. Горно-тундровый и подгольцовый пояса — рекреация и туризм

В горно-тундровом и подгольцовом поясах воздействие человека на природные экосистемы связано преимущественно с прокладкой туристических троп и отчасти со сбором лекарственных растений на прилегающих участках. На тропах в результате вытаптывания происходит уплотнение почвы, нарушаются моховой и лишайниковый покровы, отмирают кустарники и кустарнички, увеличивается доля трав. Растения на тропах низкорослы, генеративные побеги малочисленны или совсем отсутствуют. Весной во время таяния снега, а также во время сильных дождей летом и осенью тропы превращаются во временные водотоки, что спо-

собствует смыву почвы и препятствует укоренению вновь поселившихся растений.

Проведено обследование участков троп, проходящих через горно-тундровые сообщества на разных высотных уровнях. Сопоставление полученных данных показывает, что на тропах в высокогорьях синантропная растительность формируется главным образом за счет апофитов. В горно-тундровом поясе в качестве апофитов выступают Carex hyperborea, C. rupestris, Polygonum bistorta, а иногда и эндемики Lagotis uralensis, Anemone biarmiensis и Thymus pseudalternans. Из антропофитов встречается лишь Poa annua. В подгольцовом поясе на лугах ведущую позицию среди апофитов занимают Carex loliacea, C. magellanica, Eriophorum sheuchzerii и Anemone biarmiensis. Антропофиты представлены уже упомянутым Poa annua, к которому присоединяется Taraxacum officinale.

1.2. Горно-тундровый пояс — разработка недр

На Северном Урале, на восточном отроге горы Косьвинский Камень, в прошлом (до середины 50-х годов текущего столетия) производилась добыча полезных ископаемых (платина, золото), велись геологоразведочные работы, о чем свидетельствуют многочисленные шурфы и отвалы горных пород. Для транспортировки руды была построена грунтовая дорога и рудопуск, остатки которых сохранились до настоящего времени. Теперь через места горных разработок проходит лишь туристическая тропа и автомобильная дорога.

Восточный отрог Косьвинского Камня представляет собой дунитовый массив размером 2,5×2,5 км. Плоская вершина отрога (850 м н. у. м.) безлесна, хотя в прилегающих местах массива верхняя граница леса проходит значительно выше. Основные факторы, ограничивающие здесь произрастание лесной растительности,— особенности химического состава субстрата и физические свойства продуктов его выветривания (избыточное содержание Mg, Fe, Chr, Ni, Co, рыхлость, высокая водопроницаемость, сухость). Поэтому здесь сформировалась горно-тундровая растительность с вкраплениями слегка остепненных растительных группировок с уникальным комплексом эндемичных, реликтовых и редких растений (Горчаковский и др., 1977; Сторожева, 1978).

В ходе исследования проведено сопоставление контрольного участка горной тундры, почти не испытавшей воздействия человека, с растительностью 5 участков, испытывающих разные виды антропогенных воздействий: 1) участок близ заброшенной

шахты, с остатками извлеченной горной породы, поваленными столбами от рудоспуска; 2) туристская тропа; 3) обочина грунтовой автодороги; 4) межколейное пространство этой же дороги; 5) отвалы горной породы.

В состав растительных сообществ на дунитах входит ряд уральских эндемиков — скально-горностепных (Dianthus acicularis, Minuartia helmii, Agropyron reflexiaristatum) и высокогорных (Thymus pseudalternans, Cerastium igoschinae, Scorzonera ruprechtiana, Saussurea uralensis). Эти растения по своей жизненной стратегии являются эксплерентами, они легко заселяют освободившиеся от растительности места, но не выдерживают конкуренции с другими видами. При слабых и умеренных нарушениях, сопровождающихся обнажением субстрата, позиция эндемичных растений в составе растительных сообществ усиливается, а некоторые из них становятся доминантами или кодоминантами.

Как видно, синантропизация растительности в горно-тундровом поясе в районе горных разработок дунита осуществляется за счет местных, аборигенных видов — апофитов, в роли которых выступают скально-горно-степные и горно-тундровые уральские эндемики. Внедрение в состав растительных сообществ пришлых растений — антропофитов — не наблюдается, поскольку климатические и эдафические условия дунитовых массивов высокогорий для них неблагоприятны.

1.3. Горно-лесной пояс — деятельность человека в районе населенных пунктов

На Северном Урале, на склоне горы Косьвинский Камень, прежде существовал поселок «Юдинский», однако около 40 лет назад он был заброшен. На месте огородов, домов, дворов и пожарищ сформировались рудеральные и семирудеральные сообщества. Мозаика этих сообществ отражает разные стадии восстановительных сукцессий. В последнее время на большинстве изученных участков производится сенокошение.

Всего в изученных собществах отмечено 79 видов растений (в отдельных сообществах их число колеблется от 23 до 45). По коэффициенту видового сходства (46—79) эти сообщества довольно близки и различаются в основном физиономически и по составу доминантов. Синантропных видов всего зарегистрировано 30 (в отдельных сообществах их отмечено от 12 до 18), причем на их долю приходится от 40 до 57 видового состава. В большинстве сообществ синантропные виды выступают как доминанты и кодоминанты.

Среди синантропных видов преобладают антропофиты (Та-

raxacum officinale, Leontodon autumnalis, Plantago media, Rhinanthus major, Rh. minor, Potentilla anserina, Geum urbanum, Agropiron repens, Carum carvi, Cirsium arvense, Prunella vulgaris, Leucanthemum vulgare, Equisetum arvense, Urtica dioica, Polygonum aviculare и др.), но встречаются и апофиты (Deschampsia caespitosa, Festuca rubra, Stellaria graminea и др.).

1.4. Сопоставление полученных данных

Изучение закономерностей антропогенной трансформации горной растительности на Северном Урале, на примере массива Косьвинский Камень, показало, что в горно-лесном поясе синантропизация осуществляется почти исключительно за счет пришлых растений — антропофитов, тогда как роль апофитов в этом поясе невелика. С подъемом в горы присутствие антропофитов резко сокращается: в подгольцовом поясе отмечено только два антропофита (Taraxacum officinale и Poa annua), а в горно-тундровом — лишь один (Poa annaua), причем в горной тундре на восточном дунитовом отроге, где эдафические и климатические условия особенно жестки, антропофиты не встречаются совсем. В высокогорьях (подгольцовый и горно-тундровый пояса) синантропизация растительности осуществляется почти исключительно на базе видов местной флоры — апофитов, причем среди них весьма заметна роль эндемиков уральской флоры. Это объясняется большей приспособляемостью аборигенных видов растений к суровым климатическим и эдафическим условиям высокогорий.

2. Изменение фауны мелких млекопитающих

В настоящем сообщении мы считаем необходимым показать влияние антропогенных факторов на биоту Урала на примере мелких млекопитающих (Micromammalia, Insectivora, Rodentia), изученных на Урале наиболее полно (Большаков, Бердюгин, 1986; Большаков и др., 1995; Bolshakov, Berdjugin, 1990). Исследования, проводимые в течение более 20 лет, позволили уточнить особенности высотного распространения животных, их экологию, адаптации к специфическим условиям среды.

Отличительной чертой горноуральского района по сравнению с прилегающими равнинными территориями является взаимопроникновение элементов фаунистических групп из разных ландшафтных зон, и вследствие этого, более богатый видовой состав грызунов и насекомоядных. Установлено, что в горноуральском участке отсутствуют виды южных степных и полупу-

стынных ландшафтов, а виды северных типов местообитаний проникают далеко на юг вдоль хребта.

На состав населения грызунов Уральских гор существенное влияние оказывает смена физико-географических условий, связанная с широтной зональностью. Изменения с севера на юг, вызванные этими причинами, проявляются в смене доминирующих в сообществах видов: в северных районах Урала доминирует красная лесная полевка, в южных — рыжая. В этом же направлении увеличивается общее разнообразие сообществ и снижается степень монодоминантности. Эти изменения связаны с появлением в составе сообществ новых видов, главным образом мышей (лесной, полевой, на самой южной оконечности Урала — желтогорлой), обыкновенной полевки, обыкновенного хомяка и еще некоторых, а также с усилением степени участия таких видов в сообществах по мере продвижения на юг. В целом весь Уральский регион на основании смены вида-доминанта и ряда других перестроек в структуре сообществ грызунов можно разделить на две большие области — северную, в которую входят Северный, Приполярный и Полярный Урал и которая по составу населения ближе к сибирским сообществам, и южную, занимающую все районы Южного Урала, население которой более сходно с восточно-европейским. Пограничная зона между двумя этими областями пролегает в низкогорье Среднего Урала. В связи в этим состав населения грызунов указанного района может со временем претерпевать значительные изменения, которые обусловлены изменениями как естественных условий существования (погодно-климатических, главным образом), так и связанных с антропогенными воздействиями.

Население бурозубок также становится более разнообразным в направлении с севера на юг, как в горах, так и прилегающих равнинах. Но в этой группе мелких млекопитающих на равнинном Зауралье всюду сохраняет свое доминирующее положение обыкновенная бурозубка, а в горной части уровень доминирования этого вида снижается (Полярный Урал) или он переходит на роль субдоминанта (Приполярный Урал). Почти всюду в горах Урала в качестве субдоминанта находится средняя бурозубка (на Приполярном Урале она доминирует), разделяя эту роль на Южном Урале с равнозубой, а на Полярном — с тундряной. Таким образом, самые значительные изменения в структуре сообществ насекомоядных происходят в наиболее северных районах Урала — Приполярном и Полярном.

Распределение населения грызунов по биотопам разных высотных поясов обусловлены тремя группами факторов. Первая из них — это расположение того или иного района Урала относительно широтных зон, с чем связано доминирование тех или

иных видов в данном районе. Доминирующие виды, являясь в наибольшей степени эвритопными, заселяют, как правило, местообитания по всему вертикальному профилю горной системы, в том числе и биотопы верхних поясов. Эта закономерность характерна для всех систем, но в каждой из них, естественно, в зависимости от ее географического положения, видовой состав доминантов будет меняться. Так, в северных районах Урала и большинстве горных стран Сибири таким видом является красная лесная полевка, к которой в отдельных районах могут присоединяться экономка, узкочерепная, пашенная, водяная полевки, лесная мышовка и ряд других видов.

Вторая группа факторов — это распространение в горах внезональных биотопов и соответствующих группировок грызунов, обусловленное изменением погодно-климатических условий в разных высотных поясах. Примерами таких местообитаний являются горные тундры, высокогорные луга, подгольцовые криволесья, леса бореального типа в верхней части горно-лесного пояса и т. п. Сообщества грызунов в таких местообитаниях могут быть представлены видами, проникшими по высокогорьям далеко от своего зонального ареала (например, полевка Миддендорфа в северных районах Урала, красная полевка в наиболее высоких районах Южного Урала).

Третья группа факторов связана с геолого-геоморфологическими особенностями горных ландшафтов. В первую очередь здесь идет речь о характерных для гор образованиях — более или менее открыто расположенных на поверхности вершин и склонов обломочного материала коренных пород — каменистых россыпях, или курумах. В большинстве случаев в таких местообитаниях структура населения грызунов специфична за счет присутствия и часто доминирования специализированных горных видов, так называемых петрофилов. В горах Сибири это представители рода горных полевок Alticola (большеухая, или сибирская высокогорная, серебристая, плоскочерепная). На Кавказе — полевки подрода Chionomys (гудаурская, Роберта, снежная). В Карпатах — снежная полевка. В Мугоджарах специфическое население каменистых россыпей составляют те же обыкновенная полевка и лесная мышь, которые населяют и кустарниковые биотопы (оба типа местообитаний пространственно тесно сопряжены друг с другом).

На Урале специализированные виды-петрофилы также отсутствуют, и их место занимает красно-серая полевка, заселившая литоморфные местообитания от Полярного Урала до хр. Ирендык на юго-восточной оконечности Южного Урала, включая низкогорные районы и невысокие хребты, расположенные параллельно Главному (водораздельному), всюду, где встречаются камени-

стые россыпи. Этот вид может заселять и некоторые другие местообитания, но постоянно обитает и является доминантом или содоминантом только в литоморфных биотопах. До определенной степени видом, связанным с некоторыми характеристиками субстрата и, благодаря этому, встречающимся в горах Приполярного и Полярного Урала, является копытный лемминг. Он предпочитает более твердые, вплоть до сильноскелетизированных, но хорошо дренированные субстраты в противоположность сибирскому леммингу. Последний же более приспособлен жить во влажных и переувлажненных, зато мягких почвах, и поэтому в горы не поднимается (Бердюгин, 1979; Bolshakov, 1995).

Антропогенные воздействия в зависимости от их типа, влияя на горные экосистемы, могут приводить к различным изменениям структуры сообществ грызунов. Сильные техногенные загрязнения, характерные для Уральского региона, ведущие к деградации растительности, имеют своим следствием снижение численности и разнообразия в сообществах грызунов. Такие же последствия имеют место в разрушенных биоценозах на территориях горных разработок (отвалы шахт и карьеров, разрушение растительного покрова автотранспортом, дражные отвалы), а также при чрезмерной пастбищной нагрузке (независимо от того, будут ли это горные тундры Урало-Сибирского региона, альпийские и субальпийские луга Кавказа, Карпатские полонины или горная степь в Мугоджарах). Промышленные отвалы, образованные из различных отходов промышленных предприятий, представляют собой насыпи из переотложенного сырья преимущественно вскрытых пород. На обследованных отвалах и карьерах Урала было обнаружено 15 видов мелких млекопитающих 3 отрядов: грызунов (Rodentia) — 12 видов, насекомоядных (Insectivora) — 2 вида, хищных (Carnivora) — 1 вид.

Освоение мелкими млекопитающими пригодных местообитаний в техногенных ландшафтах зависит от физико-химических свойств нарушенных территорий, характера добываемого сырья и степени развития почвенно-растительного покрова. На различных по способу добычи и характеру добываемого сырья отвалах этот процесс происходит по-разному.

Изучение фауны мелких млекопитающих различных техногенных территорий Среднего Урала показало, что освоение отвалов грызунами происходит прежде всего за счет широко распространенных и экологически пластичных видов, способных заселять многие антропогенные ландшафты; это обыкновенная и рыжая полевки и обыкновенная бурозубка. Обыкновенная полевка была обнаружена на 12 различных отвалах, причем значительно доминировала в уловах на дражных, угольных и строительных отвалах. Обыкновенная бурозубка была обнаружена на 11 отва-

лах, наибольшее обилие вида отмечено также на торфяниках (24.6). Однако следует отметить, что несмотря на высокую встречаемость бурозубок, в вырубках с различных отвалов преобладали сеголетки, взрослые особи не обнаружены.

Появление других видов мелких млекопитающих на отвалах (полевой, лесной мыши, полевки-экономки, куторы и др.) лимитируется скудной кормовой базой, ограниченным числом укрытий и пригодных для обитания станций. Редкими, по-видимому, случайными на отвалах Среднего Урала были домовая мышь, хомяк обыкновенный, красно-серая, темная полевки и ласка (Куликова, Большаков, 1984).

На территориях с менее сильным техногенным загрязнением в условиях разлития антропогенных ландшафтов, связанных с вырубкой лесов и появлением мелкомозаичных агроценозов и обедненных по флористическому составу вторичных лесных сообществ, происходит снижение численности грызунов, но разнообразие населения обычно повышается за счет усиления степени участия в сообществах некоторых уже имеющихся видов или вселения новых. На Урале такие ландшафты занимают значительные территории вокруг промышленных центров и агломераций. Перестройка сообществ на таких территориях состоит, главным образом, в усилении роли серых полевок (в первую очередь обыкновенной) и мышей на Среднем и Южном Урале или появлении этих видов в более северных районах. Таким образом, в антропогенных ландшафтах Урала происходит усиление «южных» элементов в структуре сообществ грызунов.

Обширные территории в горах как Урала, так и других регионов, где развит лесной покров, используются для заготовки древесины. Вырубка лесов — это сравнительно кратковременное воздействие, приводящее к резкому изменению биоценозов, после чего большинство вырубленных площадей на протяжении длительного времени новым антропогенным воздействиям не подвергаются. В таком случае на этих территориях происходит естественная сукцессия растительного покрова, ведущая к восстановлению климаксных лесных биоценозов.

Наиболее последовательно процессы преобразования структуры населения грызунов в ходе восстановительной сукцессии прослежены нами на примере южной тайги низкогорий Среднего Урала. На первоначальных этапах восстановления растительного покрова, до формирования древесно-кустарникового яруса, в сообществах грызунов на Урале происходит резкое усиление роли серых полевок (преимущественно пашенной и экономки) вплоть до полного исчезновения лесных полевок. Разнообразие сообществ на этом этапе не ниже, а часто и выше, чем исходных. По мере формирования древесно-кустарниковой растительности

значение серых полевок в населении постепенно снижается, но усиливается роль рыжей полевки и лесной мыши. В дальнейшем происходит, в основном, увеличение доли рыжей полевки, сопровождаемое соответствующим усилением монодоминантности сообществ и снижением разнообразия. Наибольшее выражение указанные процессы получают на предклимаксных стадиях суб- и условно-коренных лесов. Следует отметить, что численность населения грызунов в этой фазе лесовосстановления выше, чем на предыдущей стадии мелколиственных вторичных лесов и, по крайней мере, не ниже, чем в коренных, не тронутых антропогенными воздействиями биотопах. Сходные изменения отмечены в европейской равнинной южной и средней тайге, и есть все основания полагать, что и в других горных системах механизмы перестройки структуры сообществ грызунов под влиянием антропических факторов аналогичны вышеописанным.

Население верхних поясов гор отличается от сообществ нижележащих поясов и равнинных территорий по ряду популяционных параметров. Эти отличия в общем сходны у грызунов разных таксономических групп, населяющих высокогорья разных горных систем. Суть их сводится к следующему. Численность популяций в горных местообитаниях более стабильна, но часто ниже, чем в нижележащих и равнинных. Снижена также интенсивность воспроизводственных процессов, что находит свое отражение в относительно низкой плодовитости, меньшем количестве пометов за генеративный сезон и меньшей степени участия сеголеток в размножении вплоть до того, что в год своего рождения они вообще участия в размножении не принимают.

В связи с указанными особенностями размножения горные популяции грызунов отличаются упрощенной возрастной структурой, в которой обычно хорошо различаются и несут основную функциональную нагрузку в процессе поддержания существования популяции три группы животных: перезимовавшие особи; половозрелые сеголетки, представленные большей частью особями первых (весенней или раннелетней) генерации; неполовозрелые сеголетки второго (и третьего, если он есть) помета от перезимовавших и первого (и единственного, также если он есть) помета половозрелых сеголеток. Первые две группы образуют генеративную часть популяции, обеспечивающую ее расширенное воспроизводство в сезон размножения, а последняя предназначена для сохранения популяции в течение зимнего периода. Соотношение полов обычно близко к 1:1 или сдвинуто в сторону преобладания самок. Сдвиг в соотношении в обратную сторону часто свидетельствует о неблагоприятном периоде в жизни популяции. При относительно высокой плотности населения этот сдвиг сопровождается подавлением размножения даже у пере-

зимовавших особей, благодаря чему не допускается запредельный взлет численности популяции. Этот же механизм срабатывает в качестве неспецифической популяционной реакции на неблагоприятные условия среды, если таковые возникают в генеративный период (например, в жаркие засушливые годы). Описанный процесс обычно захватывает все население грызунов горных местообитаний, независимо от видовой принадлежности. Вслед за этим, обычно на следующий год, наблюдается глубокая депрессия и, если в такой момент наложатся негативные антропогенные воздействия, то может произойти быстрая и глубокая перестройка всей структуры горных сообществ грызунов.

Использование грызунами территории горных местообитаний в условиях высокой их мозаичности имеет свои специфические черты. На основе разработанного метода радионуклидного мечения млекопитающих выявлены основные закономерности территориальной структуры грызунов и насекомоядных (Insectivora) гор Урала. Показано, что в разных высотных поясах существенно различаются основные параметры пространственной структуры популяции и их динамики, связанные с характерной для данного высотного пояса гетерогенностью среды. Так, в горах Южного Урала красная (Clethrionomys rutilus) и красно-серая (C. rufocanus) полевки выходят за пределы резервации, причем весенние и раннелетние генерации этих видов образуют поселения, в которых происходит размножение, или отдельная территориальная группировка обеспечивает заселение территории радиусом более 1 км горно-тундрового и горно-лесного поясов.

Основными путями расселения и перемещения являются контактные полосы экосистем (лес — каменная россыпь; еловое криволесье — травяно-моховая тундра). Другими словами, высотно-поясной дифференциации населения широко распространенных видов мелких млекопитающих в горах не сопутствует жесткая изоляция населения конкретных поясов. Радиус расселения обеспечивает заселение из одного и того же пояса территории смежных поясов. Размеры индивидуальных участков обитания отдельных животных невелики, но при этом и срок пребывания на участке сокращен. Соответственно у населения высокогорий повышена миграционная активность, хотя, возможно, это не общее правило, так как на Кавказе отмечено, наоборот, уменьшенное количество мигрантов у специализированных горных видов, возможно, связанное с более благоприятными трофическими условиями в субальпийском и альпийском поясах по сравнению с гольцами Урала и Сибири (Бердюгин, 1980).

Что касается техногенных территорий, то использование мелкими млекопитающими пространства на них в значительной сте-

пени сокращено по сравнению с тем, как оно используется в естественных биотопах. Зверьки, поселяющиеся в условиях, нарушенных в результате антропогенного вмешательства, например, на тех же отвалах, образуют локальные, относительно изолированные поселения, для которых характерна относительная оседлость. Перемещения по территории отвалов ограничены и не превышают 200—300 м. Подобные изменения пространственной организации населения мелких млекопитающих являются прямым следствием перестроек в структуре природных биоценозов в результате вмешательства человека.

Антропогенные воздействия, имеющие, как правило, негативный характер, особенно техногенные загрязнения, приводят к перестройке биоценозов в целом и часто к снижению численности грызунов в этих биотопах. На популяционном уровне это приводит к сдвигу соотношения полов в сторону самцов (индикатор неблагополучия у населения горных местообитаний) и усилению процессов размножения (как компенсаторной реакции на снижение плотности, обусловленное, судя по всему, повышенной смертностью) и, как следствие последнего, к изменению возрастной структуры в направлении увеличения доли сеголеток, сопровождаемом соответствующим снижением доли перезимовавших. Интенсификация воспроизводства при снижении количества перезимовавших особей достигается значительным увеличением доли половозрелых среди сеголеток, а также увеличением числа детенышей в помете по сравнению с грызунами незагрязненных территорий (Мухачева, 1995).

Проведенные исследования функционирования генеративной системы грызунов (на примере рыжей полевки) показали высокую степень ее защищенности от поражающего действия загрязнений на фазе образования гамет и зиготы вплоть до периода имплантации, что нашло свое выражение в меньшей доле отклонений от оптимальной формы и размеров мужских гамет при сперматогенезе у самцов с загрязненных территорий и значительно меньшей в этих же условиях доимплантационной гибели зародышей у самок. Хотя постимплантационная смертность на «грязных» территориях оказалась выше, чем на «чистых», но, поскольку эти потери по сравнению с первыми составляют незначительную долю, плодовитость самок в условиях техногенных загрязнений оказывается выше, чем в их отсутствие (Мухачева, 1995а).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокий уровень нарушенности горных экосистем на Урале под непрерывно нарастающим влиянием деятельности челове-

ка, хрупкость и уязвимость отдельных компонентов биоты, вызывает необходимость организации в региональных рамках мониторинга горных экосистем — службы слежения за их состоянием, параметрами состава и продуктивности, динамическими тенденциями. Мониторинг включает в себя также прогнозирование возможных изменений экосистем, их растительного и животного компонентов. Опорную сеть мониторинга составляют эталонные участки, а также станции и пикеты (Горчаковский, 1984).

В настоящее время особо важное значение приобретает выбор эталонных участков. Они подразделяются на три категории — региональные, базовые и вспомогательные. Региональный эталонный участок в том или ином природном районе, а следовательно, его характеристики могут быть распространены на весь район. Базовый эталонный участок представляет комбинацию лишь нескольких категорий экосистем, и его характеристики экстраполируются лишь на эти категории в пределах района. Вспомогательный эталонный участок представляет только один тип экосистем. Для эталонных участков устанавливается режим охраны и умеренного рационального использования, обеспечивающий сохранение всех их основных параметров. Эталонные участки включают в себя экосистемы, находящиеся на уровне потенциальной продуктивности; они служат нулевой точкой отсчета при сопоставлении с экосистемами, в той или иной мере подвергшихся деградации (последние представлены станциями и пикетами). Оценка уровня деградации растительного компонента экосистем может быть осуществлена с использованием различных критериев (доля участия синантропных видов в составе травостоя, разрыв между потенциальной и реальной продуктивностью). С учетом всех данных, получаемых в ходе мониторинга, будут разрабатываться и приниматься решения, направленные на изменение режима использования горных экосистем в тех случаях, когда такие изменения достигают критического уровня.

ЛИТЕРАТУРА

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

Бердюгин К. И. Территориальные взаимоотношения грызунов — обитателей каменистых россыпей Урала // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 37—53.

Большаков В. Н., Бердюгин К. И. Мелкие млекопитающие верхних поясов гор Урала // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск, 1986. С. 3—12.

Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Шарова Л. П. Изучение фауны мле-

копитающих Уральских гор // Материалы конференции «Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга». Ульяновск, 1995. С. 175—177.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975.— 283 с.

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. ж. 1979, 69. № 12. С. 1697—1713.

Горчаковский П. Л., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. Методические основы составления крупномасштабных карт фитоценохор бореальных высокогорий // Экология. 1977. № 3. С. 22—28.

Куликова И. Л., Большаков В. Н. Мелкие млекопитающие техногенных территорий. Свердловск, 1984. С. 3—19.

Мухачева С. В. Реакция популяций рыжей полевки на техногенное загрязнение среды // Механизмы поддержания биологического разнообразия: (Материалы конференции). Екатеринбург, 1995. С. 110—112.

Мухачева С. В. Специфика воспроизводства в популяциях рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Механизмы поддержания биологического разнообразия: (Материалы конференции). Екатеринбург, 1995. С. 191—193.

Сторожева М. М. Растительность дунитовых обнажений Кытлымских гор (Средний Урал) // Бот. ж. 1978, 63. С. 729—736.

Bolshakov V. N. Rodents of Stony Fields in the Upper Belts of Ural Chain // Rodents and Spatium: Biodiversity and Adaptation. 5-th Intern. Conf. Rbat, Marocco, 1995. P. 46.

Bolshakov V. N., Berdjugin K. L. Small mammals in the upper belts of the Ural mountain // Pirineos. 1990. № 135. P. 3—12.

Gorchakovsky P. L. Horizontal and altitudinal differentiation of the vegetational cover of the Ural mountains. Pirineos. 1989. № 133. P. 31—54.

Falinski J. Synanthropization of plant cover. II. Synanthropic flora and vegetation of towns connected with their natural condition, histopy and finction: (Materialy zakladu fitosoc). Warszava, 1971. T. 2. P. 21—37.

Kostrowicki A. Synanthropization as a result of environmental transformation. Memorabilia zool., 1982. Vol. 37. P. 3—11.

ПИТАНИЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ДАГЕСТАНСКОГО ТУРА В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

М.-Р. Д. Магомедов, Ю. А. Яровенко

Лаборатория экологии животных, Прикаспийский институт биологических ресурсов, Дагестанский научный центр РАН
367025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

Проблема трофо-энергетических отношений животных в природе — один из наиболее сложных разделов современной экологии животных. Этими отношениями определяется состояние, интенсивность ведущих популяционных процессов, важнейшие

параметры структурно-функциональной организации популяции и многое другое.

Связано это с тем, что устойчивое состояние популяции животных воможно лишь при положительном балансе вещества и энергии в их организме, т. е. при соответствии потребностей организма в питательных веществах и энергии их потреблению в течение годичного или жизненного цикла. По мнению Шмидт-Ниельсона (1982), получение пищи и энергии из окружающей среды сложным образом связано с использованием ресурсов и оптимизацией плотности популяции, т. е. с теми взаимоотношениями, которые лежат в самой основе современной экологии животных.

Используемые нами в работе количественные и качественные показатели соотношения энергетических и пищевых потребностей животных и их потребления позволяет установить энергетический дисбаланс питания в естественной среде.

В рамках этого направления нами исследовано более 20 видов млекопитающих, включающих представителей различных экологических (зимоспящие и активные в течение всей жизни грызуны, зайцеобразные, копытные) и ландшафтных групп животных, являющихся наиболее характерными представителями природно-климатических зон. В связи со спецификой данного совещания, посвященного горным видам, в качестве объекта обсуждения мы представляем дагестанского тура.

В горных районах Центрального и Восточного Кавказа дагестанский тур является наиболее массовым представителем диких копытных и ему принадлежит важная биоценотическая роль в формировании и функционировании высокогорных экосистем.

Вместе с тем все известные трофологические наблюдения над турами ограничиваются рассмотрением только видового состава потребляемых растений. Количественные характеристики питания и закономерности, определяющие изменчивость потребления кормов турами, до настоящего времени не рассматривались в печати. Между тем именно эти показатели позволяют наиболее объективно оценить многообразие биоценотических связей и масштабы их трофического воздействия на растительность.

С целью изучения интенсивности питания и потребностей животных в энергии исследования проводились с группой прирученных дагестанских туров, пойманных в природе сразу после рождения и выращенных в неволе. Пойманных животных (2 самца и 2 самки) до 4 месяцев содержали в полевом лагере в непосредственной близости от мест поимки, где они свободно выгуливались и паслись все светлое время суток. Все это способствовало успешному проведению экологических экспериментов

с этими животными, исключало эффект стресса, который обычно наблюдается при работе с дикими животными.

Первые опыты были начаты с группой 4-месячных турят в сентябре 1989 г. и проводились в каждый сезон года до января 1997 г.

На основе экспериментальных данных по переваримости различных типов кормов и суточного количества выделенного кала мы оценивали уровень питания туров на естественных пастбищах различных типов и в различные сроки. Для этого животных, снабженных специальными сетчатыми калосборниками, выпасали на естественных пастбищах в горах. По мере накопления кала мешки опорожняли, суточный кал высушивали и сохраняли до обработки в лаборатории.

Переваримость различных типов кормов у дагестанского тура, которая определялась содержанием сырой клетчатки в кормах, изменялась в широких пределах (от 41 до 81 %). Максимальные величины переваримости пастбищных кормов характерны для весенне-летнего периода (68,6±1,14 %), для осеннего отмечено их снижение (57,1±2,6 %), а минимальные значения были получены для зимней ветоши (50,6±1,29 %). Такая низкая переваримость ветоши, основного зимнего пастбищного корма диких туров, как будет показано в дальнейшем, имеет решающее значение в определении отрицательного энергетического баланса особей в зимне-весенний период.

Уровень потребления корма дагестанским туром не зависит от качества растительного корма (сено и сочная трава, ячмень) и достигает 760—13000 ± 26—46,5 г сухого вещества на 1 особь.

Абсолютная величина потребления корма летом в расчете на особь возрастает с массой тела ($r=0{,}86$; $P<0{,}05$; $Y=70{,}13X^{0{,}634}$ и у взрослых оказывается в 1,8—3,0 раза выше, чем у молодых. Относительный уровень потребления в расчете на единицу массы тела, наоборот, у взрослых туров в 1,5 раза ниже, чем у молодых ($r=-0{,}73$; $P<0{,}05$; $Y=69{,}04X^{-0{,}36}$) (рис. 1).

В то же время уровень потребления корма зимой во всех весовых (возрастных) категориях туров был очень близким и колебался в пределах 375—410 г сухого вещества на особь в сутки. Связано это с тем, что на фоне довольно резкого снижения уровня потребления кормов взрослыми животными в зимний период интенсивность питания молодых животных не меняется и поддерживается на высоком, близком к летнему, уровне, что, в свою очередь, связано с особенностями их метаболизма. У взрослых она снижается почти в 2 раза по сравнению с летним периодом и оказывается почти в 3 раза ниже, чем у молодых (рис. 2). Такая закономерность — зимняя гипофагия, как и зим-

нее снижение массы тела копытных,— известное и широко распространенное для взрослых копытных явление.

Зимнее снижение потребления корма взрослыми турами, как и другими копытными, является следствием снижения метаболизма этих животных зимой, сопровождающегося общим замедлением пищеварительных процессов, ухудшением качества, количества и доступности зимних кормов. Считается, что такое снижение массы тела у взрослых животных нельзя признать адаптивным с точки зрения теплообмена, однако, в целом для организма приводит к значительной экономии энергии (Соколов, Кушнир, 1986).

Как видно из рис. 2, высокую интенсивность питания молодые сохраняют и в зимний период. Такую особенность питания, впервые отмеченную нами для дагестанского тура, пока трудно объяснить. Известно, что в период роста и развития животных интенсивность метаболизма постоянно поддерживается на максимальном уровне (Нагорный и др., 1963). Интересно, что у молодых животных на фоне высокого их зимнего метаболизма в первый год жизни не образуются годовые кольца на рогах, во второй год они слабо выражены и четко выделяются только с третьего года жизни. Это подтверждают данные об отсутствии у них зимней гипофагии.

Высокий уровень зимнего метаболизма молодых животных и высокие потребности их в кормах в зимний период имеют важное значение в их жизни. С одной стороны, при благополучных зимних условиях питания это поддерживает относительно высокие уровни их энергетических потребностей. С другой стороны, следствием большей напряженности их энергетического баланса в зимний период по сравнению со взрослыми определяет, по нашему мнению, соответственно, и значительно более высокую их зимнюю смертность. Для дагестанского тура гибель молодых с ноября по март составляет, по нашим данным, 39—44 % от общего количества новорожденных. Выживаемость молодых в этих случаях, как и в целом популяции, в сильной степени оказывается зависимой от кормовых условий, зимнего периода и выступает важным регулирующим механизмом, поддерживающим плотность и прирост популяции в соответствии с реальным уровнем кормовых запасов (Магомедов, 1995). Высокие уровни гибели молодых в зимний период обнаруживаются для самых различных представителей копытных: североамериканских горных баранов — 20—90 % (Dee-vey, 1947; Festa-Bianchet, 1988), тура — 53,2 % (Caughley, 1966), архара — 71 % (Коршунов, 1988), безоарова козла — 59 % (Коршунов, 1988), лосей — 30—52 % (Росоловский и др., 1988; Лопатин, Росоловский, 1988),—

что, очевидно, на популяционном уровне имеет регуляторное значение.

В настоящее время хорошо известно, что на уровень потребления кормов при свободном выпасе животных на пастбище оказывает влияние и валовой урожай растений. Зависимость скорости потребления от запасов растительности впервые отмечена для коров (Johnsto-ne-Wallace, Ken-nedy, 1944; Вуазен, 1959), а в дальнейшем и — для диких копытных, в частности для северных оленей и карибу (White, Trudel, 1980; Trudel, White, 1981), вапити (Hudson, Nietfeld, 1985; Hudson, Watkins, 1986), чернохвостых оленей (Wiskstrom et al., 1984) и других растительноядов (Myers, Poole, 1963; Sinclair, 1975; Batzet et al., 1981; Renecker et al., 1986; Абатуров, 1992 и др.).

В то же время имеются данные, свидетельствующие о том, что при снижении плотности кормовой растительности многие виды животных, в том числе и растительноядные млекопитающие, компенсируют, снижение скорости потребления увеличением длительности кормления. Благодаря этому во многих случаях достигается необходимый уровень насыщения. Четкие хронометрические данные такого плана получены в основном для сельскохозяйственных животных (Arnold, 1964; Hannon, 1954).

Для оценки зависимости уровня потребления корма и выбора кормовых растений турами от валового урожая растительности проведены специальные опыты на огороженных переносной сеткой участках с различной исходной продукцией растительности в 37, 26 и 6 ц/га. Время пастьбы ручных туров на пастбищах закономерно возрастало с 5,16 до 8,51 часа в сутки (т. е. более чем в полтора раза) при падении надземной фитомассы с 36,5 до 6,4 ц/га (табл. 1). При этом общая продолжительность суточной активности оставалась постоянной — 13,3 часа. Увеличение продолжительности пастьбы компенсировало низкую скорость сбора корма и в конечном итоге величина суточного потребления во всех случаях оказалась практически одинаковой.

В зависимости от продуктивности пастбищ изменяется не только время пастьбы туров, но и видовой состав используемых в пищу растений. По мере выедания растительности (на 4-й день) на экспериментальном участке в рацион включаются многие виды, вначале не употреблявшиеся в пищу на высокопродуктивных пастбищах. Таким образом, по мере уменьшения обилия ресурсов фактическая ширина трофической ниши возрастает, тогда как при избытке ресурсов повышается избирательность питания.

Известно, что непосредственно съеденная растительноядами пища за счет избирательности питания превосходит по питатель-

Таблица 1

Суточное потребление и продолжительность пастьбы туров на пастбищах с различным запасом кормовой растительности

Надземная фитомасса, ц/га	Время пастьбы туров на пастбище, мин. *	Съедено корма, г/особь в сутки сухой массы
36,5	310±13,7	599±25,02
26,0	367±16,7	657±26,7
6,4	511±22,5	612±47,13

ной ценности общую кормовую массу растительности в окружающей среде.

Мы сравнивали питательную ценность валовой и кормовой фитомассы из природного запаса растительности и содержимого желудков туров. Как показали исследования, избирательная способность туров во многом определяется экологическими условиями их обитания. В условиях горно-луговой зоны, охватывающей наиболее высокогорную часть Дагестана, где преобладают низкотравные альпийские луга, избирательность по составу питательных веществ слабо выражена и в незначительной степени отмечена только для жира. Напротив, в условиях широколиственно-хвойных лесов и высокотравных субальпийских лугов избирательность питания туров по всем элементам значительно выше. В целом же, турам, как и другим видам копытных открытых пастбищных экосистем, не свойственна высокая избирательность питания. Большие объемы потребления (сырая масса содержимого желудков достигает в отдельных случаях более 15 кг), однообразная растительность и низкая концентрация высокопитательных кормов в природе определяют жесткую зависимость состава потребляемых видов и частей растений от состава травостоя пастбищ и их доступности. Отсюда величина потребленной энергии и питательная ценность пищевого рациона в большей мере определяется валовой питательной ценностью травостоя пастбища и ее сезонной динамикой.

Сезонная изменчивость содержания различных по энергоемкости питательных веществ в корме определяет, соответственно, и сезонную динамику содержания в нем энергии. Последняя, в целом, в течение года колеблется в незначительных пределах и поддерживается на относительно высоком уровне — от

* Характер активности животных фиксировался через каждые 5 мин.

1578 до 1690 кДж на 100 г сухого вещества (рис. 3). Это достигается за счет посезонного чередования пастьбы на склонах различной экспозиции и внутрисезонной вертикальной смены используемых пастбищ.

Ранее нами было показано, что интенсивность питания туров даже в условиях обилия задаваемых кормов в неволе определяется целым рядом причин — свойствами самого корма (питательности, переваримости и др.), сезоном года, возрастом и подвижностью животных и др. (Магомедов, Яровенко, 1997). Совершенно очевидно, что и в природе, где эти показатели подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям, уровень потребления кормов будет в такой же степени непостоянным. Среди прочих причин, определяющих интенсивность питания свободно пасущихся животных, важнейшее значение приобретает естественная динамика урожая растений и их доступность на пастбище (Ахмедов, Магомедов, 1995; Магомедов, Яровенко, 1997). Все это определяет значительную сезонную динамику абсолютного потребления кормов турами в природе (рис. 3). Так, в течение года потребление корма животными с массой тела 80 кг изменялось в пределах от 1000 до 3000 г сухого вещества в сутки.

Суточная величина получаемой турами энергии складывалась из энергетической стоимости (питательности) потребляемого корма и реальной величины (массы) его суточного потребления (усвоения). Максимальные величины абсолютного потребления энергии приходятся у дагестанского тура на конец лета — начало осени, минимальные — на весенний период (рис. 3). В частности, средние показатели суточного потребления энергии закономерно возрастали у туров от лета к осени (от 12 600 кДж до 27 128 кДж в сутки на особь) и снижались в течение всего зимне-весеннего периода (до 11 600 кДж в марте). Эти изменения абсолютных величин потребления энергии практически целиком определялись изменением абсолютного потребления корма, закономерный рост которого отмечался с начала июня (1200 г) до конца октября (2400 г) и падение с ноября по май (до 1000 г на особь в сутки). Питательность потребляемого корма в течение сезона варьировала слабо (от 1575 до 1690 кДж на 100 г сухого вещества) (рис. 3). Суточные потребности в энергии (энергия существования), определяющие постоянство массы тела взрослых самцов дагестанского тура массой 80 кг при свободной пастьбе на естественных пастбищах, колебались, по нашим расчетам, в течение сезона в пределах 16 000—17 500 кДж. Сопоставление этих данных с величиной суточного потребления энергии турами в различные сезоны их жизни показывает, что они существенно различаются между собой. Величины суточного потребления

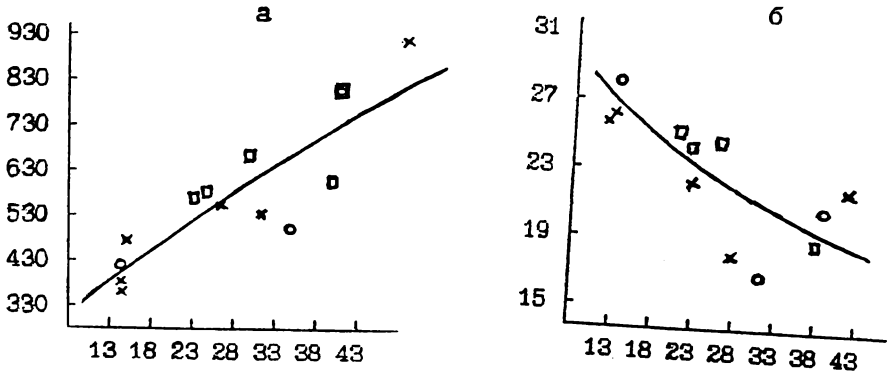


Рис. 1. Абсолютное *(а)* и относительное *(б)* потребление кормов турами в зависимости от массы тела (возраста) в теплый период года (п — лето, х — осень, *о* — весна). По оси ординат: *а* — потребление сухого вещества на 1 особь в сутки, г; для *б* — потребление сухого вещества корма на 1 кг массы тела, г. По оси абсцисс: для *а* и *б* — массы тела, кг

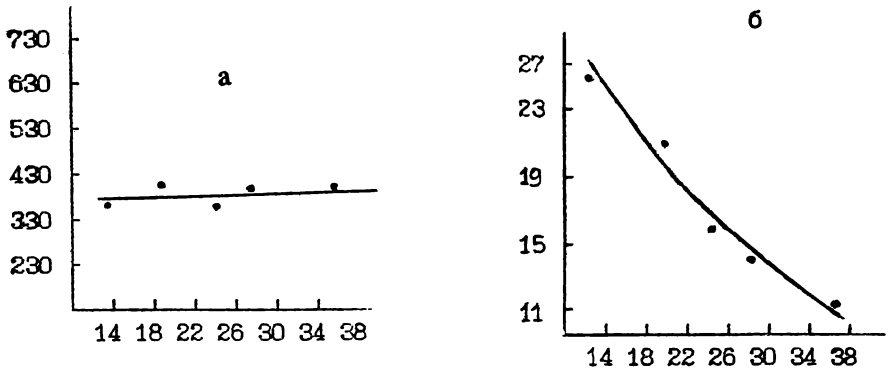


Рис. 2. Абсолютное *(а)* и относительное *(б)* потребление кормов турами в зависимости от массы тела (возраста) в зимний период (обозначения как на рис. 1)

энергии (усвоенная энергия) турами превосходили их суточные потребности, начиная с первых летних месяцев, и поддерживались на высоком уровне вплоть до начала декабря (рис. 3). В последующие 6 месяцев получаемая с кормом энергия уже не покрывала потребностей животных. Такой дисбаланс между потребностью в энергии и фактическим ее потреблением в природе четко отражался на динамике массы особей и полностью согла-

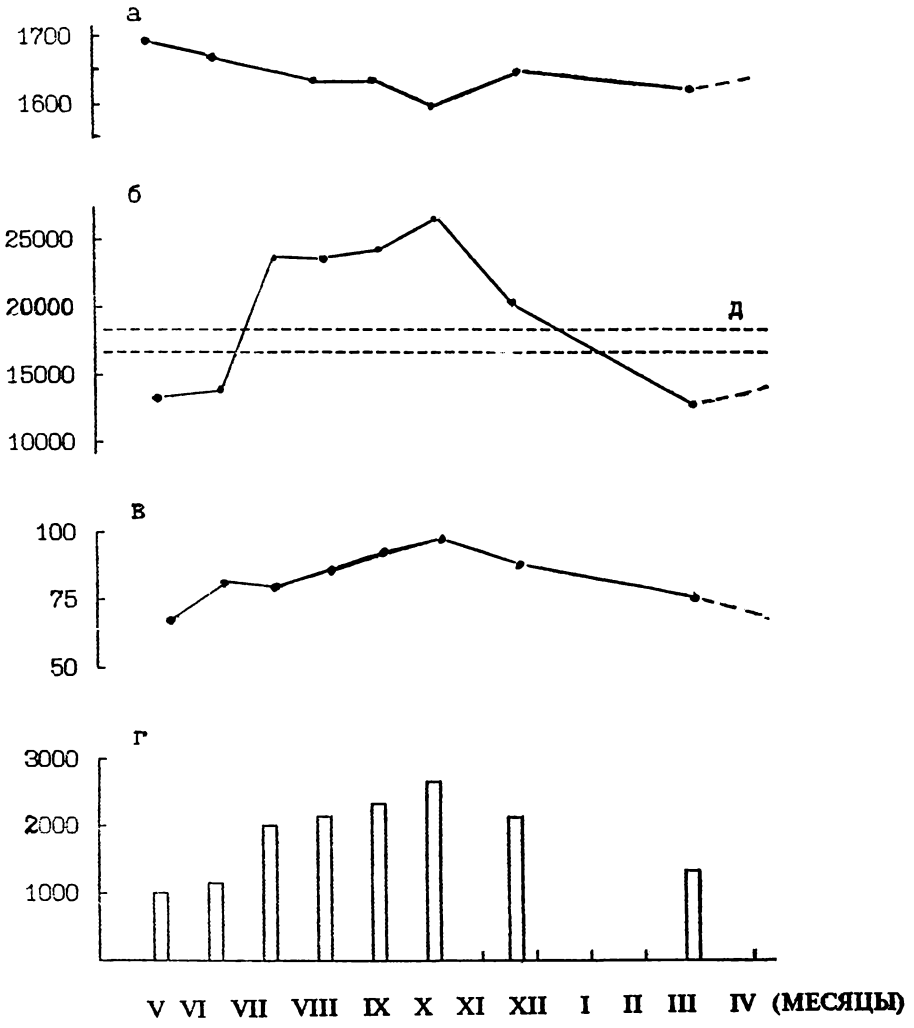


Рис. 3. Сезонная динамика количества энергии, полученной с кормом (*а;* кДж на 100 г сухой массы), абсолютного потребления энергии (*б;* 1 особью за 1 сутки), массы тела (*в;* кг), количества корма (*г;* г сухой массы), потребленного 1 особью за 1 сутки, суточная потребность в энергии взрослых неразмножающихся животных *(д; кДж)* на 1 особь

совался с ней (рис. 3). В частности, потребление энергии турами в летне-осенний период выше потребностей сопровождалось увеличением массы тела животных в течение всего этого периода, а потребление энергии ниже этой величины в зимне-весенний период вызывало закономерное снижение массы тела (рис. 3). При этом, как видно, наиболее критическим периодом в жизни туров в кормовом отношении является конец весны, когда уровень потребления корма и масса тела достигают своего минимального уровня. Именно на этот период приходятся и максимальные уровни смертности туров в природе (Ахмедов, Магомедов, 1995).

Таким образом, явления избыточного питания, при котором потребление энергии превышает потребности в ней животных, и голодания, когда потребление энергии оказывается ниже потребностей животных, в естественных условиях постоянно чередуются друг за другом. Благополучие популяций этих животных, а также уровень плодовитости и смертности во многих случаях находятся в зависимости от уровня накопленного резерва и длительности неблагоприятного периода. Необходимо отметить также, что рассмотренные сезонные особенности динамики питания, потребления питательных веществ и энергии и динамики массы тела особей популяции отражают конкретные условия их обитания в те или иные годы в конкретных условиях среды. Совершенно очевидно, что все эти показатели будут испытывать определенную межгодовую динамику, связанную с динамикой условий среды, определяющих количество и питательность кормов в природе, и различаться в пространстве в соответствии с экологическими условиями конкретных мест обитания.

ЛИТЕРАТУРА

Ахмедов Э. Г., Магомедов М.-Р. Д. Зависимость динамики половозрастной структуры популяции дагестанского тура (Capra cylindricornis Blyth) от условий обитания и плотности популяции // Зоол. ж. 1995. Т. 74. Вып. 7. С. 109—118.

Магомедов М.-Р. Д. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Дис. ... док. биол. наук. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, 1995.— 427 с.

Магомедов М.-Р. Д., Яровенко Ю. А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (Capra cylindricornis Blyth) в неволе // Зоол. ж. 1997. Т. 76. № 2. С. 243—250.

Нагорный А. В., Никиткин В. Н., Буланкин И. Н. Проблемы старения и долголетия. М.: Медгиз, 1963. С. 1—752.

Соколов А. Я., Кушнир А. В. Биоэнергетика северного оленя. Новосибирск: Наука, 1986. С. 1—96.

Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Т. 1. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982.— 414 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННЫХ ЕЖЕЙ (ERINACEUS) КАВКАЗА[1]

Сообщение 1. Изменчивость окраски волосяного покрова нижней части тела

Ф. А. Темботова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Закономерности изменчивости и систематики обыкновенных ежей Кавказа до 80-х годов настоящего века широко дискутировались. Так, К. А. Сатунин (1914) признавал на Кавказе три вида Erinaceus (E. transcaucasicus, E. roumanicus, E. ponticus), С. И. Огнев (1928) их свел к двум видам (E. rumanicus, E. concolor). Позже И. М. Громов с соавторами (1963) и Б. А. Бобринский с соавторами (1965) объединили все ранее описанные кавказские формы в один вид — E. europaeus, низведя их в ранг подвидов — E. e. rumanicus, с ареалом на Северном Кавказе, E. e. concolor — в Закавказье. Однако кариологические данные, полученные рядом авторов (Kral, 1967; Groop et al., 1969; Орлов, Буланова, 1983 и др.), указывали на видовую самостоятельность E. concolor. Впоследствии были обнаружены и морфологические различия между E. europaeus и E. concolor, обитающими в европейской части ареала (Kratochvil, 1975 и др.).

Анализ изменчивости тех же двух видов обыкновенных ежей территории европейской части бывшего СССР, проведенный М. В. Зайцевым (1982, 1984), подтвердил существование на Кавказе одного из них — E. concolor. К такому же мнению пришли В. Н. Василенко (1986), В. Е. Соколов и А. К. Темботов (1989).

Как видно, в последние годы утвердилось мнение о том, что на Кавказе представлен лишь один вид обыкновенных ежей — E. concolor. При этом, по М. В. Зайцеву (1982, 1984), этот вид хорошо отличается от других по окраске волос брюшка, форме носовых костей, числу нижнечелюстных и подбородочных отверстий, форме челюстно-предчелюстного шва, а также по характеру географической изменчивости линейных параметров черепа. Однако В. Н. Василенко (1986), В. Е. Соколов и А. К. Темботов (1989) продемонстрировали, что окраска меха нижней части тела

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—04—48769 «Морфологические закономерности эволюции Micromammalia на примере избранных видов» и проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ»).

и иглистого панциря, а также все черепные признаки, использованные в качестве диагностических М. В. Зайцевым, у белогрудого ежа в условиях Кавказа подвержены значительной изменчивости. Изложенное делает невозможным использование для диагностики европейского и белогрудого ежей предложенных признаков.

Интерес к обыкновенным ежам Кавказа определяется не только разногласиями в оценке систематико-таксономического веса избранных морфологических признаков. Не принижая значимости этой задачи, нам хотелось обратить внимание на некоторые обстоятельства, побудившие продолжить изучение ежей Кавказа:

1. Обыкновенные ежи, будучи широко распространенными и эвритопными, заметно реагируют на высотно-поясную структуру ландшафтов, в том числе на когорту типов поясности. Более того, могут служить модельной группой для изучения роли интеграции экологических факторов равнин и гор на уровне климатических поясов.

2. В предыдущих исследованиях очень мало или вовсе отсутствуют данные по структуре посткраниального скелета. Они нам представляются важными для характеристики таксонов и адаптивных особенностей к специфическим условиям региона.

3. Думается, нельзя сбрасывать со счетов и практический выход исследований, ибо рассматриваемая группа млекопитающих входит в группу доминантных видов целого ряда природных и антропогенных экосистем. Она обладает широкой адаптивной зоной, позволяющей осваивать измененные ландшафты, в том числе рекреационные.

Настоящую работу мы рассматриваем как определенный этап комплексного изучения обыкновенных ежей Кавказа, проводимого в Институте экологии горных территорий КБНЦ РАН и Кабардино-Балкарском госуниверситете. Целью работы являлось изучение изменчивости окраски волосяного покрова обыкновенных ежей в связи с ландшафтной неоднородностью Кавказа.

Материал и методика

Работа выполнена по материалам, собранным коллегами и автором статьи под руководством и при непосредственном участии чл.-корр. РАН, проф. А. К. Темботова.

Полевые наблюдения проведены во всех ландшафтных районах Кавказа, что позволило выявить общую картину географического и биотопического размещения объекта исследования (Соколов, Темботов; 1989), места сбора коллекционного материала. Для сравнительного анализа более полные сборы получены в окрестностях 10 населенных пунктов, относящихся к различным

ландшафтным районам (рис. 6 в сообщении 2). Всего было изучено 171 экз. тушек.

1. Каякент (Каспийское побережье Дагестана), дагестанский вариант поясности, 5 м над уровнем моря, полупустынные ландшафты со среднегодовой суммой осадков 350—400 мм, среднеиюльской температурой 26—28 °С.

2. Шелковская (Чечня), терский вариант, 50 м над уровнем моря, полупустынные ландшафты со среднегодовым количеством осадков 350—400 мм, среднеиюльской температурой 26—28 °С.

3. Нальчик (Кабардино-Балкария), терский вариант, 450 м над уровнем моря, лесостепные ландшафты со среднегодовым количеством осадков 500—550 мм, среднеиюльской температурой 22 °С.

4. Ставрополь (Ставропольский край), эльбрусский вариант, 800 м над уровнем моря, степные ландшафты со среднегодовым количеством осадков 450—500 мм, среднеиюльской температурой 22 °С.

5. Кабардинка (Черноморское побережье Краснодарского края), кубанский вариант, 35 м над уровнем моря, ландшафты близкие к сухим субтропикам со среднегодовым количеством осадков 700—750 мм, среднеиюльской температурой 23 °С.

6. Головинка (Черноморское побережье Краснодарского края), кубанский вариант, 30 м над уровнем моря, полупустынные ландшафты со среднегодовым количеством осадков 350—400 мм, среднеиюльской температурой 26—28 °С.

7. Гагры (Черноморское побережье Грузии), колхидский вариант, 30—50 м над уровнем моря, влажносубтропические ландшафты со среднегодовым количеством осадков 1500 мм, средней температурой августа 24 °С.

8. Кобулети (Черноморское побережье Грузии), колхидский вариант, 3 м над уровнем моря, влажносубтропические ландшафты со среднегодовым количеством осадков 2500 мм, среднеиюльской температурой 24 °С.

9. Нор-Ачин (Армения), джавахетско-армянский вариант, 1450 м над уровнем моря, ландшафты представлены горными степями и полупустынями, среднегодовое количество осадков 300—350 мм, среднеиюльская температура 25 °С.

10. Ленкорань (Азербайджан, Талыш), талышский вариант, 20 м над уровнем моря, влажносубтропические ландшафты со среднегодовым количеством осадков 1400 мм, среднеиюльской температурой 22—25 °С.

В перечне основных мест сбора полевых данных и коллекционного материала приведены лишь отдельные фрагменты имеющейся у нас обширной информации по абиотическим усло-

виям жизни вида и внутривидовых форм обыкновенных ежей. Но и они наглядно иллюстрируют, насколько велик диапазон градиента экологических факторов, под влиянием которых формировались морфологические признаки обыкновенных ежей Кавказа. Достаточно обратить внимание на то, что высота местности, где отлавливали животных, колебалась от 5 до 1450 м над уровнем моря, среднегодовая сумма осадков — от 350 до 2500 мм и выше, а местообитание — от слабозакрепленных песков полупустынь Восточного Предкавказья до влажных субтропиков Колхидской низменности.

Методика и методология создания и анализа данных по изменчивости биологических объектов в горах предусматривает как непременное условие охват всего многообразия поясных спектров горных ландшафтов, обуславливающее явление биологического эффекта высотно-поясной структуры (Темботов, Темботова, 1995, 1996).

Результаты исследования

Для анализа закономерностей изменчивости окраски нижней стороны тела обыкновенных ежей нами были выделены две группы фенов: 1) по окраске нижней стороны головы и шеи; 2) по окраске груди и брюшка. По первой группе нами выделены следующие фены (рис. 1).

Фен 1. Имеется сплошной темноокрашенный поясок.

Фен 2. Имеется разорванный темноокрашенный поясок.

Фен 3. Темноокрашенного пояска нет.

Фен 4. Имеется небольшое белое пятно на фоне темной широкой полосы, охватывающей шею и грудь и доходящей почти до передних лапок.

Фен 5. Вся нижняя часть головы и шеи темноокрашенные.

Фен 6. Имеется темное пятно на шее.

Как видно из табл. 1, частота встречаемости выделенных фенов подвержена изменчивости. Для животных из различных районов Северного Кавказа (Каякент, Шелковская, Нальчик, Ставрополь, Кабардинка, Головинка) характерно доминирование фенов 1 и 2, причем в более сухих местах обитания (степные ландшафты окрестностей Шелковской, Ставрополя, Нальчика) встречаются в большем количестве ежи с разорванным пояском. В полупустынных районах Прикаспийской низменности нами отмечены в значительном количестве (более 30 %) животные, у которых отсутствует поясок (фен 1). Во влажных же ландшафтах (сухие субтропики окрестностей Кабардинки и Головинки) доминируют особи со сплошным темноокрашенным пояском на шее. Аналогичное явление обнаружено и в районе Гагр, который мож-

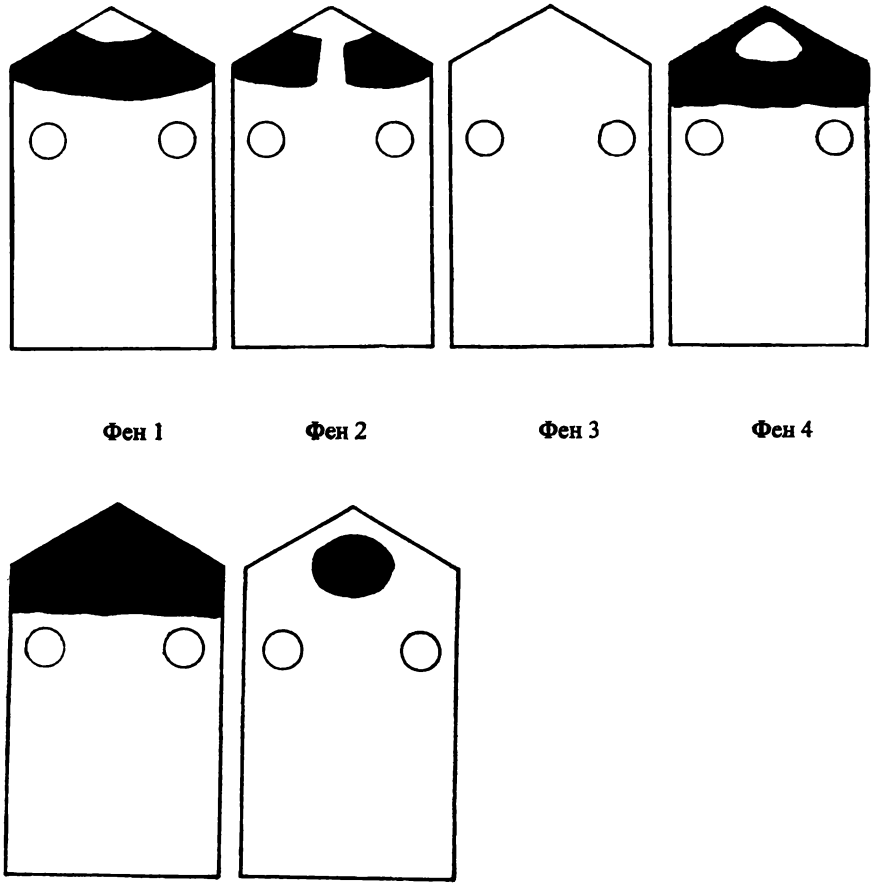


Рис. 3. Вариации окраски волосяного покрова нижней части головы и шеи обыкновенных ежей Кавказа

но характеризовать по климатическим условиям как пограничный между сухими субтропиками Северного Кавказа и влажными Закавказья.

У ежей Закавказья также отмечена зависимость окраски нижней стороны головы и шеи от ландшафтной приуроченности, но с определенной специфичностью. Так, особи из Кобулети (влажные субтропики) имеют темную окраску головы и шеи, тогда как в окрестностях Нор-Ачина (горные степи) встречаются ежи со светлоокрашенной нижней частью головы и шеи.

Как следует из вышеизложенного, окраска нижней части головы и шеи обыкновенных ежей подвержена ландшафтной изменчивости: в местах с высокой влажностью доминируют темноокрашенные животные, а в ксерофитных же ландшафтах — ежи, имеющие разорванный темный шейный поясок или с полным отсутствием бурых тонов в окраске данной части тела.

Таблица 1

Частота встречаемости основных фенов по окраске волосяного покрова нижней стороны головы и шеи Erinaceus Кавказа (%)

Выборка, населенный пункт	Фен 1	Фен 2	Фен 3	Фен 4	Фен 5	Фен 6
1. Каякент	55,6	11,1	33,3	—	—	—
2. Шелковская	35,7	55,4	7,2	—	—	1,7
3. Нальчик	50,0	50,0	—	—	—	—
4. Ставрополь	27,8	72,2	—	—	—	—
5. Кабардинка	70,6	23,5	5,9	—	—	—
6. Головинка	71,4	14,3	—	14,3	—	—
7. Гагры	65,6	25,0	3,1	—	6,3	—
8. Кобулети	—	14,2	—	—	42,9	42,9
9. Нор-Ачин	—	29,4	53,0	17,6	—	—
10. Ленкорань	33,3	33,3	33,4	—	—	—

По окраске груди и брюшка нами выделены следующие 8 фенов (рис. 2).

Фен 1. Пятно небольших размеров, составляет менее $^1/_3$ части брюшка, различной формы и располагается между передними конечностями.

Фен 2. Пятно равно или близко по размерам $^1/_3$ части площади брюшка, расположено между передними конечностями в виде горизонтальной полосы или мысообразной формы.

Фен 3. Пятно равно или несколько более $^2/_3$ площади брюшка, нижняя часть его начинается от передних конечностей и имеет мысообразную форму.

Фен 4. Пятно менее или равно $^2/_3$ площади брюшка, нижняя его часть начинается ниже передних конечностей и имеет мысообразную форму.

Фен 5. Пятно менее или равно $^2/_3$ площади брюшка, имеет форму двух примерно равных лопастей, начинающихся от передних конечностей.

Фен 6. Пятно менее или равно $^2/_3$ площади брюшка, имеет форму, приближенную к прямоугольнику с небольшими темными вкраплениями.

Фен 7. Пятно менее или равно $^2/_3$ площади брюшка, по форме приближающееся к прямоугольнику без темных вкраплений.

Фен 8. Все брюшко от передних конечностей однотонно бежевато-белое, пятна как такового нет.

Как видно из табл. 2, у северокавказских животных наибольший процент составляют ежи с фенами 2, 3 и 5, 6. Причем для самых сухих мест обитания (полупустынные ландшафты Чечни и Дагестана) преобладают особи с фенами 3 и 6, а также немалый процент встречаемости у них составляет фен 8 (вся нижняя сторона тела светлоокрашенная) — до 20 %. С продвижением в сухие субтропики Краснодарского края (Кабардинка, Головинка) увеличивается процент встречаемости фена 5.

Таким образом, для ежей Северного Кавказа выявлена ландшафтная зависимость окраски меха брюшка: для сухих мест обитания характерны зверьки со значительным грудобрюшным светлым пятном, которое из-за своих больших размеров (фен 6) и не совсем правомочно называть пятном.

По рассматриваемому признаку ландшафтная изменчивость животных Закавказья значительна (табл. 2). Ежи степных районов Джавахетско-Армянского нагорья характеризуются доминированием фенов 3 и 4, немалый процент составляет фен 7. На долю фена 2 приходится всего 5,9 %. Вовсе нет фенов 1, 5, 6 и 8. Ежи влажных субтропиков Колхидской низменности характеризуются фенами 1 и 2 с частотой встречаемости 57,1 % и 42,9 %, соответственно.

Анализ вышеизложенных данных позволил прийти к следующему заключению. Характер изменчивости окраски нижней стороны тела обыкновенных ежей Северного Кавказа и Закавказья имеет общие и региональные специфические черты. В обоих случаях в более ксерофильных местах обитания увеличивается процент особей с преобладанием в окраске волосяного покрова белого тона как нижней части шеи и головы, так и самого брюшка. Эта закономерность достигается за счет роста количества особей с разорванным шейным пояском; возрастания размеров белого пятна на груди; и, наконец, благодаря появлению

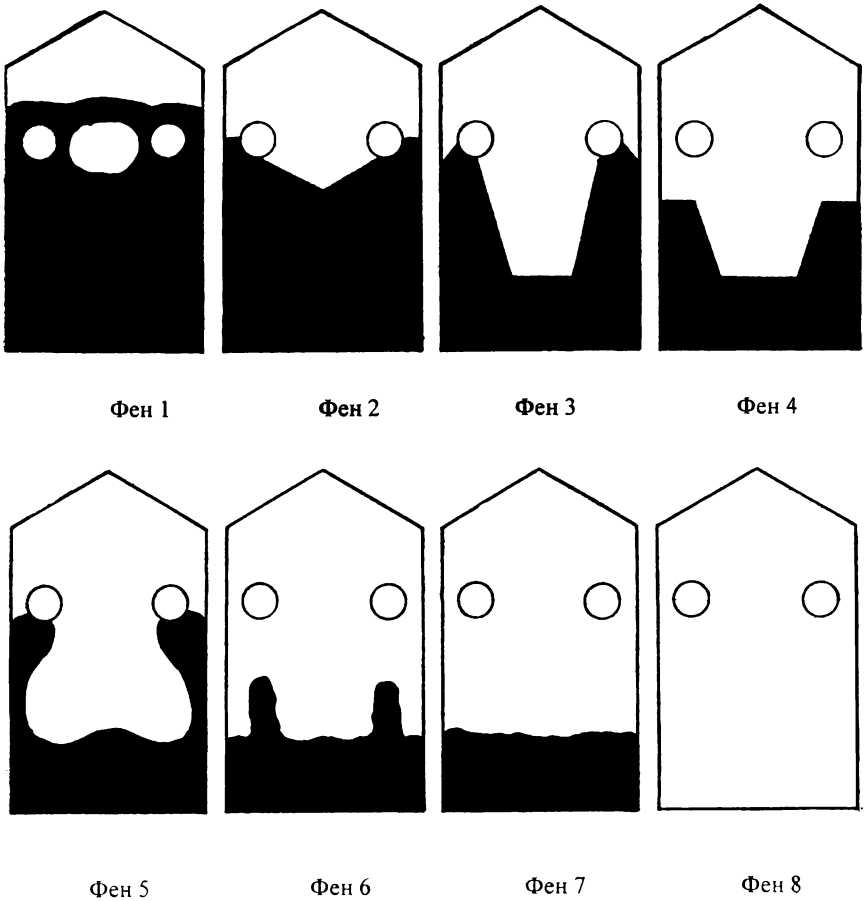


Рис. 4. Вариации окраски волосяного покрова брюшка обыкновенных ежей Кавказа

особей почти или полностью однотонно окрашенных в песчаный цвет разного оттенка. Общим является также изменение интенсивности окраски темной части брюшка от темно-бурой до светло-коричневой или коричневато-серой в той же зависимости.

Особенности ежей Колхидской низменности проявляются в более темной окраске нижней части головы и брюшка (более чем у 50 % особей). Зверьки из Армении также специфичны по окраске меха, что выражается, наоборот, в значительном посветлении как окраски головы и шеи, так и брюшка (более чем в 50 %).

Животные из Ленкоранской низменности, где регулярно отмечается сухой летний период, по окраске всей нижней поверхности тела близки к северокавказским.

Характер изменчивости окраски нижней части тела обыкновенных ежей Кавказа, на наш взгляд, определяется закономерными сдвигами в условиях жизни ежей, в том числе аридизацией ландшафтов и падением влажности климата с северо-запада на юго-восток. Для влажных ландшафтов, таких как субтропики Колхиды, где среднегодовое количество осадков равно 2500 мм и выше, обитают темноокрашенные животные (черно-бурые особи с небольшим грудным пятном). В степных и полупустынных ландшафтах Ставропольской возвышенности, полупустынных районах Чечни, Дагестана, Азербайджана и Армянского нагорья, где среднеговодое количество осадков всего около 300 мм или не превышает 700 мм, доминируют светлоокрашенные особи, как с различной вариацией размеров белого грудобрюшного пятна, так и с однотонно светлоокрашенной нижней частью брюшка. Типична также достаточно светлая нижняя часть головы.

Таблица 2

Частота встречаемости основных фенов по окраске волосяного покрова брюшка обыкновенных ежей Кавказа (%)

Выборка, населенный пункт	Фен 1	Фен 2	Фен 3	Фен 4	Фен 5	Фен 6	Фен 7	Фен 8
1. Каякент	—	33,3	33,3	—	—	11,2	—	22,2
2. Шелковская	1,8	7,2	48,2	8,9	1,8	16,0	—	17,9
3. Нальчик	—	50,0	16,7	—	—	33,3	—	—
4. Ставрополь	—	5,6	50,0	—	16,6	27,8	—	—
5. Кабардинка	5,9	17,7	23,5	—	23,5	29,4	—	—
6. Головинка	—	—	14,3	—	85,7	—	—	—
7. Гагры	—	—						
8. Кобулети	57,1	—	42,9	—	—	—	—	—
9. Нор-Ачин	—	5,9	35,3	35,3	—	—	23,5	—
10. Ленкорань	—	—	100	—	—	—	—	—

Таким образом, выявленный фенофонд богат и разнообразен и отражает ландшафтные условия жизни изученных животных. Думается, что этот признак может быть использован в качестве среды жизни обыкновенных ежей — чем выше влажность ландшафтов, тем больше темного пигмента на шее и брюхе.

Что касается систематико-таксономического веса окраски низа тела, то он очень низок, более того, не может служить в этом качестве. Поэтому в широко бытующей практике диагностики обыкновенных ежей по окраске тела (Бобринский и др., 1965; Зайцев и др., 1982, 1984), мы рекомендуем отказаться от использования этого признака.

ЛИТЕРАТУРА

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. С. 31—78.

Василенко В. Н. Закономерности распространения и изменчивости белогрудого ежа (Erinaceus concolor Martin, 1838) на Кавказе // Проблемы териологии Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик, 1986. С. 91—115.

Гуреев А. А. Насекомоядные // Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 54—122.

Зайцев М. В. Систематический анализ подсемейства ежовых (Mammalia, Erinaceidae) фауны СССР: Автореф. дис. ... канд биол. наук. Л., 1982а.— 22 с.

Зайцев М. В. К систематике и диагностике ежей подрода Erinaceus (Mammalia, Erinaceidae) фауны СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 5. С. 720—730.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Средней Азии: Насекомоядные и летучие мыши. М.; Л.: Главнаука, 1982. Т. 1.— 631 с.

Орлов В. Н., Буланова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983.— 405 с.

Сатунин К. А. Определитель млекопитающих Российской империи: Рукокрылые, насекомоядные и хищные. Тифлис, 1914. Вып. 1.— 184 с.

Соколов В. Е., Темботов А. К. Позвоночные Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989.— 548 с.

Темботов А. К., Темботова Ф. А. Экологические проблемы Кабардино-Балкарии в контексте концепции перехода Российской Федерации на модель устойчивого развития // Государственный доклад о состоянии окружающей среды в КБР в 1994 г. Нальчик. 1995. С. 48—56.

Темботов А. К., Темботова Ф. А. Интеграция зональных и поясных факторов в горах Кавказа и ее биологический эффект // Научная мысль Кавказа. Изд-во Северо-Кавказского научн. центр. высш. школ, 1996. № 4. С. 33—40.

Gropp A., Citoler P., Jeiser M. Kariotipe variation und Heferochromatinmuster bei Igel (Erinaceus und Hemiechinus) // Chromosoma. 1969. V. 27. P. 288—307.

Kral B. Karyological analysis of two European species of the genus Erinaceus // Zool. Listy. 1967. V. 16. № 13. P. 239—252.

Kratochvil J. Zur Kenntnis der Igel der gattung Erinaceus in der CSSR (Insectivora, Mammalia) // Hereditas. 1978. V. 89. P. 107—128.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННЫХ ЕЖЕЙ (ERINACEUS) КАВКАЗА

Сообщение 2. Изменчивость черепа и осевого скелета

Ф. А. Темботова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Результаты исследования черепа и посткраниального скелета обыкновенных ежей Кавказа, полученные нашими коллегами (Василенко, 1986; Соколов, Темботов, 1989) составляют качественно новый уровень познания закономерностей изменчивости этой группы млекопитающих в условиях трехмерного пространства гор. Однако было бы ошибочно полагать, что эта проблема исчерпана. Наоборот, ценность названных работ определяется, на наш взгляд, тем, что зримее стала актуальность продолжения углубленного изучения изменчивости различных параметров популяции и видов. В предлагаемой статье приводятся результаты анализа изменчивости черепа и осевого скелета обыкновенных ежей Кавказа.

Материал и методика

Коллекция черепов и осевого скелета обыкновенных ежей Кавказа, составившая основу для выполнения настоящей статьи, происходит из тех же 10 точек Кавказа, описанных в предыдущем сообщении. В наших сборах насчитывается 198 черепов, 84 скелета. Использована также коллекция зоологического музея Московского госуниверситета, включающая 82 черепа.

При изучении изменчивости осевого скелета и черепа брались как традиционные промеры, так и впервые предложенные автором. Пользовались штангенциркулем, за исключением параметров носовых костей, которые измерялись окуляр-микрометром. Статистическая обработка полученных данных проводилась по возрастам, но без учета пола. Наиболее информативными оказались следующие параметры черепа:

---

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—04—48769 «Морфологические закономерности эволюции Micromammalia на примере избранных видов» и проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ»).

1. Глубина носового отверстия в его верхней части. Ее определяли путем измерения длины перпендикуляра, опущенного от точки соприкосновения носовых костей в передней части на линию, соединяющую крайние точки носовых костей также в передней части (рис. 1).

2. Размах носовых костей, представляющий собой расстояние между крайними точками носовых костей в их передней части (рис. 1).

3. Угол между носовыми костями, образующийся линиями, соединяющими точку соприкосновения носовых костей в их передней части и крайние точки носовых костей в месте их соприкосновения с межчелюстными костями (рис. 1).

4. Длина скуловой кости — максимальная длина скуловой кости, которая измеряется с нижней стороны черепа (рис. 2).

Помимо описанных промеров просчитывались и два индекса:

1. Индекс глубины носового отверстия — отношение глубины носового отверстия к ширине носового отверстия.

2. Индекс скуловой кости — отношение длины скуловой кости к кондилобазальной длине черепа.

В посткраниальном скелете определяли следующие параметры:

1. Длина грудопоясничного отдела, измеренная от краниальной стороны тела первого грудного позвонка до каудальной стороны тела последнего поясничного позвонка. Промер снимали по внутренней стороне грудной клетки.

2. Длина крестцового отдела — от краниальной стороны первого крестцового позвонка до каудальной стороны последнего крестцового позвонка.

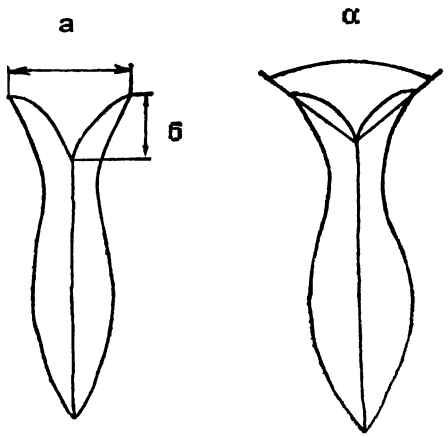


Рис. 1. Промеры носовых костей:

а — размах носовых костей;
б — глубина носового отверстия в верхней его части;
α — угол между носовыми костями

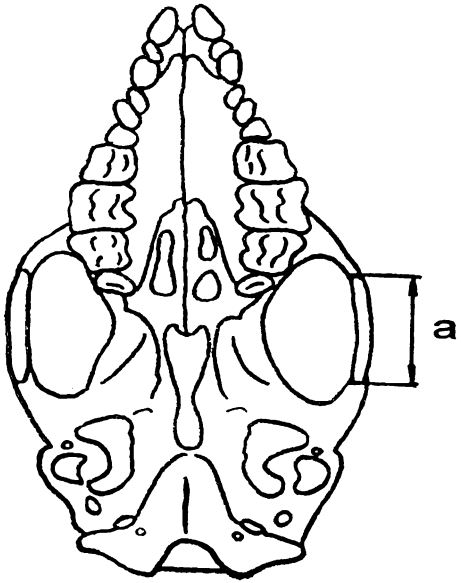


Рис. 2. Длина скуловой кости *(а)*

3. Длина грудины, составляющая минимальное расстояние от выемки рукоятки до каудальной стороны последнего сегмента грудины без учета мечевидного отростка.

Результаты исследования

Череп

Мы ревизировали все черепные признаки обыкновенных ежей, на которые ссылались предыдущие исследователи. Многие из них оказались настолько вариабельными, что трудно было на их основе выявить какую-либо закономерность. Однако нам удалось выявить три наиболее информативных параметра черепа: структура носовых костей, скуловой кости, добавочной кости.

Носовые кости. Особенности структуры носовых костей некоторые систематики считали стабильными и использовали в качестве диагностического признака (Огнев, 1928; Зайцев, 1984). В. Н. Василенко (1986), В. Е. Соколов и А. К. Темботов (1989) считают, что форма носовых костей значительно изменчива и низок систематико-таксономический вес этого параметра черепа.

М. В. Зайцев (1984), признавая реальность существования на территории европейской части России двух видов обыкновенных ежей, Erinaceus europaeus и E. concolor, выделял три типа строения носовых костей с видовой спецификой. Так, для E. concolor, распространенного на Кавказе, по данным автора, характерен 1-й тип с частотой встречаемости 91,1 %. Названные виды хорошо различаются по этому признаку и перекрывание их, по утверждению М. В. Зайцева, имеет месте лишь в 4 % случаев.

В. Н. Василенко (1986) достаточно убедительно показала, что изменчивость строения носовых костей обыкновенных ежей Кавказа значительно выше, чем это представлялось М. В. Зайцеву. Достаточно сказать, что количество типов носовых костей, по ее даным, достигает 18. Просмотрев наш коллекционный материал, нетрудно в этом убедиться. Детали строения носовых костей, рекомендуемые М. В. Зайцевым, не стойкие и не могут быть использованы в качестве диагностического признака.

По нашим данным, высокий систематико-таксономический вес представляет структура передней части носовых костей (рис. 1). Характерно, что ежи из полупустынных ландшафтов Северного Кавказа обладают большей полостью носа (табл. 1). Достигается это за счет увеличения глубины носового отверстия в его верхней части и размаха передних концов носовых костей. При этом угол α менее 70° (рис. 3).

Отмеченную черту строения лицевой части черепа обыкновенных ежей популяций Северного Кавказа, видимо, следует объяснять вслед за К. Шмидт-Ниельсеном (1982) значением полости носа в поддержании теплового и водного баланса организма в аридных условиях. Как известно, такой «теплообменник» способствует, с одной стороны, понижению температуры тела при увеличении температуры среды и, с другой — сохранению влаги в организме.

Закавказские ежи, обитающие как в субтропических условиях, так и горных степях Армянского нагорья, характеризуются меньшей полостью носа (табл. 1, рис. 3). У них несколько меньше размах передних концов носовых костей, точка их соприкосновения значительно смещается к передней части носового отдела. В итоге угол α, образуемый данными костями, увеличивается, превышая 70°.

Анализ полученных данных позволяет считать, что обыкновенные ежи Северного Кавказа и Закавказья различаются по строению носового отдела головы. При этом особенности полости носа указывают на то, что северокавказские ежи адаптированы к жизни в аридных условиях континентального климатического пояса, тогда так закавказские — к влажной субтропической сре-

Таблица 1

Размеры носовых костей обыкновенных ежей Кавказа

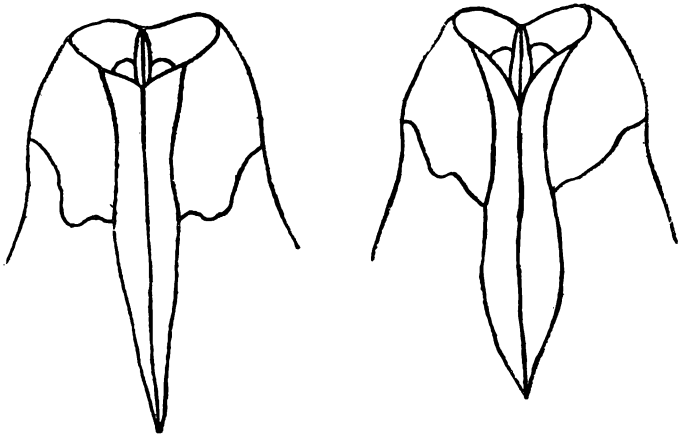
Выборки, населенный пункт	Глубина носового отверстия в верхней его части	Размах носовых костей	Индекс глубины носового отверстия
1. Каякент	3,5±0,11 * / 3,0–4,2	3,7±0,12 / 3,2–4,4	0,95±0,04 / 0,80–1,17
2. Шелковская	3,5±0,10 / 2,4–4,4	3,6±0,08 / 2,6–4,8	0,96±0,03 / 0,68–1,46
3. Ставрополь	3,4±0,11 / 2,4–4,0	3,1±0,15 / 1,8–3,6	1,12±0,07 / 0,67–1,80
4. Кабардинка	3,5±0,11 / 2,0–4,6	3,4±0,09 / 2,4–4,2	1,03±0,03 / 0,80–1,33
5. Гагры [1]	3,0±0,18 / 1,0–5,0	3,4±0,11 / 2,4–4,4	0,88±0,05 / 0,50–1,42
6. Гагры [2]	2,8±0,19 / 1,4–4,0	3,2±0,19 / 1,6–4,2	0,91±0,09 / 0,56–1,82
7. Кобулети	0,91±0,10 / 0,6–1,2	3,5±0,21 / 2,8–4,2	0,27±0,05 / 0,16–0,38
8. Нор-Ачин	2,0±0,11 / 0,8–2,4	3,8±0,10 / 3,4–4,2	0,54±0,03 / 0,22–0,67

де. Вероятно, приспособление к жизни в аридных условиях у обыкновенных ежей Северного Кавказа произошло значительно раньше, чем освоение сородичами Армянского нагорья.

Добавочная кость черепа. В черепе обыкновенных ежей Кавказа нами обнаружена непарная добавочная кость, расположенная между лобными и теменными костями. Эта кость сильно варьирует по размерам и по форме, но чаще всего встречаются особи с косточкой в виде ромба (рис. 4). Характерно, что с возрастом полное срастание добавочной кости с соседними, лобными и теменными, не происходит, благодаря чему эта кость дифференцируется у особей всех возрастных групп.

---

* В числителе приводится средняя ± ошибка, в знаменателе — min—max;
[1] Цифровой материал для ежей, имеющих вормиеву кость в черепе.
[2] Для ежей без вормиевой кости в черепе.



а б

Рис. 3. Форма носовых костей и носового отверстия:
а — закавказских; *б* — северокавказских обыкновенных ежей

Упоминание о добавочной кости в черепе ежей нами найдено лишь в работе Р. И. Лихотопа (1988), в которой автор говорит о нахождении такой кости у одного экземпляра обыкновенного ежа из Украины.

Анализ структуры черепа ежей из различных районов Кавказа показал, что наличие добавочной кости характерно для ежей Северного Кавказа, в том числе для особей Черноморского побережья Краснодарского края и Каспийского побережья Дагестана (рис. 5, 6). Частота встречаемости животных без добавочной кости составляет менее 3 % (табл. 2). По нашим данным, наличие или отсутствие вормиевой кости не зависит ни от пола, ни от возраста.

У ежей Грузии (как внутренних районов, так и Черноморского побережья) и Армении в черепе добавочная кость отсутствует. Так, она не найдена ни у одной особи из окрестностей Кобулети, также не обнаружена у немногих экземпляров, отловленных в окрестностях Цебельды и Зугдиди (табл. 2, рис. 5, 6). Из 18 экземпляров, происходящих из Армянского нагорья (Нор-Ачин) лишь один имел добавочную кость. Не обнаружена добавочная кость и у особи из Хосровского заповедника. Как видно из табл. 2, в сборах из Западного и Центрального Закавказья экземпляры с добавочной костью в черепе составляют менее 3,5 %.

Рис. 4. Изменчивость добавочной кости черепа обыкновенных ежей Северного Кавказа

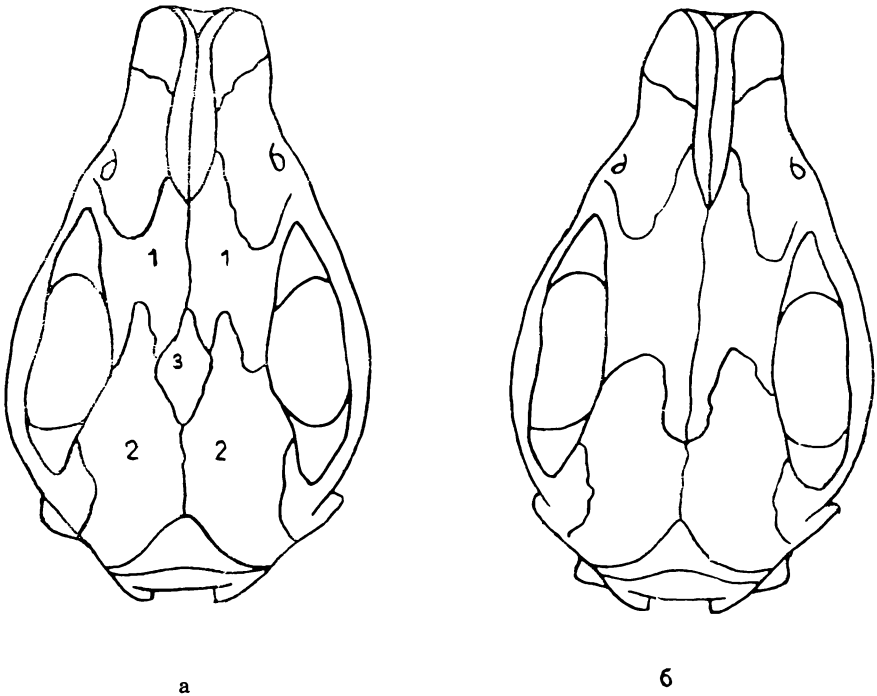


Рис. 5. Череп обыкновенных ежей Кавказа:
а — северокавказских, *б* — закавказских: *1* — лобная кость, *2* — теменная кость, *3* — вормиева кость

Оба мофротипа обыкновенных ежей мы обнаружили на Черноморском побережье в окрестностях г. Гагры. Здесь в выборке из 45 особей ежи с вормиевой костью составили 64,4 %, а без нее — 35,6 %. Вероятно, этот район является пограничным, зоной симпатрии обеих форм. Коллекционный материал с Черноморского побережья недостаточен по количеству, чтобы проследить, как далеко на юг (далее Гагр) проникают ежи с добавочной костью в черепе. Однако можно более уверенно полагать, что ежи без добавочной кости севернее Гагр не проникают. Об этом свидетельствует коллекционный материал из окрестностей Головинки и Кабардинки.

Мы не располагаем достаточным материалом с Каспийского побережья Азербайджана, чтобы уверенно судить о деталях распространения названных форм. Судя по единичным экземплярам из окрестностей Баку, Кубы, Кызыл-Агаджского заповедника, можно предположить, что ежи с добавочной костью

Таблица 2

Частота встречаемости вормиевой кости в структуре черепа обыкновенных ежей Кавказа

Выборки	Кол-во особей	Наличие кости (%)	Отсутствие кости (%)
1. Дагестан	27	96,3	3,7
2. Чечня	82	97,6	2,4
3. Северная Осетия, Кабардино-Балкария	13	100	
4. Ставропольский край	30	96,7	3,3
5. Краснодарский край, в том числе Черноморское побережье	29	100	
6. Гагры, Грузия	45	64,4	35,6
7. Грузия	11		100
8. Армения	19	5,3	94,7
9. Азербайджан	6	83,3	16,7

в черепе проникают глубоко в Восточное Закавказье. Между тем у одной особи из двух, отловленных в окрестностях Ленкорани (Талыш), добавочной кости не было обнаружено.

Вормиевы кости как структурный элемент черепа млекопитающих привлекают внимание морфологов давно, но до сих пор нет единого суждения о их происхождении. Ряд авторов (Schultz, 1923*; Pucek, 1961*; Haitlinger, 1963*; Башенина, 1977), обнаружив вормиевы кости у различных млекопитающих (копытные, бурый медведь, дельфин), оценивали их как проявление атавизма или эпигенетического полиморфизма. Однако из полученных нами данных следует, что вормиева кость у северокавказских обыкновенных ежей не может быть отнесена к категории эпигенетического полиморфизма, нельзя ее квалифицировать и в качестве атавизма. Она несет все черты морфологического признака, присущего северокавказским популяциям, для закавказских ежей эту кость несомненно следует рассматривать как проявление атавизма.

Скуловая кость. Информативной оказалась изменчивость абсолютных и относительных величин скуловой кости. Из данных табл. 3 видно, что характер изменчивости этих показателей северокавказских ежей, в том числе Черноморского и Каспийского побережий, и ежей Закавказья различен.

* Цит. по Башениной (1972).

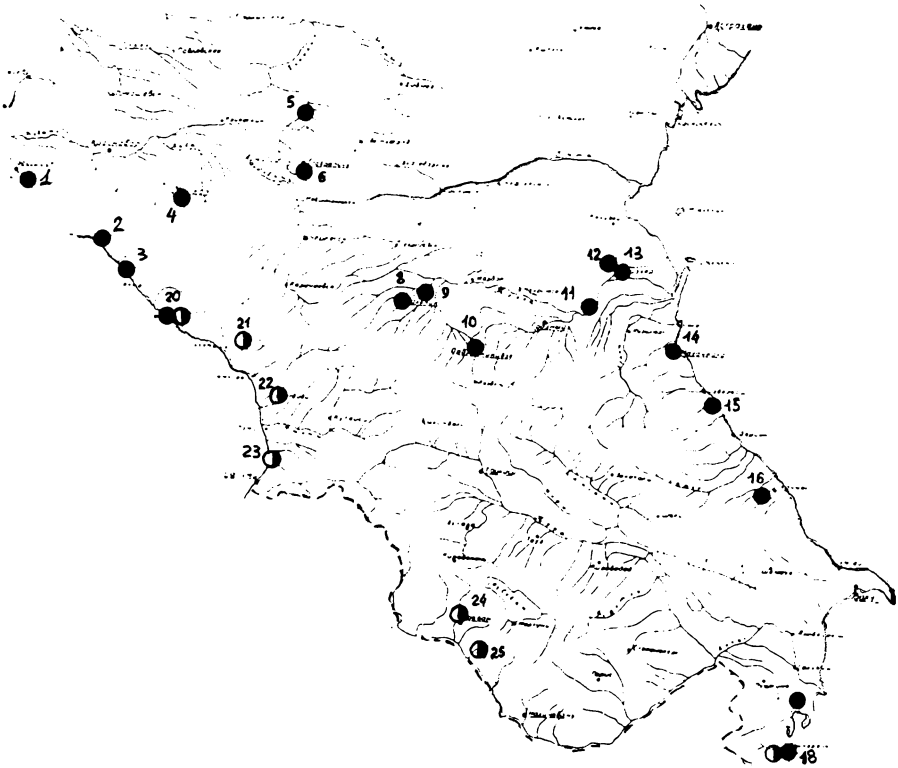


Рис. 6. Распространение обыкновенных ежей Кавказа:

● — с добавочной костью; ◑ — без добавочной кости в черепе:

1. Кабардинка (ИЭГТ) *, 2. Туапсе (ИЭГТ), 3. Головинка (ИЭГТ), 4. Майкоп (МГУ) **, 5. Безопасное (МГУ), 6. Татарка (ИЭГТ), 7. Курсавка (МГУ), 8. Нальчик (ИЭГТ), 9. Нарткала (ИЭГТ), 10. Владикавказ (МГУ), 11. Гребенская (ИЭГТ), 12. Александро-Невская (МГУ), 13. Кизляр (МГУ), 14. Махачкала (МГУ), 15. Каякент (ИЭГТ), 16. Куба (МГУ), 17. Кызыл-Агаджский заповедник (МГУ), 18. Ленкорань (ИЭГТ), 19. Баку (ИЭГТ), 20. Гагры (ИЭГТ), 21. Цебельда (МГУ), 22. Зугдиди, 23. Кобулети (ИЭГТ), 24. Нор-Ачин (ИЭГТ), 25. Хосровский заповедник (МГУ)

---

* Коллекционный фонд Института экологии горных территорий КБНЦ РАН.

** Коллекционный фонд зоологического музея Московского госуниверситета.

Таблица 3

Длина скуловой кости и ее индекс обыкновенных ежей Кавказа

Выборки, населенный пункт	Длина скуловой кости (мм)	Индекс длины скуловой кости (%)
1. Каякент	9,1±0,46 / 6,2–11,2	15,8±0,16 / 10,5–19,1
2. Шелковская	9,9±0,22 / 6,9–12,4	17,4±0,34 / 12,5–21,4
3. Ставрополь	9,6±0,28 / 8,0–11,4	17,0±0,51 / 14,0–19,9
4. Кабардинка, Головинка	9,1±0,35 / 5,8–11,8	16,3±0,64 / 10,7–20,7
5. Гагры[1]	9,8±0,18 / 8,1–11,2	18,2±0,27 / 14,6–20,6
6. Гагры[2]	9,5±0,37 / 7,7–13,5	17,5±0,61 / 14,0–23,7
7. Кобулети	11,7±0,26 / 11,0–12,0	21,9±0,31 / 21,1–22,4
8. Нор-Ачин	12,7±0,35 / 11,5–14,8	22,2±0,49 / 20,1–24,5

Для зверьков северных районов Кавказа характерна обратная зависимость кондилобазальной и скуловой длин — для больших размеров черепа свойственны более мелкие размеры скуловой длины. Что же касается закавказских ежей, то им свойственна прямая зависимость — более мелкие черепа отличаются относительно малой длиной скуловой кости (как в абсолютных, так и относительных ее величинах). При этом животные из Закавказья, как Западного, так и Восточного, значительно превосходят по скуловой кости ежей из Северного Кавказа, причем во всех случаях сравнения различия между северокавказскими и закавказскими ежами достоверны по этим признакам.

Процент перекрывания предельных значений по индексу ску-

[1] Цифровой материал для ежей, имеющих вормиеву кость в черепе.
[2] Для ежей без вормиевой кости в черепе.

ловой кости для ежей сравниваемых регионов составляет для половозрелых особей менее 9 %. Особи из окрестностей Гагр по сравниваемым признакам занимают промежуточное положение между северокавказскими и закавказскими популяциями.

Как следует из вышеизложенного, северокавказские особи отличаются от закавказских и по абсолютным, и по относительным показателям скуловой кости. Северокавказским ежам характерна относительно слабая скуловая кость, закавказским ежам — более мощная скуловая кость.

Посткраниальный скелет

Осевой скелет. Посткраниальному скелету представителей рода Erinaceus посвящено немного работ (Dobson, 1882; Настюков, 1975; Гуреев, 1979; Жеребцова, 1987; Соколов, Темботов, 1989). В. Е. Соколов и А. К. Темботов (1989) в своей монографии приводят описание лишь отдельных элементов посткраниального скелета обыкновенных ежей России, в том числе и E. concolor, населяющего Кавказ.

Что касается изменчивости осевого скелета, костей передних и задних конечностей обыкновенных ежей Кавказа, то литературных сведений фактически нет.

Скелет ежей состоит из типичных отделов, как и у всех сухопутных млекопитающих, с соответствующим количеством позвонков. По данным и А. А. Гуреева (1979), и О. В. Жеребцовой (1987), у всех изученных ими видов ежей рода Erinaceus бывшей территории СССР (E. europaeus, E. concolor, E. amurensis, E. dauricus) количество грудных позвонков постоянно и равно 15, а грудопоясничный отдел состоит из 21 позвонка.

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что количество грудных позвонков у ежей Кавказа варьирует от 15 до 16. Более того, у одного экземпляра из окрестностей Шелковской Восточного Предкавказья оказалось 17 грудных позвонков и, соответственно, 17 пар ребер.

Как видно из табл. 4, процентное соотношение ежей, имеющих 15 и 16 грудных позвонков, в наших сборах значительно варьирует. Для северокавказских ежей характерно доминирование особей с 16 грудными позвонками. Причем в двух выборках (окрестностей Ставрополя и Шелковской) они составляют более 80 %. В более южных районах (Черноморское побережье Северного Кавказа) соотношение особей с 15 и 16 грудными позвонками меняется в пользу животных с меньшим количеством позвонков.

Таблица 4

Соотношение элементов осевого скелета и грудины обыкновенных ежей Кавказа (%)

Количество позвонков и сегментов грудины	Ставрополь	Шелковская	Кабардинка, Головинка	Нор-Ачин	Кобулети
17 грудных	—	2,1	—	—	—
16 грудных	81,8	89,4	41,2	46,2	11,4
15 грудных	15,6	8,5	58,8	53,8	88,9
5 сегментов	—	8,2	—	—	—
4 сегмента	92,3	81,6	52,9	46,2	11,4
3 сегмента	7,7	10,2	47,1	53,8	88,9
6 поясничных	33,3	17,0	64,7	54,5	77,8
5 поясничных	66,7	83,0	35,3	45,5	22,2
22 грудопоясничных	9,1	4,3	11,8	—	—
21 грудопоясничный	90,9	95,7	82,3	91,7	88,9
20 грудопоясничных	—	—	5,9	8,3	11,1

Уменьшение грудного отдела осевого скелета обыкновенных ежей не сопровождается уменьшением количества элементов всего грудопоясничного отдела; оно составляет 21 позвонок более чем у 80 % особей (табл. 5).

У зверьков из Закавказья чаще встречаются животные с 15 грудными позвонками в осевом скелете. Так, в выборке из Джавахетско-Армянского нагорья нами отмечено некоторое преобладание особей, имеющих 15 грудных позвонков. А у ежей Колхидской низменности особи с 15 грудными позвонками составляют около 90 %.

Как видно, у обыкновенных ежей Кавказа, как у северокавказских, так и закавказских, четко выражена тенденция: сокращение количества грудных позвонков, сопровождающееся уменьшением общей длины грудопоясничного отдела. Тем не менее, существует определенная ее специфичность, проявляющаяся в изменении процентного соотношения между 16- и 15-реберными особями: в Центральном Предкавказье 91:9 (%), на Черноморском побережье 41:59 (%), в Центральном Закавказье 46 : 54 (%), на Черноморском побережье Грузии 11 : 89 (%), соответственно. При этом обращает на себя внимание то, что особи Центрального Предкавказья и Центрального Закавказья

Промеры осевого скелета взрослых обыкновенных ежей Кавказа

Выборка, населенный пункт	Длина грудопоясничного отдела (мм)	Длина грудины (мм)	Длина тела (мм)	Кондилобазал. длина черепа
1. Шелковская	115,6±1,11 * / 100–127	35,3±0,37 / 29,8–38,8	259,7±2,92 / 225,0–288,0	56,6±0,50 / 49,4–60,7
2. Ставрополь	117,9±2,55 / 104–130	34,3±0,61 / 31,1–38,9	266,8±1,15 / 210,0–352,0	58,5±0,55 / 53,4–61,5
3. Кабардинка и Головинка	108,8±2,07 / 95–119	32,4±0,79 / 28,6–36,8	235,1±4,40 / 193,0–277,0	55,8±0,55 / 51,3–59,9
4. Нор-Ачин	116,5±2,59 / 101–129	34,2±1,12 / 27,0—40,0	266,8±6,02 / 247,2–280,0	56,9±0,83 / 53,5–63,3

почти идентичны по средним показателям черепа и тела. Особи из Черноморского побережья Северного Кавказа и Закавказья близки также по своим размерам тела и черепа.

Аналогичные результаты получены нами при изучении грудины ежей. Данные табл. 4 иллюстрируют, что количество сегментов грудины также сильно варьирует, как и элементы осевого скелета. Для грудины северокавказских обыкновенных ежей характерно большее количество тел. В частности, среди ежей из окрестностей Ставрополя и станицы Шелковской зверьки с 4 телами грудины составляют более чем 80 %. В выборках из окрестностей Шелковской попадались особи, имеющие 5 тел. Ежи из Черноморского побережья Краснодарского края имеют примерно равное соотношение особей с 4 и 3 телами в грудине. Для ежей Закавказья характерно наличие лишь 3 тел, при этом не было зарегистрировано ни одного животного с 5 сегментами.

Вышеизложенный материал позволяет заключить, что для северокавказских обыкновенных ежей характерна относительно крупная грудная клетка, что проявляется в большем количестве как позвонков, так и сегментов грудины. Северокавказские и закавказские ежи различаются также и по характеру изменчивости соотношений элементов грудной клетки и длины грудопоясничного отдела.

* В числителе: средняя ± ошибка; в знаменателе: min — max

Морфология поясничного отдела, в том числе количество позвонков, характеризуется значительной вариацией. Как отмечено выше, сокращение количества грудных позвонков большей частью сопровождается увеличением элементов поясничного отдела с 5 до 6. Как видно из табл. 4, у северокавказских обыкновенных ежей чаще встречаются 5 поясничных позвонков, тогда как у закавказских — 6.

Приведенные данные по соотношению элементов осевого скелета свидетельствуют о разной направленности эволюции такового обыкновенных ежей Кавказа. Видимо, в Закавказье ежи более подвижные и менее грузные, что, вероятно, связано с более короткими и не столь суровыми зимами, определяющими менее продолжительную спячку ежей. Для этих ежей не характерно накопление большого запаса жира. В силу своей большей подвижности, закавказские ежи утрачивают рудиментарную 16-ю пару ребер, в результате чего увеличивается поясничный отдел.

Таким образом, результаты комплексного изучения морфологической изменчивости обыкновенных ежей Кавказа приводят нас к заключению о том, что ежи этого региона далеко неоднородны, как это представлялось до сих пор. Популяции Северного Кавказа и Закавказья четко дифференцируются по целому ряду морфологических признаков, которые указывают на сильно продвинутую дивергенцию. Мы, вероятно, имеем дело с двумя молодыми видами обыкновенных ежей. В пользу этого мнения говорят как наши кариологические данные, приведенные в работе В. Е. Соколова и А. К. Темботова (1989), так и литературные сведения по обыкновенным ежам Кавказа (Раджабли и др., 1982; Орлов, Булатова, 1983; Зайцев, 1984 и др.). В случае с обыкновенными ежами Кавказа мы имеем пример, когда морфологическая эволюция опережает хромосомную. При этом северокавказский вид, видимо, более древний, о чем свидетельствует структура черепа и посткраниального скелета.

Считаем, что северокавказских обыкновенных ежей следует называть E. roumanicus Barr.-Ham. (Еж южный), а закавказских — E. concolor Mart. (Еж белогрудый). Описание видов дается в ранее опубликованной работе (Темботова, 1997).

В районе Гагр имеется гибридная зона, практически по всем линейным признакам на этой территории животные занимают промежуточное положение между северокавказскими и закавказскими ежами. Гибридная популяция, видимо, занимает незначительную территорию. Существование гибридной зоны на Восточном Кавказе возможно, но из-за отсутствия полноценного материала не обосновано. Такая зона, возможно, имеется на

Каспийском побережье Дагестана южнее г. Избербаш. До этого района прослежены типичные E. roumanicus.

Эволюционное явление, когда кариологическая изменчивость опережает макроморфологическую (тела и скелета), судя по нашим и литературным сведениям, на Кавказе нередко среди млекопитающих. Достаточно сослаться на результаты исследований наших коллег по Pitymys (Темботов, Хатухов, 1979), а также школы В. Е. Соколова по Sicista (Баскевич, Ковалевская, 1986; Соколов, Баскевич, Топилина, 1987; Баскевич, 1988; Соколов, Баскевич, 1988; 1992) по Mus (Булатова, Наджафова, Козловский, 1990; Орлов, Наджафова, Булатова, 1992). Наряду с такими видами на Кавказе немало примеров, когда хромосомный набор остается инертным на уровне морфологии, а параметры тела и черепа очень чутко реагируют на высотно-секторальную неоднородность горных ландшафтов. Таковы Capra (Темботов, 1974), Arvicola (Темботов, 1970; Темботов, Темботова, Хатухов, 1974; Хатухов, Фалеев, 1982).

Во всех видах изменчивости млекопитающих Кавказа четко просматривается роль биологического эффекта высотно-поясной структуры горных ландшафтов (Темботов, Темботова, 1995; 1996). Обыкновенные ежи Кавказа в этом плане интересны тем, что иллюстрируют изменчивость биологических объектов на уровне группы типов поясности — когорты типов субтропического и умеренного климатических поясов. Методологическому аспекту этого положения мы придаем большое значение.

ЛИТЕРАТУРА

Баскевич М. И. Итоги и перспективы применения комплексного подхода к изучению систематики мышовок (Sicista, Rodentia, Dipodoidae) // Актуал. проблем. морфол. и экол. высш. позвоночных. М., 1988. Ч. 1. С. 272—287.

Баскевич М. И., Ковалевская Ю. М. Sicista kasbegica sp. n. (Rodentia, Dipodoidae) из бассейна верхнего течения р. Терек // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 6. С. 949—952.

Булатова Н. Ш., Наджафова Р. С., Козловский А. И. Цитотаксономические различия домовых мышей Закавказья (Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 11. С. 11—119.

Василенко В. Н. Закономерности распространения и изменчивости белогрудого ежа (Erinaceus concolor Martin, 1838) на Кавказе // Проблемы териологии Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик, 1986. С. 91—115.

Гуреев А. А. Насекомоядные ежи, кроты и землеройки // Фауна СССР: Млекопитающие. Л.: Наука, 1979. Т. 4. Вып.— 250 с.

Жеребцова О. В. Морфологические особенности костно-мышечной системы ежовых (Mammalia, Erinaceidae). Канд. дис. Л., 1987.

Зайцев М. В. К систематике и диагностике ежей подрода Erinaceus

(Mammalia, Erinaceidae) фауны СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 5. С. 720—730.

Лихотоп Р. И. О сверхкомплектности костей черепа обыкновенного ежа // Вестник зоологии. 1988. № 2. С. 76.

Настюков Н. З. Различия в строении скелетов обыкновенного (E. europaeus), ушастого (H. auritus) и длинноиглого (H. hypomelas) ежей // Зоол. журн. 1975. Т. 54. Вып. 3. С. 473—475.

Орлов В. Н., Наджафова Р. С., Булатова Н. Ш. Таксономическая обособленность Mus abbotti (Muridae, Rodentia) Азербайджана // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 7. С. 116—121.

Соколов В. Е., Баскевич М. И. Новый вид одноцветных мышовок (Muridae, Rodentia) с Малого Кавказа // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 2. С. 300—304.

Соколов В. Е., Баскевич М. И. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок Кавказа из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidae, Sicista) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 8. С. 94—103.

Соколов В. Е., Баскевич М. И., Топилина В. Г. К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidae) Кавказа // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 11. С. 1730—1735.

Соколов В. Е., Темботов А. К. Позвоночные Кавказа: Насекомоядные: М.: Наука, 1989.— 548 с.

Темботов А. К. Млекопитающие горной части Северного Кавказа: Экологический анализ географического распространения: Дис. док. биол. наук. Свердловск, 1970а.— 552 с.

Темботов А. К. О географической изменчивости туров (Capra caucasica Guld.) на Северном Кавказе // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик. 1974. Вып. 2. С. 118—132.

Темботов А. К., Хатухов А. М. О ландшафтной приуроченности и эволюции кариотипических форм Евразии // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик. 1979. Вып. 4. С. 40—61.

Темботов А. К., Темботова Э. Ж., Хатухов А. М. О закономерностях географической изменчивости водяной полевки на Северном Кавказе // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик, 1974. Вып. 2. С. 89—117.

Темботов А. К., Темботова Ф. А. Экологические проблемы Кабардино-Балкарии в контексте концепции перехода Российской Федерации на модель устойчивого развития // Государственный доклад о состоянии окружающей среды в КБР в 1994 г. Нальчик. 1995. С. 48—56.

Темботов А. К., Темботова Ф. А. Интеграция зональных и поясных факторов в горах Кавказа и ее биологический эффект // Научная мысль Кавказа. Изд-во Северо-Кавказского науч. центр. высш. школ. 1996. № 4. С. 33—40.

Темботова Ф. А. Ежи Кавказа. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН.— 80 с.

Хатухов А. М., Фалеев В. И. Сравнительный анализ фенотипических различий водяной полевки Кавказа методом главных компонент // Проблемы териологии Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик. 1982, С. 168—190.

Шмидт-Ниельсон К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. 1, 2.— 785 с.

Dobson G. E. A monograph of the Insectivora, sistematic and anatomical. Pt. 1—2. London, J. v. Voorst., 1882—1883.— 172 p.

Краткие сообщения

ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

М. М. Аксиров

Институт экологии горных территорий
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Автор, анализируя особенности вращения Солнца и планет на основе своих исследований по теории тяготения, пришел к выводу, что нынешняя скорость ротации Земли накопилась за геологическое время. Сочетая скрупулезный анализ геологических фактов с законами механики, сначала удалось восстановить приближенную историю ротационного режима планеты, а затем на этой основе — разработать систему, альтернативную ныне господствующей традиционной теории приливной эволюции Земли. По нашим расчетам оказалось, что в нижнем протерозое (около 2,6 млрд лет тому назад) вращение планеты было обратным. Первоначальная ретроградная ротация постепенно тормозилась и была погашена к середине протерозойской эры (около 1 млрд лет тому назад), а затем Земля вышла на прямое ускоренное вращение и успела набрать скорость, равную около одного оборота в год к кембрийскому периоду (570 млн лет назад). С конца кембрия до четвертичного периода земные сутки непрерывно убывали и в антропогене достигли нынешней продолжительности.

Со времен И. Канта считается, что приливы, обегая за сутки вокруг Земли в направлении, противоположном ее вращению, тормозят это вращение и удлиняют продолжительность суток. Это предположение носит название гипотезы (а иногда и теории) приливной эволюции, иногда его называют и теорией.

Информация, извлеченная к настоящему времени из осадочного чехла геологами, оказалась настолько полной, что она позволила показать несостоятельность теории приливной эволюции и восстановить историю ротационного режима планеты с необхо-

димой точностью для представления, взглядов, адекватной истинной истории Земли. На основе этой системы удалось дать естественное истолкование огромному количеству фактов палеонтологии и геологии в целом, восстановить экологические условия биологической эволюции в разные периоды геологического прошлого. В рамках этой теории нашла свое объяснение и одна из интереснейших тайн — тайна великих катастроф в органическом мире в геологической истории Земли, в том числе и знаменитая проблема исчезновения динозавров.

Медленное и вместе с тем ускоренное вращение Земли в потоке солнечной радиации в течение длительного времени (по геологическим меркам) сыграло исключительную роль в эволюции биосферы, в частности в биологической эволюции — в возникновении и исчезновении разных видов животных и растений. Первый из этих двух факторов ротационного режима планеты выступал в качестве непосредственной причины систематических катастроф в органическом мире, а второй — придавал необратимые черты эволюции биосферы. Если в условиях медленного вращения Земли наступление каждой длительной ночи или дневной невыносимой жары уносило жизнь многих особей разных групп организмов, то иногда всего несколько оборотов планеты вокруг своей оси приводило к исчезновению целых видов и родов: в условиях ограниченности скорости генетической изменчивости видов направленные изменения среды обитания, вызываемые ускоренной ротацией планеты, постепенно накапливались и временами катастрофы доводили до грандиозных масштабов. Естественно, в этих условиях судьбы выживания многих несовершенных видов животных с низкой организацией и медленным передвижением оказывались предрешенными ростом скорости ротации планеты в фанерозое. Продолжительное пребывание на теневой стороне Земли или под палящими лучами сравнительно плотного потока солнечной радиации в условиях длительных суток было губительно для всего живого. Исчезновению подлежали те виды, которые физиологически не могли переносить эти суровые условия и у которых скорости распространения на территории с благоприятной иносоляцией расходились с ростом скорости вращения планеты, вызывающим сокращение длительности суток. Несмотря на миграцию через полярные области, животным приходилось проводить сравнительно продолжительные отрезки времени в экстремальных климатических условиях, в том числе и под непрерывным потоком довольно плотной солнечной радиации. Только в таких условиях за последние 600 млн лет могли появиться на Земле два миллиарда видов, а из них вымереть 99,9 %.

О НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА УРОЖАЙ И КАЧЕСТВО ЗЕРНА КУКУРУЗЫ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ КБР

С. Г. Блиев

Управление государственной хлебной инспекции

Наиболее благоприятными условиями производства кукурузы располагает одна из обширных зон Кабардино-Балкарии — степная, обладающая достаточными естественными тепловыми и водными ресурсами, предкавказскими мощными карбонатными черноземами, с мощностью гумусового слоя в 40—70 см и содержанием гумуса в пахотном слое от 3 до 5 %, отвечающим биологическим требованиям этой теплолюбивой культуры.

Степная зона относится к засушливой, сумма температур выше 10 °С здесь составляет 3400 °С и более, а среднесуточная температура за период вегетации — от 18,8 до 24,6 °С; коэффициент увлажнения колеблется от 0,33 до 0,55. Среднегодовое количество осадков за вегетативный период выпадает от 132 до 333 мм (Гвоздецкий, 1957). По данным Прохладненской метеостанции, в среднем за год (1994—1996) выпало осадков 411 мм, а за вегетационный период кукурузы только 150 мм, или 36,5 % от годового их количества.

Высокие температуры и низкая относительная влажность воздуха в июне — августе вызывают сильное испарение влаги из почвы, особенно в начале фазы роста и развития растений, когда еще не сформировалась достаточная площадь листьев. При этом непроизводительные расходы влаги составили более 30 %.

Поэтому лимитирующим фактором в этой зоне считается влага, так как осадки по годам и в пределах каждого года, особенно в критические периоды роста и развития кукурузы, выпадают крайне неравномерно и не обеспечивают оптимального водного режима почвы, необходимого для получения высоких и устойчивых урожаев кукурузы.

В этой связи при возделывании кукурузы первоочередной задачей здесь является борьба за накопление и сохранение влаги в почве, а также рациональное ее использование в период орошения.

Одним из основных факторов для получения высоких урожаев зерна кукурузы в степной зоне считаем эффективное использование солнечной энергии, фотосинтетически активной радиации (ФАР) и коэффициент ее использования посевами с учетом влагообеспечиваемости растений.

При поливе и внедрении гибридов интенсивного типа, достаточном внедрении минеральных и органических удобрений, химических средств защиты растений, вполне реальными в производственных условиях республики коэффициентами использования ФАР следует считать 3,5—4,0 %, когда обеспечивается урожайность свыше ста центнеров зерна кукурузы с гектара посева. При этом получение высоких урожаев этой культуры, соответствующих заданным коэффициентам использования ФАР, возможно лишь при оптимальном сочетании теплового, водного, воздушного и пищевого режимов. Нами замечено, что наивысшую эффективность нельзя получить за счет какого-либо одного приема.

Нашими исследованиями и исследованиями других ученых установлено, что в условиях Кабардино-Балкарии за период вегетации раннеспелых гибридов кукурузы на каждый гектар посева приходится (в среднем): 2,95 млрд ккал, или 29,5 ккал/см^2, среднеспелых — 3,15 млрд ккал, или 31,5 ккал/см^2, и позднеспелых — 3,4 млрд ккал, или 34 ккал/см^2. Для почвенно-климатических условий республики наиболее вероятным принят уровень усвоения 3 % ФАР. На практике коэффициент использования ФАР в большинстве случаев колеблется от 1,25 до 1,66 %, что на 1,75—1,34 % ниже заданного уровня.

В наших опытах, проведенных на опытно-производственном предприятии «Куян» (степная зона) за 1994—1996 гг., при фактическом урожае 45,2 ц/га зерна кукурузы поступило фотосинтетически активной радиации 34 ккал/см^2, или фактически коэффициент использования ФАР составил 1,17 %; а при использовании 3 % ФАР потенциальный урожай должен был создавать 104,3 ц/га, почвенно-климатические ресурсы использованы всего лишь на 43,3 %.

В 1996 г. в степной зоне за период вегетации кукурузы выпало 172 мм осадков, из которых 52 мм (30 %) не использовались посевами. Продуктивная влага составила только 120 мм. При расходе воды 630 ц на 1 ц зерна этого количества влаги достаточно для формирования урожая только 23,8 ц/га. Из этого очевидно, что высокий урожай без полива посевов кукурузы получить невозможно.

Считаем, что урожай, рассчитанный на влагообеспечиваемость, является критерием, наиболее полно отражающим климатические ресурсы данного района, а фактический урожай, сформированный за счет естественных осадков,— уровнем использования этих ресурсов.

Определив урожай по продуктивным для растения осадкам, можно рассчитать оросительную норму на заданную прибавку урожая.

Так, например, для опытно-производственного предприятия «Куян» Терского района при планировании получения зерна кукурузы 80 ц/га следует учесть, что за счет осадков возможен сбор урожая в пределах 25 ц/га, а на дополнительные 55 ц/га потребуется 3465 $м^3$/га (55 ц/га×630). Наши расчеты и наблюдения показывают, что для получения 80—100 ц зерна кукурузы необходимо проводить во влажные годы 1—2 полива, в средневлажные — 3, в сухие годы — 4—5 поливов с нормой 700—900 $м^3$ на гектар при каждом поливе.

Первый полив следует проводить в фазе 7—8 листьев, второй — за две недели до появления метелок, третий — в конце цветения метелок, четвертый — в фазе налива зерна, пятый — в конце молочной спелости. В сухие годы для постоянного поддержания оптимальной влажности почвы начиная с фазы 7—8 листьев поливы проводят через каждые 12—15 дней.

Следует широко применять осенние ранневесенние влагозарядковые поливы. Это позволяет создать большой запас влаги в почве.

К сожалению, фактический уровень зерна этой культуры значительно ниже вследствие низкого плодородия некоторых полей, неудовлетворительного качества семенного материала, запаздывания с посевами, завышенных или заниженных норм высева семян, засоренности посевов, поражения растений болезнями и повреждения вредителями, а также потерь при уборке урожая.

Для критической зоны существует и другой метод расхода воды по фазам развития растений от температурного режима, который позволяет рационально учитывать расход почвенной влаги и устанавливать лучшие сроки полива кукурузы.

Отмечено, что наибольший дефицит почвенной влаги для кукурузы проявляется в июле, когда происходит цветение и налив зерна. Этот месяц характеризуется, по многолетним данным, самыми высокими средними температурами (23,3 °С) и низкой относительной влажностью воздуха (56—63 %), а в отдельные дни она снижается до 22—40 %, усиливающими активную транспирацию растений.

При наличии достаточных запасов влаги в почве нами установлено, что среднесуточный расход воды на испарение с гектара посева составляет 60—80 $м^3$, а урожай кукурузы порядка 30 ц зерна с гектара обеспечивается при выпадении осадков в июле не менее 80 мм. Количество же осадков в этом месяце за последние 11 лет (1986—1996) по годам колеблется от 15 до 105 мм, и число лет с осадками менее 80 мм составляет 73 %.

В такой ситуации в первый период развития кукурузы должны быть приняты меры, направленные на сбережение и хране-

ние запасов влаги с таким расчетом, чтобы обеспечить растения влагой в период максимального испарения, тем более что в это время выпадает мало осадков.

Наши многолетние наблюдения за потреблением кукурузой воды в различные по влажности годы указывают на то, что в неполивных условиях за 120 дней вегетации расход ее по годам колеблется от 132 до 333 мм, а в среднем за 11 лет — 236 мм. Тепло и испаряемость являются факторами, которые в основном определяют размеры, динамику расхода воды, рост и развитие растений кукурузы. Нами установлено, что существует зависимость между расходом воды и суммой среднесуточных температур, испаряемостью за период вегетации, и указывает, что расходы воды на 1 °С в различные годы увлажненности бывают неодинаковыми.

1996 г. оказался среднесухим: за вегетационный период выпало 172 мм осадков, а сумма среднесуточных температур составила 2610 °С. Расход воды на 1 °С требуется такой: 0,87 кубометра на гектар. Потребность же кукурузы в воде на гектар составит 2271 кубометр: 2610 °С×0,87 ($м^3$/га).

В целях уменьшения испарения влаги почвой в мае и июне особое внимание следует обратить на своевременное проведение довсходового и послевсходового боронования и культиваций междурядий, с обработкой защитных зон прополочными боронами. При получении зерна кукурузы 80—100 ц/га необходимо примерно 4800 $м^3$/га. В среднесухой год расход воды за счет запасов влаги в почве за вегетационный период составляет 1500—1770 $м^3$ с гектара. Следовательно, для поддержания оптимальной влажности почвы не ниже 70—80 % от полевой влагоемкости в метровом слое почвы на протяжении всего вегетационного периода необходимо обеспечить подачу воды поливами в размере около 3000 $м^3$ на гектар с учетом развития растений, метеорологических условий: температуры, влажности и количества осадков. Отсутствие поливов в период образования семи листьев и при наливе зерна ведет к резкому снижению урожая.

Нашими исследованиями установлено, что получение высокого урожая зависит в огромной степени от внесения удобрений. Пятьдесят процентов урожая формируется за счет эффективного плодородия почвы, а вторая половина — за счет последействия туков и удобрений в год внесения.

Таким образом, следует вносить удобрений в килограммах д. в. N_{150}, $P_2O_{5\ 120}$ и K_2O_{120}. Применение туков должно включать не только основное их внесение, но и подкормки при междурядных обработках, которые приурочивают к наиболее важным фазам роста и развития растений. При этом следует

иметь в виду, что кукуруза испытывает резкий недостаток фосфора в молодом возрасте до фазы пятого-шестого листа. Если в этот период растения не были удовлетворены в фосфорном питании, то в последующем никакое фосфорное питание не может ликвидировать последствия фосфорного голодания и не способствует даже образованию початков.

Сочетая полив, внесение удобрений и соблюдая всю технологию выращивания кукурузы, новые гибриды обеспечивают высокий урожай зерна и зеленой массы. Различные гибриды — в силу их биологической особенности, при одинаковых условиях — имеют резкие различия в урожайности. За счет правильного подбора наиболее высокоурожайных гибридов обеспечивается увеличение урожая не менее чем на 10—15 %. При возделывании лучших гибридов в условиях орошения можно получить более 100 ц/га зерна и 235 ц/га нормализованного сухого вещества.

Из всех гибридов кукурузы, возделываемых при орошении, по данным Терского госсортучастка, самыми урожайными и заслуживающими большого внимания для широкого внедрения в производство орошаемой зоны являются: из среднеранней группы — Краснодарский 200 СВ, с урожайностью зерна 74,3 ц/га, превышающий урожай по сравнению с богарой на 31,0 ц/га; из среднеспелой группы — РИК 301 МВ, обеспечивающий урожай 73,0 ц/га, или на 35,5 ц/га выше, чем на богаре. Наиболее урожайными при орошении показали себя гибриды отечественной селекции из среднепоздней и позднеспелой групп, такие, как: Краснодарский 507 МБ с урожайностью 130,8 ц/га, Краснодарский 305 АСВ — 124,4 ц/га, КОС 600 АСВ — 118,4 ц/га, Кавказ 468 МБ — 113,0 ц/га, Краснодарский 362 СВ — 112,8 ц/га, Кавказ 412 СВ — 106,4 ц/га, а также гибриды иностранной селекции: из Швейцарии «Призма» — 132,4 ц/га, из США № 8272— 131,1 ц/га.

Таким образом, новые гибриды кукурузы, предлагаемые к внедрению в производство Кабардино-Балкарии, не только высокоурожайны, но и обладают высоким качеством. Выход зерна с початка составляет 80—82 %, а масса 1000 зерен 349,1—442,5 г. Содержание белка в зерне 8,0—9,7 %, крахмала 75,4—77,1, жира 4,8—5,0 %. У них высокая отдача початками влаги перед уборкой урожая, которая зависит от группы созревания гибрида и не превышает 23,8—24,1; 30,7—34,2 %. Более устойчивы к повреждению вредителями и поражению болезнями. Своевременная обработка такой кукурузы позволяет поставлять качественное сырье для производства комбикормов, крахмала и других видов продукции.

ХРАНЕНИЕ КУКУРУЗЫ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

С. Г. Блиев

Управление государственной хлебной инспекции

Экологические условия Северо-Кавказского региона весьма разнообразны и имеют ряд особенностей, где отчетливо проявляется ярко выраженная вертикальная зональность. В горах, с увеличением высоты над уровнем моря, падение температуры равно 0,56 °С на каждые 100 м в вертикальном направлении. Здесь же уменьшается плотность атмосферы, а с увеличением прозрачности повышается суммарная радиация.

Территория этого региона разделена на различные почвенно-климатические зоны с широкой гаммой выпадающих годовым количеством осадков от 200 до 1356 мм, суммой эффективных температур выше 10° от 3700 до 1200 °С, большим изменением почвенного покрова (Гвоздецкий, 1957; Соколов, Темботов, 1989).

Кукуруза не имеет себе равных по урожайности, она дает столько зерна и зеленой массы, сколько не может дать никакая другая культура.

По строению эндосперма зерновок кукурузу относят к 6 основным подвидам, имеющим практическое значение: зубовидная, кремнистая, сахарная, лопающаяся, крахмалистая, восковидная, а по хозяйственному использованию подразделяется на восемь типов. Для пищеконцентратной промышленности должна поставляться кукуруза I, II, III и IV типов, а на предприятиях общественного питания — III, IV, VII или VIII типов. Для крахмалопаточной промышленности и для выработки продуктов детского питания должна быть I, II, V или IV типов.

Хранение кукурузы — заключительный этап ее производства, и именно здесь могут быть сведены на нет все средства и усилия, затраченные на ее выращивание.

Початок состоит из зерна и стержня. Особенностями зерна кукурузы, которые необходимо учитывать при ее хранении, являются: наличие большого зародыша (до 15 % от массы зерновки), а также повышенное содержание оболочек. Кроме того, особенностью кукурузы как объекта хранения является высокая влажность зерна при поступлении на предприятие и большая разнокачественность по влажности, как между початками, так и в пределах одного початка. Более высокую влажность имеют зерновки, расположенные у основания початка и на верхушке.

Структура межпочаткового пространства обеспечивает благоприятные условия как для естественной циркуляции воздуха, так и активного вентилирования. Это способствует быстрому просыханию початков после уборки в сухую и теплую погоду. Однако в дождливую погоду высокая воздухопроницаемость будет способствовать увлажнению початков, которое может достигнуть 3—5 % и более. Необходимо также учитывать, что высокая воздухопроницаемость насыпи початков способствует также быстрому выравниванию температуры насыпи с температурой окружающего воздуха.

Отдельные части початка, в связи с различным морфологическим строением, обладают неодинаковыми гигроскопическими свойствами. В процессе хранения стержень, имеющий более высокую влажность, просыхает быстрее, чем зерно. Таким образом, наличие стержня влияет на стойкость хранения початков.

Именно высокая скважистость насыпи початков дает возможность улучшить качество кукурузы при хранении путем вентилирования ее сухим и теплым воздухом. Здесь особое внимание нужно обращать на обеспечение достаточного аэрирования, в противном случае початки, в частности стержень, будут подсыхать медленно, при этом стержень будет благоприятной средой для развития плесеней.

Различны гигроскопические свойства зародыша и остальной части зерновки. Надо помнить, что при подсушивании зародыш быстрее отдает влагу, чем остальная часть зерновки, а при увлажнении он поглощает за одно и то же время почти в 3 раза больше воды. Такая особенность зародыша объясняется анатомическим строением его покровных тканей.

Свойство зародыша — быстро впитывать влагу, а поэтому обязательно должно учитываться в практике хранения зерна кукурузы. При этом следует иметь в виду, что повышенная влажность будет способствовать активизации биохимических и микробиологических процессов как в самом зародыше, так и в целом в зерне.

Физико-биохимические и микробиологические процессы, протекающие в насыпях кукурузы при хранении, определяются жизнедеятельностью початков и зерна кукурузы, а также деятельностью микроорганизмов и вредителей хлебных запасов. Зерно кукурузы при разных условиях хранения дышит более интенсивно, чем зерно колосовых культур. Дыхание же, как известно, связано с расходом сухих веществ, поэтому убыль в массе кукурузы больше при равных условиях хранения чем, например, в пшенице и ржи. Кроме того, не следует забывать, что дыхание сопровождается выделением тепла, быстрое накопление которого создает предпосылки для более интенсивного

развития самосогревания, чем в зерновой массе колосовых культур.

Особое внимание следует обращать на поражение кукурузы микроорганизмами. Их состав отличен от колосовых культур и в основном представлен плесневыми грибами. Зерно кукурузы — благоприятная среда для развития наиболее опасных плесеней хранения — аспергиллусов и пенициллиумов. Поэтому даже при непродолжительном хранении кукурузы в условиях активного развития плесеней резко ухудшаются ее качества и в первую очередь семенные достоинства, затем потребительские свойства. Особо следует отметить возможность появления токсичной кукурузы. Нашими наблюдениями установлено, что наибольшей токсичностью и канцерогенностью обладают афлатоксины, особенно афлатоксин В1. Афлатоксины — сильнейшие яды, вызывающие поражение печени и желудочно-кишечного тракта. В связи с особенностями местных условий в период созревания и уборки кукурузы в ней чаще, чем в других зерновых культурах, создаются условия для синтеза афлатоксинов. Повышенная влажность в горных и предгорных районах является наиболее вероятной для массового образования афлатоксинов. Большие массы сырого зерна не успевают своевременно просушить, вследствие чего на зерне активно развиваются плесневые грибы и происходит синтез афлатоксинов.

В этой связи требуется разработка соответствующей технологии обработки кукурузы, препятствующей образованию токсичных ядов.

Если при оптимальной влажности зерна кукурузы (12,5—13,5 %) создаются нормальные условия ее хранения, то с повышением влажности зерна до 18—18,5 и особенно до 22 % наступает резко выраженное появление афлатоксинов.

В связи с этим необходимо особое внимание обращать на прием, размещение, обработки и хранение зерна и семян кукурузы. На заготовляемую кукурузу установлены базисные и ограничительные кондиции. Часто поступающая кукуруза имеет высокую влажность, и, чтобы избежать потерь зерна, следует учитывать это обстоятельство в работе хлебоприемных предприятий. Прежде всего надо увеличивать пропускную способность предприятия для своевременной приемки, обработки и сушки зерна кукурузы, обеспечив весь технологический процесс.

При размещении и хранении учитывают состояние партии по влажности и засоренности. Для кукурузы в зерне считается: сухое — до 14 % включительно, средней сухости — от 14,0 до 15,5 % включительно, влажное — свыше 15,5 % включительно и

и сырое — свыше 17 %. Для кукурузы в початках ГОСТом предусмотрено: сухое — до 16 % включительно, средней сухости — от 16 до 18 % включительно, влажное — от 18 до 20 % включительно и сырое — свыше 20 %. Ни в коем случае нельзя допускать смешивание сырого и сухого зерна. Нашими исследованиями установлено, что афлатоксинов накапливалось в сырой смеси 26,6—27,9 % и сухой 9,6 % кукурузы при средней влажности смеси 14 %.

По засоренности зерна и початков кукурузы установлены следующие ограничения: чистое — относится зерно с содержанием сорной примеси до 1 % включительно, зерновой — до 2 %; средней чистоты — соответственно от 1 до 3 % включительно и от 2 до 5 % включительно; сорное — соответственно свыше 3 и свыше 5 %. Кроме того, повышенное содержание сорных семян способствует большей обсемененности зерновой массы микроорганизмами. Основные источники микроорганизмов — битые, изъеденные, травмированные зерна и минеральная примесь. Ведь при содержании примесей от 3 до 4 % более 60 % всей микрофлоры приходится на эти примеси. Особое значение, с точки зрения сохранности зерна, имеют так называемые «испорченные зерна», появление которых связано с повышенной активностью микроскопических грибов. По данным Л. А. Трисвятского, заплесневевшие зерна содержат в 30—150 раз больше микроорганизмов, чем здоровые.

Кукурузу в початках с влажностью до 16 % направляют в склад и формируют высоту насыпи в 2—3,5 м; от 16 до 18 % — хранят под навесами и в складах с вертикальными и горизонтальными вентиляционными каналами высотой до 3 м. При влажности от 18 до 20 % сохраняют в складах, под навесами на специально подготовленных асфальтированных площадках, оборудованных установками активного вентилирования, высотой до 2,5 м. С влажностью свыше 20 % складируют в хранилищах, оборудованных установками активного вентилирования, высотой до 2—2,5 м, при влажности до 25 % и свыше — до 1,5 м.

Очистка и сушка зерна кукурузы проводилась по общепринятой методике. Вся обмолоченная кукуруза подвергается очистке для извлечения крупных частиц стержней и цветковых пленок в воздушно-ситовых сепараторах, применяя сита с отверстиями 4,5—5 мм для среднезерной и 3,5—4 мм для мелкозерной. Отходы, получаемые проходом через подсевные сита, представляют собой мелкие, битые и дробленые частицы зерна. Битые, щуплые и недоразвитые зерна кукурузы выделяют в пневмосепарирующих каналах при скорости воздушного потока 3—9 м/с.

Зерно кукурузы, как объект сушки, отличается от зерна колосовых культур. При равном объеме удельная суммарная поверхность зерен кукурузы значительно меньше, чем поверхность колосовых культур. Кроме того, плотное строение эндосперма и оболочки с прилегающим к ней роговидным слоем препятствует продвижению влаги от внутренних слоев к наружным. Этим объясняется повышенная чувствительность зерна кукурузы к высоким температурам, применение которых вызывает появление трещин на зерне, главным образом в области эндосперма. Трещиноватое зерно обладает меньшей прочностью, легко дробится при механических воздействиях и быстро поражается плесенями. Режимы сушки кукурузы определяются особенностями строения зерна с учетом ее влажности и целевым назначением.

В зависимости от указанных параметров предельная температура нагрева колеблется от 30 до 50°. Например, для пищеконцентратной промышленности при влажности свыше 19 % — 30°; для кормовой — независимо от начальной влажности — 50°. Конечная влажность определяется целевым назначением кукурузы, так, например, для мукомольной, крупяной промышленности до 14—15 %, для комбикормовой 15, для кратковременного хранения 13—14, для длительного хранения 12—13 %. При сушке кукурузы следует обращать внимание на ее невысокую механическую прочность и рекомендуется сокращать число перемещений, устанавливать гибкие шланги, повышать эластичность поверхностей, о которые ударяется зерно (головки норий, стенки бункеров), понижать скорость падения зерна, кромки ковшей норий обшивать эластичными материалами.

Самым эффективным и распространенным способом повышения стойкости хранения кукурузы является активное вентилирование.

Заслуживает внимания проведенный опыт активного вентилирования на Солдатском предприятии, обеспечивающем прием зерна от хозяйств, выращивающих кукурузу в степной зоне. Здесь вдоль склада был смонтирован воздухораспределительный воздуховод диаметром 300 мм, от него отведены вертикальные воздуховоды, соединяющие магистральный с распределительными каналами вентиляционной установки посредством патрубков, через отверстие в стене склада. Каждый вертикальный воздуховод имеет клапан, перекрывающий подачу воздуха в вентиляционную секцию склада, что дает возможность вентилировать любое количество секций. Подача воздуха в магистральный канал осуществляется двумя вентиляторами (может работать и один, или ВЦП 8 (2 шт.), марки Ц 4-70), расположенными у торцовых стенок склада. Этот метод вентилирования дает по каждому

зерноскладу емкостью 3200 т значительный экономический эффект.

На Прохладненском предприятии (степная зона) магистральный канал смонтирован на высоте 3 м от земли, на Солдатском — на уровне поверхности земли. Данная конструкция решает проблему нехватки вентиляторов ВМ-1200, сокращает тяжелый ручной труд по их перестановке, а также все затраты, связанные с содержанием и эксплуатацией вентиляторов. Его применяют для временной консервации кукурузы с целью удлинения работы зерносушилок, для ликвидации самосогревания, с его помощью переводят зерно на зимнее хранение.

Вентилирование зерна теплым воздухом с низкой относительной влажностью, как известно, подсушивает зерно. И это особо важно для кукурузы, лишнее перемещение которой крайне нежелательно, так как связано с подверженностью ее растрескиванию.

Активное вентилирование кукурузы — эффективный способ обработки зерна как с технологической, так и экономической точек зрения. Практически все зернохранилища в Кабардино-Балкарии оборудованы установками активного вентилирования. Наиболее распространенной установкой в России является установка СВУ-2, включающая в себя 24 напольных канала для подачи воздуха в зерновую насыпь и 24 вентилятора. На ряде предприятий Кабардино-Балкарии данная установка была усовершенствована: 24 вентилятора были заменены 4 более мощными, установленными у торца склада с двух сторон и нагнетающими воздух в общий воздуховод, к которому по необходимости может подключаться любое количество воздухораспределительных каналов. Такая конструкция установки дает большую экономию электроэнергии, сокращает затраты на приобретение вентиляторов и значительно облегчает труд специалистов, обслуживающих данные установки. Вентилируя кукурузу, следует строго соблюдать режимы вентилирования, включающие решение трех задач: определение возможности вентилирования, чтобы избежать увлажнения зерна, расчет необходимых подач для получения эффекта вентилирования и расчет продолжительности вентилирования, что связано с экономическим эффектом вентилирования.

Таким образом, внедряя научно обоснованную технологию приемки, размещения, режима сушки, обработки можно добиться положительных результатов в сохранности продовольственных, фуражных и семенных ресурсов кукурузы в сложных экологических условиях Северного Кавказа.

К ИЗУЧЕНИЮ ГЕЛЬМИНТОЗОВ КОПЫТНЫХ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

М. А. Газаев, М. И. Аккиев

Кабардино-Балкарский государственный высокогорный заповедник
361800, КБР, пос. Кашкатау, ул. Мечиева, 76

Изучена зараженность гельминтами копытных животных в пределах Кабардино-Балкарского заповедника и сопредельных территорий. Основные исследования проведены в Безенгийском ущелье, наиболее полно представляющем характерные для всего заповедника природно-климатические условия. Объектами исследования служили из диких копытных кавказский тур, а из домашних — овцы. Основной материал получен из 20 трупов туров, павших от различных причин и вынесенных снежными лавинами на дно ущелий в осенне-зимне-весенний период с февраля 1995 г. по октябрь 1996 г., а также 1 взрослой самки, добытой путем отстрела. Полученная выборка состояла из 3 взрослых самцов, 11 взрослых самок, 7 козлят в возрасте до 2 лет. Одновременно исследовано 17 овец из выпасающегося на сопредельных территориях поголовья.

Среди обследованных туров гельминты обнаружены у 8 особей. Гельминты были представлены цестодами (один вид рода Moniesia,) различными видами нематод родов Haemonchus, Ostertagia, Trichostrongylus, Trichocephalus, в том числе T. ovis. У овец помимо аналогичных гельминтозов очень широко распространен эхинококкоз (у 7 особей из 19 обследованных) и дикроцелиоз (у 15 из 19 обследованных).

Экстенсивность инвазии у тура составляет 40 %, в то время как у овец она равна 78,8 %. Степень зараженности инвазии разными гельминтозами у овец и туров также различна. Так, экстенсивность инвазии по дикроцелиозу у овец равна 78,8 %, а у тура он практически не встречается. Если этот показатель по мониезиозу у овец доходит до 28 %, то у тура — лишь до 5,3 %.

Прослеживается зависимость степени зараженности туров гельминтозом от контакта с домашним скотом. Из 11 туров, не имевших контакта с домашним скотом, лишь 3 особи были с гельминтами (рода Маршаллягия и Остертагия), тогда как из 9 туров, имевших такой контакт, у 5 обнаружены гельминты. При этом резко возрастало видовое разнообразие.

Отсутствие у тура трех гельминтов, которые широко встречаются у мелкого рогатого скота сопредельных территорий, объясняется множеством экологических факторов, исследование которых дает ответы на многие вопросы состояния популяции тура и мест его обитания. К примеру, дикроцелиоз на данной территории у овец и коз встречается в больших количествах. У тура же его на обследованной территории нет, хотя он обнаружен Рухлядевым у тура в Кавказском заповеднике, Асадовым — у тура в Азербайджане. Причины — чисто экологические. Овцы и козы выпасаются на дне ущелий в аридных котловинах, где присутствует на пастбище большое количество промежуточных хозяев дикроцелий — сухопутные моллюски и муравьи. На одном гектаре площади пастбищ находится от 15 до 50 муравейников. Со дна котловин овцы поднимаются до субальпики, где кормятся и туры. Туры на дно ущелий не спускаются и находятся в верховьях. В местах пастьбы тура моллюсков достаточно, но муравейников встречается всего 1—40 на один гектар.

Обнаружение гельминтов и исследование их распространения среди животных может иметь большое значение. Наличие тех или иных гельминтов позволяет выяснить основные места кормежки животных, сужение или расширение ареала той или иной популяционной группы животных. Частично можно выяснить и миграционные процессы весенне-летне-осеннего периода, выяснить очаги природно-очаговых заболеваний диких и домашних животных. Количественные характеристики интенсивности инвазии среди домашних и диких животных характеризуют и плотность заселения дикими копытными данной территории, и физиологическое состояние животных. Расширение дальнейших исследований помимо гельминтологии и на другие разделы паразитологии дает информацию по прогнозированию тех или иных вспышек зоонозов среди животных высокогорья.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА (CANIS AUREUS L.) В УСЛОВИЯХ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА [1]

А. А. Гукетлова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Объект нашего исследования — обыкновенный шакал Canis aureus L. — представляет интерес в теоретическом плане, особенно в изучении и выявлении закономерностей микроэволюционного процесса в горных областях. Примечательно, что этот вид является характерным представителем биоты субтропических типов поясности, периодически проникающим на Северный Кавказ и осваивающим типы поясности умеренно-континентальной когорты. С этой точки зрения можно говорить об определенном этапе и конкретном механизме формирования биологического разнообразия в горах Кавказа.

Исследованию особенностей строения черепа и зубной системы обыкновенного шакала на Кавказе посвящено незначительное количество трудов (Сатунин, 1915; Огнев, 1931; Тарянников, 1973). В задачу работы входило изучение смены молочной зубной системы на дефинитивную и полового диморфизма зубной системы в условиях Центрального Кавказа. Всего изучен 21 экз. черепов (черепа 14 самцов и 7 самок), добытых в Кабардино-Балкарии и хранящихся в коллекционных материалах зоологического музея КБГУ и ИЭГТ КБНЦ РАН.

Из доступных нам методик определения возрастных групп хищников семейства Canidae по особенностям возрастных модификаций черепа, в том числе зубной системы (Маркина, 1962; Тарянников, 1973; Гурский, 1973), мы придерживались методики А. Б. Маркиной (1962) по Vulpes vulpes, что позволило выделить следующие четыре основные возрастные группы:

1. Молодые (juvenes) с молочными зубами (3—4 месяца).
2. Полувзрослые (subadultus) с дефинитивными зубами, не имеющими естественных повреждений (от 5—6 месяцев и примерно до года).

---

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97—04—50223 «Таксономическое разнообразие и особенности экологии хищных млекопитающих Кавказа в условиях высотно-поясной структуры горных экосистем») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Разнообразие млекопитающих Северного Кавказа»).

3. Взрослые (adultus) с зубами в разной степени изношенности (от года до старости).

4. Старые (senex), зубная система которых крайне изношена.

Половой диморфизм оценивался по абсолютным и относительным показателям 29 параметров зубной системы. Ранние стадии дефинитивных зубов наблюдали на деформированной челюстной кости.

Смена молочных зубов на дефинитивные

Процесс смены молочных зубов Canis aureus на дефинитивные в условиях Центрального Кавказа в литературе практически не описан. На основании изучения сырдарьинских шакалов В. И. Тарянниковым (1973) составлен лишь ключ для определения возраста Canis aureus.

Изучение коллекционного материала и анализ данных А. Б. Маркиной (1962) по лисице, как близкородственному виду из семейства Canidae, позволили заключить, что процесс смены молочных зубов на дефинитивные у обыкновенного шакала происходит аналогично.

Развитие постоянных зубов в верхней челюсти происходит следующим образом.

Резцы I^1 закладываются в передней части нижнего конца межчелюстной кости позади корней соответствующих молочных I^1, где хорошо видны отверстия. I^2 закладываются в средней части межчелюстной кости, позади внутренней стороны корней соответствующих молочных I^2, выталкивая их в процессе своего формирования вперед. I^3 закладываются в задней части нижнего конца межчелюстной кости непосредственно за молочными I^3.

Клыки *(C)* закладываются под «корнями» молочных, несколько кнутри от них. Постоянный клык в процессе роста как бы скользит по передней плоскости молочного клыка, оттесняя его назад.

Предкоренные Pm^1 не имеют молочного предшественника. Все пространство под этими зубами занято «корнями» молочного и постоянного клыков. Pm^2 закладываются под молочными, внедряясь между «корнями» последних. В процессе развития и роста постоянный зуб выталкивает молочный вниз и кнаружи. Об этом свидетельствует маленькое отверстие в нёбе с внутренней стороны молочного зуба, являющегося местом прорезывания постоянного. Pm^3 закладывается в области, лежащей над промежутком между молочными Pm^2 и Pm^3, кнутри от первого корня молочных Pm^2. Pm^4 закладываются в задней части верхнечелюстной кости, занимая большое пространство над Pm^3, Pm^4

и несколько позади последнего. С развитием Pm^4 молочные Pm^3 и Pm^4 вытесняются и в итоге выпадают.

Коренные M^1 закладываются в задней области верхнечелюстной кости, позади молочных Pm^4. M^2 — в задней части предчелюстной кости, позади M^1.

Постоянные зубы в нижней челюсти развиваются так.

Резцы. I_1 закладываются в передней части зубной кости позади соответствующих молочных, которые, вытесняясь первыми вперед, выпадают. Зачатки I_1 образуются в передней части зубней кости позади молочных I_1, но несколько отступая от них, так как значительная часть пространства перед ними с внутренней стороны занята постоянными I_1. I_3 закладывается с внутренней стороны корней соответствующих молочных и спереди альвеол постоянных клыков.

Клыки *(C)* закладываются позади одноименных молочных. Альвеола этого зуба простирается под Pm_2. Постоянный клык, прорезаясь, оттесняет молочный кнаружи и вперед.

Предкоренные Pm_1 появляются без молочного предшественника. Все пространство под этими зубами занято альвеолами клыков. Pm_2 развиваются под молочными Pm_2, причем последний своими «корнями» как бы охватывает постоянный зуб. Pm_3 закладывается между «корнями» молочных Pm_3. Pm_4 развивается под молочными Pm_4.

Коренные M_1 появляются в толще зубной кости позади молочных Pm_4. M_2 развиваются в задней области зубной кости, позади M_1. В отличие от остальных постоянных зубов он лежит на боку, и его верхняя поверхность обращена кнаружи. M_3 закладывается позже остальных постоянных зубов в толще зубной кости позади M_2.

Половой диморфизм

Половой диморфизм зубной системы Canis aureus в условиях высотного градиента экологических факторов Центрального Кавказа нами был изучен в двух возрастных группах — subadultus (8 самцов и 3 самки) и abultus (3 самца и 2 самки). Цифровой материал представлен в табл. 1 и 2.

Как видно из них, в возрастной группе subadultus абсолютные размеры зубов несколько крупнее у самок по 48 % промеров, лишь два признака — длина верхнего третьего предкоренного и длина верхнего хищнического — крупнее у самцов. В остальных случаях абсолютные размеры признаков приблизительно равные у зверей разного пола (табл. 1). Половой димор-

физм по абсолютным значениям всех двадцати девяти признаков зубной системы Canis aureus данной возрастной группы статистически не выражен за исключением диастемы — расстояния между нижним клыком и нижним первым предкоренным, что объясняется, видимо, более ускоренным ростом, ранним развитием зубной системы и в целом черепа молодых самок (табл. 2).

Относительно крупные, достоверно не различимые, абсолютные размеры зубов полувзрослых самок также связаны, очевидно, с вышеуказанным обстоятельством.

В возрастной группе adultus абсолютные размеры зубов по 86 % от учтенных признаков у самцов больше, чем у самок (табл. 1). Однако различия статистически существенны лишь по двум признакам — ширине верхних третьего и четвертого предкоренных зубов (табл. 2). Полученные результаты по данной группе не противоречат утверждению С. И. Огнева (1931) о том, что половые различия черепа хищников семейства Canidae, в том числе и Canis aureus, в общих чертах выражаются большими абсолютными размерами черепа самцов. Сказанное, на наш взгляд, интересно тем, что ученым данный вид был описан в начале века в условиях Закавказья, когда, по словам К. А. Сатунина (1915), в центральной части Северного Кавказа (Грозненском, Владикавказском, Нальчикском и Пятигорском районах) шакала не было вовсе. Имеет место сохранение признака в новых ландшафтных условиях.

В величинах семи индексов, определяющих качественную характеристику зубов (отношение высоты зуба к его ширине) в обеих возрастных группах также не прослежены достоверные различия. Взрослые самцы несколько крупнее самок, в том числе по размерам клыка. Напротив, относительные размеры зубов у самок больше (табл. 1).

Половые различия, резцов, клыков, предкоренных и коренных обеих челюстей характеризуются довольно низкими величинами изменчивости (10—12 %), что не противоречит данным Яблокова (1966) по изменчивости млекопитающих.

Анализ количественных и качественных характеристик зубной системы обыкновенного шакала в условиях Кабардино-Балкарии позволил сделать следующие выводы.

Таблица 1

Абсолютные и относительные показатели параметров зубной системы Canis aureus

№	Признак	Subadultus				Adultus			
		Самцы		Самки		Самцы		Самки	
		n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit
1	2	3		5	6	7	8	9	10
1	Длина верхнего ряда зубов	8	66,6±0,56 / 64,9–69,1	3	67,1±3,82 / 60,8–70,7	3	66,9±2,33 / 63,5–70,1	2	62,5±5,16 / 58,9–66,2
2	Длина верхнего ряда резцов	7	21,1±0,39 / 19,3–22,2	3	21,1±0,64 / 20,1–21,8	3	22,2±0,39 / 21,6–22,7	1	— / 19,0
3	Расстояние м/у I^3 и C^1	7	3,6±0,26 / 2,9–4,8	3	3,9±0,28 / 3,6–4,4	3	3,8±0,54 / 3,0–4,5	2	3,5±0,49 / 3,8–3,9
4	Длина C^1	8	8,8±0,15 / 8,2–9,1	3	9,0±0,74 / 8,0–10,1	3	8,5±0,67 / 7,5–9,4	2	7,8±0,28 / 7,6–8,0
5	Высота C^1	8	18,2±0,50 / 16,5–20,5	3	18,4±1,91 / 15,4–20,6	3	18,3±1,34 / 16,3–20,4	2	18,4±1,98 / 17,0–19,8
6	Ширина C^1	8	4,8±0,13 / 4,3–5,1	3	5,1±0,77 / 4,2–6,3	3	5,2±0,22 / 4,9–5,5	2	4,6±0,28 / 4,4–4,8
7	Длина Pm^3	7	10,1±0,26 / 9,2–11,0	3	9,7±0,41 / 9,1–10,2	3	9,9±0,20 / 9,6–10,1	2	9,9±0,07 / 9,9–10,0
8	Высота Pm^3	7	6,3±0,19 / 6,1–7,2	3	6,2±0,43 / 5,5–6,6	3	6,8±0,72 / 5,6–7,5	2	5,8±0,007 / 5,8–5,9
9	Ширина Pm^3	7	3,9±0,14 / 3,5–4,4	3	4,0±0,17 / 3,8–4,3	3	4,0±0,18 / 3,8–4,3	2	3,6±0,07 / 3,6–3,7

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10	Длина Pm^4	8	18,2±0,5 / 15,5–19,0	3	16,5±0,98 / 15,4–18,1	3	16,6±1,09 / 15,3–18,3	2	16,1±1,31 / 15,3–16,9
11	Высота Pm^4	8	9,8±0,22 / 8,9–10,7	3	9,8±0,51 / 9,0–10,4	3	9,8±0,65 / 9,0–10,8	2	8,0±1,34 / 7,1–9,0
12	Ширина Pm^4	8	9,6±0,32 / 8,2–11,1	3	9,4±0,49 / 8,6–9,9	3	10,0±0,35 / 9,5–10,5	2	9,1±0,21 / 9,0–9,3
13	Максим. ширина м/у верхними коренными	8	52,4±0,34 / 51,5–54,0	3	52,8±2,23 / 54,0–55,3	2	52,6±2,40 / 50,9–54,3	2	51,0±2,54 / 49,2–52,8
14	Миним. ширина м/у верхними коренными	8	45,9±0,59 / 44,2–48,0	3	46,0±1,86 / 43,0–47,8	3	45,0±1,27 / 43,3–46,9	2	45,3±0,42 / 45,0–45,6
15	Длина M^1	8	11,6±0,38 / 10,1–12,7	3	11,7±0,84 / 10,4–12,5	3	11,7±0,43 / 11,2–12,4	2	10,0±1,10 / 10,2–11,9
16	Высота M^1	8	7,7±0,19 / 7,1–8,6	3	7,8±0,64 / 7,2–8,5	3	7,2±0,49 / 6,5–7,9	2	6,6±0,85 / 6,0–7,2
17	Ширина M^1	8	12,7±0,22 / 11,9–13,5	3	13,0±0,61 / 12,0–13,5	3	13,1±0,69 / 12,3–14,2	2	13,2±1,41 / 12,2±14,2
18	Длина нижнего ряда зубов	8	73,6±0,69 / 71,0–76,3	3	75,3±3,88 / 69,0–79,1	3	73,5±0,96 / 71,9–74,3	2	72,2±4,67 / 68,9–75,5
19	Длина C_1	8	8,5±0,21 / 7,7–9,2	3	8,5±0,76 / 7,3–9,3	3	7,8±0,07 / 7,8–7,9	2	7,4±0,42 / 7,1–7,7
20	Высота C_1	8	17,3±0,40 / 16,5–19,5	3	17,8±1,33 / 15,7–19,0	2	15,7±1,3 / 14,9–16,5	2	13,5±0,64 / 13,1–14,0

21 Ширина C_1	8	5,6±0,16 / 5,2–6,2	3	5,4±0,31 / 5,0–5,9	2	6,2±0,49 / 5,8–6,6	2	6,3±0,07 / 6,3–6,4
22 Расстояние м/у C_1 и Pm_1	8	2,1±0,13 / 1,4–2,5	3	3,4±0,49 / 2,6–3,9	3	3,2±0,80 / 1,9–3,9	2	2,9±1,41 / 1,9–3,8
23 Длина Pm_4	8	10,6±0,14 / 10,0–11,0	3	10,4±0,56 / 9,5–11,0	3	10,2±0,43 / 9,7–10,9	2	9,9±1,20 / 9,1–10,8
24 Высота Pm_4	8	7,2±0,11 / 6,9–7,7	3	7,4±0,46 / 6,8–8,1	3	7,3±0,20 / 7,0–7,5	2	6,3±0,92 / 5,7–7,0
25 Ширина Pm_4	8	4,6±0,09 / 4,2–5,0	3	4,7±0,28 / 4,3–5,1	3	4,8±0,20 / 4,5–5,0	2	4,6±0,35 / 4,4–4,9
26 Длина Pm_1	8	18,3±0,45 / 16,7–20,5	3	18,0±1,27 / 16,2–19,8	3	18,1±0,09 / 17,4–19,6	2	17,3±1,63 / 16,2–8,5
27 Высота Pm_1	8	11,2±0,18 / 10,3–11,9	3	11,4±0,60 / 10,8–12,4	3	10,9±0,24 / 10,6–11,3	2	9,7±2,61 / 7,9–11,6
28 Ширина Pm_1	8	7,2±0,28 / 6,4–8,4	3	7,4±0,68 / 6,7–8,5	3	7,4±0,44 / 6,7–7,9	2	6,6±0,12 / 6,4–6,7
29 Длина трех нижних коренных	8	29,7±0,71 / 26,4–32,5	3	30,8±1,82 / 27,9–32,5	3	30,5±1,64 / 28,9–33,2	2	29,8±2,82 / 27,8–31,8
30 Индекс высоты C^1	8	3,8±0,08 / 3,34–3,84	3	3,7±0,30 / 3,26–4,11	3	3,5±0,20 / 3,17–3,71	2	4,0±0,68 / 3,54–4,5
31 Индекс высоты Pm^3	7	1,6±0,05 / 1,45–1,7	3	1,5±0,06 / 1,45–1,62	3	1,7±0,20 / 1,40–1,87	2	1,6±0,05 / 1,57–1,64
32 Индекс высоты Pm^4	8	1,0±0,04 / 0,85–1,14	3	1,0±0,10 / 0,91–1,21	3	0,9±0,05 / 0,90–1,03	2	0,9±0,13 / 0,79–0,97
33 Индекс высоты M^1	8	0,4±0,01 / 0,58–0,64	3	0,6±0,01 / 0,06–0,63	3	0,5±0,01 / 0,53–0,57	2	0,5±0,01 / 0,49–0,51

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
34	Индекс высоты C_1	8	$\frac{3,1 \pm 0,09}{2,78-3,42}$	3	$\frac{3,3 \pm 0,11}{3,14-3,44}$	2	$\frac{2,5 \pm 0,39}{2,25-2,3}$	2	$\frac{2,1 \pm 0,08}{2,08-2,19}$
35	Индекс высоты Pm_4	8	$\frac{1,6 \pm 0,03}{1,5-1,7}$	3	$\frac{1,6 \pm 0,01}{1,56-1,58}$	3	$\frac{1,5 \pm 0,02}{1,5-1,6}$	2	$\frac{1,4 \pm 0,14}{1,29-1,49}$
36	Индекс высоты M_1	8	$\frac{1,5 \pm 0,06}{1,23-1,76}$	3	$\frac{1,5 \pm 0,07}{1,46-1,66}$	3	$\frac{1,5 \pm 0,07}{1,38-1,58}$	2	$\frac{1,5 \pm 0,35}{1,23-1,73}$

Таблица 2

Достоверность различий между самцами и самками Canis aureus возрастных групп subadultus и adultus

№	Признак	subadultus самцы / subadultus самки	adultus самцы / adultus самки
1	Длина верхнего ряда зубов	0,10	0,78
2	Длина верхнего ряда резцов	0,37	—
3	Расстояние м/у I^3 и C^1	1,59	0,41
4	Длина C^1	0,46	0,96
5	Высота C^1	0,09	0,07
6	Ширина C^1	0,38	1,77
7	Длина Pm^3	1,44	—
8	Высота Pm^3	0,45	1,38
9	Ширина Pm^3	0,41	2,07
10	Длина Pm^4	1,37	0,32
11	Высота Pm^4	0,10	1,21
12	Ширина Pm^4	0,39	2,20
13	Максим. ширина м/у верхними коренными	0,08	0,46
14	Миним. ширина м/у верхними коренными	0,01	0,22
15	Длина M^1	0,15	0,62
16	Высота M^1	0,32	0,61
17	Ширина M^1	0,43	0,06
18	Длина нижнего ряда зубов	0,41	0,27
19	Длина C_1	0,07	0,94
20	Высота C_1	0,04	1,69
21	Ширина C_1	0,46	0,20
22	Расстояние м/у C_1 и Pm_1	2,62	0,18
23	Длина Pm_4	0,43	0,23
24	Высота Pm_4	0,44	1,06
25	Ширина Pm_4	0,47	0,50
26	Длина Pm_1	0,22	0,42
27	Высота Pm_1	0,33	0,46
28	Ширина Pm_1	0,22	1,64
29	Длина трех нижних коренных	0,58	0,21
30	Индекс высоты C^1	0,48	0,71
31	Индекс высоты PM^3	0,90	0,48
32	Индекс высоты Pm^4	0,09	—
33	Индекс высоты M^1	0,70	—
34	Индекс высоты C_1	1,27	0,36
35	Индекс высоты Pm_4	1,26	0,71
36	Индекс высоты M_1	0,11	—

Выявлен случай олигодонтии — отсутствие третьего коренного зуба нижней челюсти на обеих половинах, что составляет 4,5 % от общего количества черепов.

Молочной системе соответствует формула:

$$I\frac{3}{3};\ C\frac{1}{1};\ Pm\frac{3}{3}\times 2 = 28.$$

Смена молочной зубной системы на дефинитивную, начинающаяся в условиях Центрального Кавказа в возрасте 3—4 месяцев,— хорошо закрепленный генетический признак.

Половой диморфизм зубной системы в группе subadultus выражен слабо, самки несколько крупнее самцов.

Половой диморфизм зубной системы в группе adultus выражен также слабо, однако в этой возрастной группе самцы несколько крупнее самок.

Отсутствие выраженного полового диморфизма в зубной системе Canis aureus, на наш взгляд, не позволит ее использовать при определении половой принадлежности черепа.

ЛИТЕРАТУРА

Гурский И. Г. Определение возраста волка (Canis lupus L.) по черепу // Вестн. зоологии. 1973. № 3. С. 55—59.

Маркина А. В. К вопросу о возрастной краниологии лисицы (Vulpes vulpes) // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1962. С. 171—179.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии., М.; Л.: Главнаука, 1931. Т. 2.— 776 с.

Сатунин К. А. Млекопитающие кавказского края. Тифлис, 1915. Т. 1.— 410 с.

Тарянников В. И. Определение возраста шакала // Доклад АН УзССР. 1973. № 7. С. 62—65.

Яблоков Л. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. С. 50—61.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ MICROTUS SOCIALIS (RODENTIA, MAMMALIA) ЦЕНТРАЛЬНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ[1]

Сообщение 1. Изменчивость размеров черепа общественной полевки в условиях вивария

Е. П. Кононенко, Ф. А. Темботова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Пространственно-временная изменчивость млекопитающих Кавказа по расширенной программе является одним из приоритетных биоэкологических и биоэволюционных направлений тематики фундаментальных исследований Института экологии горных территорий КБНЦ РАН и лаборатории горной экологии КБГУ. Теоретический и практический аспекты подобных исследований не нуждаются в обоснованиях, достаточно ознакомиться с результатами аналогичных исследований коллег, обобщенными в известных сводках (Соколов, Темботов, 1989; 1993).

Объектом нашей работы служат общественные полевки (Microtus socialis Pallas, 1773), интересные для исследования по целому ряду обстоятельств. Как известно, эти грызуны проникли на Кавказ из равнин и нагорья аридных зон восточного Средиземноморья с нижнего плейстоцена (Верещагин, 1959). В настоящее время они освоили широкий спектр высотных поясов Кавказского перешейка, особенно в восточных регионах. Этот вид свойственен как самим низменностям, так и предгорьям и даже каменистым россыпям гор (Огнев, 1950). Их нет, естественно, в колхидском и аджарском вариантах влажносубтропического типа поясности. В степном типе ограничены равниной Западного Предкавказья, где численность низкая. В сухих степях равнины Среднего и Восточного Предкавказья — обычные и нередко многочисленные, проникают в предгорья дагестанского варианта (Темботов, 1972). В сухих субтропиках Кура-Араксинской низменности входят в группу доминантов, заселяя весь полупустынный пояс, предгорную степь, значительную часть «пояса

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—04—48769 «Морфологические закономерности эволюции Micromammalia на примере избранных видов» и проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ»).

низинного леса и нагорной степи, местами они встречаются также и в горном лесу» (Эйгелис, 1980, с. 80). Соответственно, высотные пределы распространения в зависимости от аридности ландшафтов высотных поясов увеличиваются до 2500 м над уровнем моря (карабах-зангезурский вариант).

В этих разнообразных условиях интерес к изучению путей адаптаций мелких млекопитающих, имеющих разное происхождение на Кавказе, вполне понятен.

В настоящей работе приводятся наши данные по индивидуальной, возрастной и половой изменчивости краниометрических параметров M. socialis в виварных условиях.

Материал и методика

Для виварного разведения с последующим изучением половозрастной изменчивости полевки были отловлены в предгорных степях близ г. Тбилиси («Тбилисское море»), на высоте около 500 м над уровнем моря (центрально-малокавказский вариант). Они были доставлены в виварий учебно-научного комплекса Кабардино-Балкарского госуниверситета в Приэльбрусье, располагающегося на высоте около 2000 м над уровнем моря (эльбрусский вариант поясности). Для анализа и обобщения данных мы изучили выборку из 35 виварных особей, состоящую из животных трех возрастных групп. Первая включает зверьков subadultus возрастом до 45 дней, половое созревание не наступило. Эти животные отличаются хорошо выраженными ювенильными чертами черепа: мозговая капсула выпуклая, ростральный отдел черепа укороченный, гребни и желобки отсутствуют, зубы не стерты. Вторая группа adultus I, возрастом до 4 месяцев, не перезимовавшие. Животные характеризуются выраженными сенильными чертами по большинству изученных параметров черепа. Третья группа adultus II включает перезимовавших животных, возрастом до 13 месяцев, с выраженными сенильными чертами черепа (уплощенная мозговая капсула, длинный ростральный отдел, хорошо выражены гребни, зубы стерты, видны петли).

Половой диморфизм и возрастная изменчивость оценивались по абсолютным показателям, коэффициенту вариации (C. v.) параметров черепа и темпам формирования параметров черепа.

Результаты исследования

Для изучения относительной функциональной значимости краниометрических признаков общественной полевки в разных возрастных группах все изученные признаки разбили на две группы по коэффициенту вариации. Первая группа включает

зверьков, коэффициент вариации размеров черепа которых колеблется в пределах от 0 до 5 %. Вторая соответственно — свыше 5 и до 10 %.

Как видно из таблицы 1, у самцов младшей возрастной группы (subadultus) первая группа признаков, индивидуальная изменчивость по которым варьирует в пределах от 0 до 5 %, включает около 62 % изученных параметров. Ко второй группе признаков, соответственно, изменяющихся в пределах свыше 5—10 %, относятся около 38 %. В возрастной группе adultus I количественное соотношение краниологических признаков по коэффициенту вариации остается примерно равным, однако качественное содержание меняется. Так, при сравнении особей двух возрастов признаки перекрываются на 50 %. При этом перекрывание нами отмечено по следующим характеристикам: общей и кондилобазальной длинам, длине нижнего ряда зубов, ширине черепа, высоте нижней челюсти, ширине между верхними коренными зубами. Эти признаки у самцов обеих возрастных групп довольно стабильны и изменяются в пределах от 0 до 5 %, ширина носового отдела более изменчива и в обоих случаях колеблется в пределах от 5 до 10 %. Как видно из табл. 1, количественное содержание группы мало изменчивых признаков в старшей возрастной группе резко сокращается и составляет менее 43 % промеров. В результате при сравнении особей subadultus и adultus II перекрывание признаков, отмеченное нами, сокращается практически вдвое и составляет всего 23 %. Причем перекрываются также более стабильные признаки (ширина черепа, общая и кондилобазальная длины).

Полученные данные в свете теоретических положений популяционной изменчивости о функциональной значимости признаков (Яблоков, 1987), позволяют полагать, что у изученных животных в процессе онтогенеза меняется функциональное значение отдельных параметров черепа и ко взрослому состоянию остаются наименее изменчивыми, а соответственно, наиболее функционально важными только 23 % параметров в возрасте adultus II от 50 % в возрасте subadultus.

У самок нами обнаружен иной характер изменчивости параметров черепа (табл. 2). Так, самки subadultus характеризуются большим количеством (около 71 %) меристических признаков черепа, коэффициент вариации которых колеблется в пределах 5 %.

В отличие от самцов, у самок изменчивость в старших возрастных группах adultus I и adultus II аналогична описанной у особей младшей возрастной группы. В обоих случаях 10 из 14 изученных краниологических признаков характеризуются также малой изменчивостью (в пределах 5 %). Причем при срав-

Таблица 1

Коэффициенты вариации в трех возрастных группах M. socialis (самцы)

Subadultus	C. v.	Adultus I	C. v.	Adultus II	C. v.
1. Ширина мозговой капсулы	0,8	1. Общая длина	2,2	1. Длина мозговой капсулы	2,6
2. Высота в области bullae osseae	0,8	2. Кондилобазальная длина	2,2	2. Кондилобазальная длина	3,3
3. Длина нижнего ряда зубов	2,0	3. Длина нижнего ряда зубов	3,1	3. Общая длина	3,5
4. Общая длина	2,1	4. Ширина черепа	3,9	4. Скуловая ширина	3,8
5. Кондилобазальная длина	2,5	5. Высота нижней челюсти	4,2	5. Длина bullae osseae	3,8
6. Межглазничный промежуток	2,8	6. Ширина между верх. коренными	4,5	6. Ширина черепа	4,7
7. Ширина черепа	2,9	7. Длина верхнего ряда зубов	4,7	7. Высота нижней челюсти	5,2
8. Высота нижней челюсти	3,3	8. Длина bullae osseae	4,7	8. Межглазничный промежуток	5,6
9. Ширина между верх. коренными	3,8	9. Скуловая ширина	4,8	9. Ширина мозговой капсулы	5,9
10. Скуловая ширина	5,1	10. Длина мозговой капсулы	4,8	10. Ширина между верх. коренными	6,1
11. Длина верхнего ряда зубов	5,2	11. Ширина мозговой капсулы	5,3	11. Длина верхнего ряда зубов	7,4
12. Длина мозговой капсулы	5,7	12. Межглазничный промежуток	7,0	12. Высота в области bullae osseae	8,0
13. Ширина носового отдела	6,2	13. Ширина носового отдела	7,5	13. Длина нижнего ряда зубов	9,4
14. Длина bullae osseae	8,3	14. Высота в области bullae osseae	8,0	14. Ширина носового отдела	10,4

нении особей subadultus и adultus I перекрываются около 70 % параметров, а при сравнении subadultus и adultus II — около 43 %.

Анализируя полученные нами данные, можно заключить, что в процессе онтогенеза у общественной полевки в условиях вивария уменьшается количество краниометрических признаков, которые находятся на нижней границе потока изменчивости (Яблоков, 1987), т. е. менее изменчивых признаков. Данное явление свойственно особям обоего пола, однако, у самцов количество бо-

Таблица 2

Коэффициенты вариации в трех возрастных группах M. socialis (самки)

Subadultus	C. v.	Adultus I	C. v.	Adultus II	C. v.
1. Ширина носового отдела	0	1. Кондилобазальная длина	1,4	1. Длина верхнего ряда зубов	1,0
2. Межглазничный промежуток	1,1	2. Общая длина	1,7	2. Длина мозговой капсулы	2,4
3 Общая длина	2,0	3. Межглазничный промежуток	2,1	3. Общая длина	2,7
4. Ширина черепа	2,1	4. Ширина между верх. коренными	2,4	4. Скуловая ширина	2,8
5. Кондилобазальная длина	2,2	5. Высота в области bullae osseae	2,6	5. Кондилобазальная длина	2,9
6. Ширина мозговой капсулы	2,2	6. Скуловая ширина	3,1	6. Длина bullae osseae	2,9
7. Ширина между верх. коренными	2,3	7. Длина мозговой капсулы	3,3	7. Ширина между верх. коренными	3,3
8. Высота в области bullae osseae	2,9	8. Длина bullae osseae	4,0	8. Ширина черепа	3,5
9. Скуловая ширина	4,6	9. Ширина черепа	4,2	9. Длина нижнего ряда зубов	3,7
10. Длина верхнего ряда зубов	4,9	10. Ширина мозговой капсулы	4,5	10. Высота нижней челюсти	4,6
11. Длина мозговой капсулы	5,8	11. Длина нижнего ряда зубов	5,9	11. Межглазничный промежуток	6,1
12. Длина нижнего ряда зубов	6,5	12. Длина верхнего ряда зубов	6,0	12. Ширина мозговой капсулы	6,7
13. Длина bullae osseae	7,5	13. Высота нижней челюсти	6,3	13. Ширина носового отдела	7,5
14. Высота нижней челюсти	8,8	14. Ширина носового отдела	9,2	14. Высота в области bullae osseae	8,2

лее стабильных признаков в 1,5—2 раза меньше, чем у самок во всех трех возрастных группах, что говорит о большей изменчивости параметров черепа самцов в сравнении с самками.

Для изучения возрастной изменчивости M. socialis нами применялся и такой показатель, как «темп роста» (Башенина, 1982). Этот показатель используется для оценки скорости формирования параметров скелета и представляет собой процентное отношение промеров черепа животных младших возрастных

трупп к размерам, достигаемым в возрасте adultus II. Наши данные по этому показателю сведены в табл. 3.

Как видно, у самцов к 45-дневному возрасту 50 % из 14 признаков достигают не более 80 % от максимальных размеров, 36 % признаков не превышают 90 % от максимума и только 14 % признаков очень близки к максимальным значениям изученных параметров черепа взрослых особей. При этом наибольшим темпом формирования характеризуются межглазничная ширина и ширина мозговой капсулы. По этим показателям различия между особями групп subadultus и adultus II заметны, но несущественны. Низким темпом формирования характеризуются такие показатели «длины» черепа, как длина кондилобазальная, общая длина и длина мозговой капсулы. Наименьший темп роста свойствен, во-первых, промерам, характеризующим череп в длину и высоту, во-вторых, промерам, которые в определенной степени зависят от развития различных гребней, а также скуловой ширине.

К 4-месячному возрасту рост черепа самцов практически завершается за исключением длины верхнего ряда зубов — она составляет лишь 90 % от максимальных размеров. Тем не менее, можно считать, что к данному возрасту общественные полевки имеют вполне сформированный череп и способны в природе выдерживать тяжелые зимние условия.

Таким образом, у самцов к 45-дневному возрасту череп сформирован на 82 %, к 4 месяцам — на 97 %.

По темпу формирования черепа для самок нами зарегистрирована иная изменчивость. К 45-дневному возрасту около 30 % признаков достигают не более 80 % от максимальных размеров взрослых животных, около 60 % признаков сформированы почти на 90 %. И только межглазничная ширина и ширина между верхними коренными практически достигают максимума к 45-дневному возрасту. Как видно из табл. 3, характер возрастной изменчивости по темпу роста самок сходен с таковым самцов, но у самок череп формируется несколько быстрее и сформирован к данному возрасту на 85 %. К 4 месяцам жизни самки имеют череп, достигающий также 97 % от показателей черепа adultus II.

Как следует из изложенного, быстрее формируются параметры «ширины» и из параметров «длины» те, которые наиболее важны в комплексе передачи физического давления с челюстей на затылочный отдел (Северцов, 1990). В этом плане наши данные согласуются с мнением Н. В. Башениной (1977) по темпам роста других мышевидных грызунов.

При изучении половой изменчивости можно отметить, прежде всего, большую связанность примерно одинаково меняющихся

Таблица 3

Темпы роста параметров черепа M. socialis

Признак	Самцы		Самки	
	к 45 дням	к 4 мес.	к 45 дням	к 4 мес.
1. Кондилобазальная длина	77	98	77	96
2. Общая длина	75	97	78	96
3. Скуловая ширина	75	94	77	94
4. Ширина черепа	78	96	81	97
5. Ширина мозговой капсулы	91	98	89	98
6. Межглазничный промежуток	98	98	98	95
7. Ширина носового отдела	86	94	88	97
8. Ширина между верхними коренными	87	94	92	98
9. Длина верхнего ряда зубов	82	97	88	98
10. Высота нижней челюсти	74	98	80	96
11. Длина мозговой капсулы	87	98	88	98
12. Высота в области bullae osseae	78	97	83	97
13. Длина bullae osseae	80	96	82	100
14. Длина нижнего ряда зубов	82	87	88	97

признаков у самок. Об этих данных уже упоминалось в разделе возрастной изменчивости. Здесь еще раз отметим, что у самок в возрасте subadultus и adultus II наименее изменчивые признаки перекрываются на 50 %, тогда как у самцов лишь на 23 %, иными словами у самцов процесс формирования черепа протекает менее скоординированно, чем у самок.

По темпу роста самки (в среднем 85 %) несколько опережают самцов (в среднем 82 %), что согласуется с литературными данными. Но, по нашим наблюдениям, у виварных животных это различие несколько сглажено по сравнению с тем, что

Таблица 4

Абсолютные показатели параметров перепа M. socialis

Признак	Subadultus				Adultus I				Adultus II			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Кондилобазальная длина	4	19,3±0,28 / 18,7–20,0	4	19,6±0,25 / 19,0–20,1	9	24,7±0,19 / 23,8–25,7	6	24,3±0,15 / 23,7–24,7	8	25,4±0,32 / 24,5–26,7	4	25,3±0,43 / 24,6–26,3
2. Общая длина	4	19,5±0,23 / 18,9–20,0	4	20,1±0,23 / 19,8–20,8	9	25,4±0,20 / 24,5–26,6	6	24,8±0,19 / 24,3–25,5	8	26,3±0,32 / 25,2–27,5	4	26,0±0,41 / 25,3–26,9
3. Скуловая ширина	4	11,7±0,34 / 11,1–12,6	4	11,7±0,31 / 11,3–12,6	8	14,8±0,27 / 13,8–15,6	6	14,2±0,20 / 13,7–14,8	8	15,8±0,23 / 14,7–16,4	4	15,1±0,24 / 14,6–15,5
4. Ширина черепа	4	11,0±0,14 / 10,4–11,2	4	11,0±0,14 / 10,6–11,2	9	13,5±0,20 / 12,9–14,6	6	13,2±0,24 / 12,8–14,3	8	14,1±0,26 / 13,2–15,2	4	13,6±0,28 / 13,2–14,2
5. Ширина мозговой капсулы	4	11,0±0,05 / 10,9–11,1	4	10,8±0,14 / 10,5–11,1	9	12,3±0,23 / 11,3–13,4	6	11,9±0,24 / 11,2–12,8	8	12,2±0,25 / 11,2–13,3	4	12,1±0,48 / 11,3–12,8
6. Межглазничный промежуток	4	4,0±0,06 / 3,8–4,1	4	3,9±0,03 / 3,9–4,0	9	4,0±0,10 / 3,7–4,7	6	4,0±0,04 / 3,8–4,0	8	4,0±0,10 / 3,7–4,3	4	3,8±0,14 / 3,6–4,0
7. Ширина носового отдела	4	3,1±0,11 / 2,8–3,3	4	3,0±0 / 3,0	9	3,4±0,10 / 3,1–3,8	6	3,4±0,14 / 3,0–3,8	8	3,6±0,14 / 3,0–4,2	4	3,5±0,15 / 3,3–3,8
8. Ширина между верхними коренными	4	4,7±0,10 / 4,5–4,9	4	4,8±0,06 / 4,6–4,9	9	5,1±0,08 / 4,8–5,4	6	5,1±0,06 / 4,9–5,2	8	5,4±0,13 / 5,0–5,8	4	5,2±0,10 / 5,0–5,4

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
9. Длина верхнего ряда зубов	4	4,9±0,15 / 4,5–5,2	4	5,1±0,14 / 4,7–5,4	9	5,8±0,10 / 5,3–6,3	6	5,7±0,15 / 5,3–6,1	8	6,0±0,17 / 5,3–6,8	4	5,8±0,03 / 5,7–5,8
10. Высота нижней челюсти	4	6,5±0,13 / 6,2–6,8	4	6,8±0,35 / 6,3–7,8	9	8,6±0,13 / 8,1–9,1	6	8,2±0,23 / 7,5–8,9	8	8,9±0,18 / 8,2–9,5	4	8,5±0,23 / 8,2–9,1
11. Длина мозговой капсулы	4	11,0±0,36 / 10,3–12,0	4	10,6±0,35 / 9,5–11,0	9	12,3±0,21 / 11,4–13,4	6	12,4±0,19 / 11,8–12,9	8	12,6±0,13 / 12,2–13,0	4	12,1±0,17 / 11,7–12,4
12. Высота в области bullae osseae	4	8,4±0,04 / 8,3–8,5	4	8,4±0,14 / 8,2–8,8	9	10,5±0,30 / 9,6–12,2	6	9,8±0,12 / 9,4–10,0	8	10,7–0,33 / 9,7–12,0	4	10,1±0,49 / 9,5–11,3
13. Длина bullae osseae	4	7,3±0,35 / 6,6–7,9	4	7,3±0,31 / 6,8–8,2	9	9,1±0,20 / 8,5–9,9	6	8,9±0,16 / 8,6–9,5	8	8,7±0,13 / 8,2–9,1	4	8,9±0,15 / 8,6–9,2
14. Длина нижнего ряда зубов	4	5,1±0,06 / 5,0–5,2	4	5,2±0,19 / 4,8–5,7	9	5,8±0,10 / 5,4–6,0	6	5,7±0,15 / 5,3–6,1	8	6,2±0,22 / 5,6–7,3	4	5,9±0,13 / 5,7–6,2

отмечено в литературе, у ряда видов мышевидных грызунов в природных условиях. Мы склонны объяснять такое различие конкретной средой онтогенеза животных: в более благоприятных, чем естественные, виварных условиях существования ослаблен процесс элиминации.

И самки, и самцы к 4-месячному возрасту обладают практически сформировавшимся черепом с максимальными размерами, и при этом для M. socialis не установлена заависимость изменчивости параметров черепа и темпа его роста.

Как видно из табл. 4, в возрасте subadultus у общественной полевки половой диморфизм по абсолютным показателям параметров черепа не выражен. В группе adultus I самцы незначительно крупнее самок, за исключением общей длины черепа, высоты черепа в области bullae osseae. В группе adultus II самцы также по абсолютным показателям параметров черепа незначительно крупнее самок, различия существенны лишь по скуловой ширине черепа и длине мозговой капсулы.

Таким образом, анализ полученного материала позволил прийти к следующему заключению. У общественной полевки в условиях вивария череп формируется быстрее в ширину, медленнее в длину, что согласуется с данными ряда авторов по темпам роста мышевидных грызунов. Наибольшей скоростью роста отличается межглазничная ширина, по которой особи обоего пола достигают почти максимальных размеров уже к 45-дневному возрасту. Самки M. socialis в условиях вивария характеризуются большим темпом роста параметров черепа в сравнении с самцами. У самок к 45-дневному возрасту более $^2/_3$ изученных признаков достигают около 90 % от максимальных размеров, тогда как у самцов — около половины. Самцы M. socialis несколько крупнее самок и только по общей длине и высоте черепа в области bullae osseae (adultus I), скуловой ширине и длине мозговой капсулы (adultus II) различие значительно.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. С. 222—233.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959.— 704 с.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран: (Звери Восточной Европы и Северной Азии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7.— 721 с.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 122—127.

Соколов В. Е., Темботов А. К. Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. М.: Наука, 1989.— 548 с.

Соколов В. Е., Темботов А. К. Млекопитающие Кавказа. Копытные. М.: Наука, 1993.— 528 с.
Темботов А. К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1972.— 245 с.
Эйгелис Ю. К. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Изд-во Саратовского госуниверситета, 1980.— 262 с.
Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987.— 303 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ MICROTUS SOCIALIS (RODENTIA, MAMMALIA) ЦЕНТРАЛЬНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ [1]

Сообщение 2. Изменчивость размеров тела и черепа общественной полевки природной популяции

Е. П. Кононенко, Ф. А. Темботова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

В предыдущем сообщении приведены данные по M. socialis в виварных условиях, что составляет фрагмент приоритетного направления в исследованиях Института экологии горных территорий. Выявление закономерностей изменчивости видов этого уникального региона имеет прямой выход, в последующем, на познание различных аспектов микроэволюции в горах Кавказа, а также на решение вопросов систематики данной группы животных.

В настоящей работе обобщены результаты изучения изменчивости параметров тела и черепа природной выборки общественной полевки из центрально-малокавказского варианта поясности (внутренние районы Грузии). А также проведено сравнение особей природной выборки с виварными, произошедшими из того же района исследования.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужил коллекционный материал Института экологии горных территорий КБНЦ РАН, происходящий из окрестностей г. Тбилиси. Высота местности, расположенной в предгорных степях центрально-малокавказского варианта поясности, составляет около

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—04—48769 «Морфологические закономерности эволюции Micromammalia на примере избранных видов» и проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ»).

500 м н. у. м., как изложено в предыдущей работе. Всего было изучено 38 экземпляров взрослых особей обоего пола. Половой диморфизм проанализирован по абсолютным показателям и коэффициенту вариации. При сравнении природных и виварных животных особи двух возрастных групп (adultus I и adultus II) были объединены, т. к. различия между ними не были обнаружены (сообщение 1).

Результаты исследования

Как и в случае с виварными особями, при рассмотрении индивидуальной изменчивости природной выборки все изученные признаки разбили на две группы по коэффициенту вариации. Первая включает животных, коэффициент вариации которых колеблется в пределах от 0 до 5 %, а вторая — свыше 5 и до 10 %.

Как видно из табл. 1, самцы природной выборки мало подвержены индивидуальной изменчивости и, как следствие, в первую группу признаков, *Cv* которых колеблется в пределах от 0 до 5 %, входят 12 признаков из изученных 14, что составляет 85,7 %. И только два признака (длина мозговой капсулы и ширина носового отдела) имеют коэффициент вариации более 5 %. У самцов виварной выборки характер индивидуальной изменчивости, как отмечено в предыдущем сообщении, иной. У этих животных признаки распределились примерно в равных пропорциях. Первую группу составляют 43 %, вторую — 57 % признаков. Следовательно, у виварных самцов краниометрические параметры подвержены более широкой изменчивости по сравнению с природными особями (табл. 1). В обоих случаях носовой отдел характеризуется относительно высокой вариабельностью.

У самок характер индивидуальной изменчивости отличается от такового самцов. Так, у природных особей 10 параметров из 14 составляют группу малоизменчивых признаков, у виварных — 8 параметров. В первом случае это составляет 71 % от общего количества изученных признаков, во втором — 64 %.

Из изложенного можно заключить, что природные особи M. socialis по избранным нами параметрам черепа отличаются меньшим диапазоном изменчивости, чем виварные, что свидетельствует, на наш взгляд, о более сильном действии стабилизирующего отбора.

Сравнение индивидуальной изменчивости природных самцов и самок иллюстрирует, что самцы характеризуются более стабильными параметрами, чем самки. Эти результаты представляют определенный интерес при сравнении с аналогичными результатами по виварным животным, изложенными в предыдущем сообщении. Расхождение по индивидуальной изменчивости

природных и виварных животных, очевидно, можно объяснять большей уязвимостью самцов по сравнению с самками и, соответственно, большим влиянием на них отбора в естественных условиях.

Половой диморфизм по абсолютным значениям изученных нами признаков в природной популяции общественной полевки выражен довольно слабо. Самки уступают практически по всем параметрам тела, лишь только по массе животные обоего пола имеют равные средние значения. Однако различия по другим размерам не существенны (табл. 2). По краниометрическим признакам самцы также несколько крупнее, за исключением трех параметров (ширина черепа, межглазничная ширина, длина нижнего ряда зубов), по которым они достоверно превышают самок.

Как видно из табл. 2, половой диморфизм у виварных животных выражен также не столь ярко, хотя по размерам тела, и в частности, по массе и длине тела, самцы достоверно крупнее самок. Как и в случае с природной выборкой, самцы по большей части признаков не существенно превышают по размерам черепа самок, однако различие у этих животных выражены несколько ярче. Достоверное отличие самцов от самок выявлено по скуловой ширине, ширине между верхними коренными и высоте в области bullae osseae.

Интерес представляют, на наш взгляд, результаты сравнения природных и виварных животных по массе тела и черепа. Так, виварные самцы заметно крупнее по отдельным параметрам тела и черепа (табл. 2). Это различие четко выражено по массе и длине тела, а также по длине хвоста, причем по первым двум признакам различие существенно. Полученные результаты объяснимы прежде всего различием условий жизни, особенно кормового ресурса.

По большей части изученных краниометрических признаков виварные самцы также крупнее природных, различие достоверно по 5 признакам. Это те параметры, которые определяют увеличение площади прикрепления жевательной и затылочной мускулатуры.

Межглазничная ширина, ширина между верхними коренными зубами и длина верхнего ряда зубов особей обеих выборок не отличаются друг от друга (табл. 2), что свидетельствует, видимо, о высокой степени генетической закрепленности и малой вариабельности этих параметров, меньше зависимых от кормовой базы.

Как видно, наши данные по изменчивости краниометрических характеристик самцов в большей степени согласуются с литературными сведениями по мышевидным грызунам (Башенина,

Таблица 1

Коэффициент вариации взрослых особей M. socialis

Природные				Виварные			
Самцы		Самки		Самцы		Самки	
Признак	*Cv*	Признак	*Cv*	Признак	*Cv*	Признак	*Cv*
1. Высота нижней челюсти	1,6	1. Ширина между верхними коренными	2,2	1. Кондилобазальная длина	3,1	1. Кондилобазальная длина	2,9
2. Общая длина	2,2	2. Высота в области bullae osseae	2,9	2. Общая длина	3,3	2. Ширина между верхними коренными	2,9
3. Кондилобазальная длина	2,4	3. Длина нижнего ряда зубов	2,9	3. Длина мозговой капсулы	4,1	3. Общая длина	3,0
4. Ширина между верхними коренными	2,5	4. Ширина черепа	3,2	4. Длина bullae osseae	4,7	4. Длина мозговой капсулы	3,2
5. Высота в области bullae osseae	2,8	5. Длина верхнего ряда зубов	3,3	5. Ширина черепа	4,7	5. Длина bullae osseae	3,4
6. Скуловая ширина	3,0	6. Длина мозговой капсулы	3,7	6. Высота нижней челюсти	4,8	6. Ширина черепа	3,9
7. Межглазничная ширина	3,0	7. Высота нижней челюсти	3,8	7. Скуловая ширина	5,2	7. Скуловая ширина	4,2
8. Длина bullae osseae	3,5	8. Общая длина	3,8	8. Ширина мозговой капсулы	5,4	8. Межглазничная ширина	4,3
9. Ширина черепа	3,6	9. Кондилобазальная длина	4,0	9. Межглазничная ширина	5,6	9. Длина верхнего ряда зубов	4,5
10. Ширина мозговой капсулы	3,7	10. Межглазничная ширина	4,9	10. Ширина между верхними коренными	6,2	10. Длина нижнего ряда зубов	5,1
11. Длина нижнего ряда зубов	3,7	11. Скуловая ширина	5,3	11. Длина верхнего ряда зубов	6,3	11. Ширина мозговой капсулы	5,2
12. Длина верхнего ряда зубов	4,4	12. Длина bullae osseae	5,8	12. Длина нижнего ряда зубов	7,6	12. Высота в области bullae osseae	5,4

Окончание табл. № 1

Природные				Виварные			
Самцы		Самки		Самцы		Самки	
Признак	*Cv*	Признак	*Cv*	Признак	*Cv*	Признак	*Cv*
13. Длина мозговой капсулы	5,4	13. Ширина мозговой капсулы	7,6	13. Высота в области bullae osseae	7,8	13. Высота нижней челюсти	5,6
14. Ширина носового отдела	7,3	14. Ширина носового отдела	9,0	14. Ширина носового отдела	9,3	14. Ширина носового отдела	8,5

Таблица 2

Абсолютные показатели параметров тела и черепа M. socialis

Признак	Природные животные				Виварные животные			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit	n	X±m / limit
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Вес тела	6	23,5±1,49 / 20,0–28,0	5	23,6±3,79 / 18,0–36,2	17	37,4±2,41 / 19,1–53,0	10	29,2±2,15 / 23,3–43,4
2. Длина тела	6	95,7±2,35 / 89,0–100,0	5	90,6±3,43 / 83,0–99,0	17	111,1±2,06 / 94,3–119,8	10	103,2±1,73 / 94,8–113,0
3. Длина хвоста	6	25,5±2,26 / 16,0–30,0	5	22,8±2,04 / 16,0–27,0	17	27,9±0,81 / 18,5–31,4	10	27,6±0,46 / 25,4–30,5
4. Длина ступни	6	18,0±1,11 / 17,0–23,0	5	17,8±1,29 / 15,0–21,0	17	17,1±0,16 / 15,6–18,0	10	16,9±0,24 / 15,7–18,2
5. Высота уха	6	9,8±0,53 / 8,0–11,0	5	8,9±9,5 / 8,0–9,5	17	9,8±0,18 / 8,5–11,0	10	9,4±0,25 / 7,7–10,2
6. Кондилобазальная длина	6	24,7±0,27 / 23,9–25,5	6	24,7±0,27 / 23,9–25,5	17	25,0±0,19 / 23,8–26,7	10	24,7±0,24 / 23,7–26,3
7. Общая длина	6	25,4±0,25 / 24,5–26,2	6	25,4±0,25 / 24,5–26,2	17	25,8±0,21 / 24,5–27,5	10	25,3±0,25 / 24,3–26,9
8. Скуловая ширина	6	14,5±0,20 / 14,0–15,0	6	14,5±0,20 / 14,0–15,0	16	15,3±0,20 / 14,1–16,4	10	14,5±0,20 / 13,7–15,5
9. Ширина черепа	6	13,3±0,22 / 12,7–14,0	6	13,3±0,22 / 12,7–14,0	17	13,8±0,16 / 13,1–15,2	10	13,4±0,18 / 12,8–14,3

10. Ширина мозговой капсулы	6	12,6±0,23 / 12,1–13,3	6	12,6±0,23 / 12,1–13,3	17	12,2±0,16 / 11,2–13,4	10	12,0±0,21 / 11,2–12,8
11. Межглазничная ширина	6	4,0±0,06 / 3,8–4,1	6	4,0±0,06 / 3,8–4,1	17	4,0±0,06 / 3,7–4,3	10	3,9±0,06 / 3,6–4,0
12. Ширина носового отдела	6	3,0±0,10 / 2,7–3,3	6	3,0±0,10 / 2,7–3,3	17	3,5±0,08 / 3,0–4,2	10	3,4±0,10 / 3,0–3,8
13. Ширина между верхними коренными	6	5,0±0,06 / 5,0–5,3	6	5,0±0,06 / 5,0–5,3	17	5,3±0,07 / 4,8–5,8	10	5,1±0,05 / 4,9–5,4
14. Длина верхнего ряда зубов	6	5,9±0,12 / 5,5–6,1	6	5,9±0,12 / 5,5–6,1	17	5,9±0,09 / 5,3–6,8	10	5,7±0,09 / 5,3–6,0
15. Высота нижней челюсти	6	8,0±0,07 / 7,8–8,1	6	8,0±0,07 / 7,8–8,1	17	8,7±0,10 / 8,1–9,5	10	8,4±0,16 / 7,5–9,1
16. Длина мозговой капсулы	6	12,6±0,31 / 11,9–13,7	6	12,6±0,31 / 11,9–13,7	17	12,4±0,13 / 12,0–13,4	10	12,3±0,13 / 11,7–12,9
17. Высота в области bullae osseae	6	9,8±0,13 / 9,4–10,0	6	9,8±0,13 / 9,4–10,0	17	10,6±0,21 / 9,6–12,2	10	9,9±0,18 / 9,4–11,3
18. Длина bullae osseae	6	8,9±0,14 / 8,4–9,2	6	8,9±0,14 / 8,4–9,2	17	8,9±0,11 / 8,2–9,9	10	8,9±0,10 / 8,6–9,5
19. Длина нижнего ряда зубов	6	6,2±0,10 / 6,0–6,6	6	6,2±0,10 / 6,0–6,6	17	6,0±0,11 / 5,4–7,3	10	5,8±0,10 / 5,3–6,2

1977). Исключение составляет скуловая ширина общественной полевки, которая обладает высокой вариабельностью.

При сравнении размеров тела природных и виварных самок нами получены аналогичные результаты, виварные животные оказались крупнее, чем природные, причем по длине тела и хвоста различия существенны.

По краниометрическим показателям виварные самки также крупнее. Различия достоверны по ширине черепа и носового отдела, высоте нижней челюсти. Интересно отметить, что у самок межглазничная и скуловая ширина, хотя и не достоверно, но увеличивается в условиях вивария.

Анализ полученного материала позволил прийти к следующему заключению.

Особи обоего пола общественной полевки в условиях предгорных степей центрально-малокавказского варианта подвержены сильному стабилизирующему отбору, и как следствие, отличаются суженным диапазоном изменчивости параметров тела и черепа. В условиях вивария сила стабилизирующего отбора естественно снижается, что способствует появлению особей с большим разбросом предельных значений значительной части характеристик тела и черепа.

Половой диморфизм общественной полевки выражен в целом слабо. Это относится к размерам тела и черепа. В естественных условиях эти различия более сглажены по сравнению с виварными. Причем меняются и параметры, по которым самцы достоверно крупнее самок.

В условиях вивария условия содержания благоприятствуют увеличению размеров тела и черепа животных. При этом увеличиваются в основном те признаки, которые определяют увеличение поверхности прикрепления мышечной массы.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977.— 355 с.

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

УПРАВЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТЬЮ КОПЫТНЫХ В ОХОТНИЧЬИХ ХОЗЯЙСТВАХ РЕСПУБЛИКИ АДЫГЕЯ [1]

А. В. Лузин

Управление охотничьего хозяйства Республики Адыгея
352700, Майкоп, ул. Гагарина, 52

Управление численностью промысловых животных — необходимое условие в деятельности охотничьих хозяйств. Такое управление должно быть направлено на поддержание оптимальной численности, создание и сохранение оптимальной возрастной и половой структуры, т. е. на обеспечение условий стабильного получения возможно большего количества биологической продукции при эксплуатации популяций.

На практике регуляция численности осуществляется за счет проведения комплекса биотехнических и воспроизводственных мероприятий, направленных на достижение оптимальной численности и за счет строго регулируемого промысла, направленного на поддержание оптимальной половозрастной структуры.

При анализе механизмов динамики численности важно учитывать роль антропогенных факторов. Так, для многих интенсивно эксплуатируемых копытных процесс промыслового изъятия стал обычным атрибутом биологического цикла, не менее существенным для популяционной динамики, чем процессы естественной смертности или размножения. Вместе с тем промысловое изъятие осуществляется по другим закономерностям, нежели естественное снижение численности.

А. Н. Формозов (1935), Я. С. Русанов (1973) и многие другие исследователи отмечали, что большинство существующих способов охоты обеспечивает определенную избирательность добычи: взрослые или молодые особи, самцы или самки, здоровые или биологически неполноценные животные добываются в разных соотношениях. Эта избирательность вносит в состав популяции изменения, влияющие на естественный ход размножения и воспроизводство численности животных.

Кроме того, интенсивность охоты зависит от плотности популяций добываемых животных. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности зверей и практически отказываются от промысла в период депрессии численности. Таким обра-

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ»).

зом, при изучении механизмов управления численностью промысловых животных необходимо разработать целенаправленную стратегию охоты, направленную на поддержание популяции на уровне, обеспечивающем максимально возможный устойчивый «урожай», т. е. объем продукции, получаемый при изъятии особей (Уатт, 1971).

Задача оптимального управления численностью может решаться путем установления определенной нормы изъятия, регулированием сроков, разрешением или запрещением отдельных способов охоты и, главное, дифференцировкой характера промысла для различных половых и возрастных групп животных (Русанов, 1973).

Основная цель управления заключается в том, чтобы довести численность популяции до оптимального уровня, определяемого естественной емкостью угодий (запасами корма, ареалом, наличием мест для размножения и воспроизводства потомства и т. д.), из года в год сохранять поголовье на этом уровне и осуществлять рациональное использование за счет прироста численности.

Охотничьи угодья в Республике Адыгея составляют 680 тыс. га, из них 46,5 тыс. га отведены под государственные заказники. Руководство всей охотхозяйственной деятельностью осуществляет Управление охотничьего хозяйства, имеющее долгосрочные генеральные договоры с охотпользователями. Ведение охотничьего хозяйства, основанное на рациональном использовании охотничьих ресурсов, невозможно без учета численности.

С 1995 г. во всех охотничьих хозяйствах республики проводится зимний маршрутный учет (ЗМУ) по единой методике Государственной службы учета охотничьих ресурсов России. Дополнительно в обеспеченных районах проводится учет охотничьих животных методом прогона, а также учеты копытных на «реву» и авиаучеты.

Наиболее продуктивным является зимний маршрутный учет. В охотничьих хозяйствах разработаны 60 постоянных 10-километровых маршрутов. Дополнительно проводится более 40 троплений суточного хода копытных и закладываются пробные площадки. Проведение всего комплекса учетных работ дает реальную картину численности промысловых животных (табл. 1).

Данные табл. 1 наглядно показывают, что численность промысловых копытных в охотничьих хозяйствах стабильна и имеет незначительные колебания.

Материалы охотустройства, оптимальная емкость с учетом видов-конкурентов для копытных в охотничьих хозяйствах республики отражены в табл. 2.

Таблица 1

Численность промысловых копытных в охотугодьях Республики Адыгея

Вид	1993	1994	1995	ЗМУ 1995	1996	ЗМУ 1996	1997
Олень кавказский	161	139	272	200	222	200	215
Косуля	996	908	810	1300	1394	1160	1390
Кабан	532	440	490	400	880	1020	1208

Таблица 2

Оптимальная численность и плотность промысловых копытных в охотугодьях Республики Адыгея

Вид	Площадь, пригодная для обит., тыс. га	Оптимальная емкость	Оптимальная плотность на 1000 га
Олень кавказский	326,5	328	1
Косуля	326,5	1959	6
Кабан	346,0	2219	6,4

Следовательно, численность копытных в охотничьих угодьях еще далека от оптимальной: процент заполнения пригодной для обитания площади составляет по оленям 65,5, по косуле — 71,1, по кабану — 54,4.

Численность копытных во многом зависит от климатических условий и антропогенных факторов. Так, в связи с многоснежными зимами (1992/93 г. и 1993/94 г.) численность заметно снизилась из-за того, что животные оказались в снежном плену в горах Майкопского района.

Наблюдалось истощение и гибель животных и полное отсутствие приплода. Именно это послужило причиной того, что в сезоне 1994/95 г. была закрыта охота на диких копытных. Зима 1994/95 г. оказалась чрезвычайно мягкой, была прекрасная кормовая база, животные хорошо перезимовали, и в 1995 г. наблюдался значительный приплод зверя, что позволило снова открыть охоту на копытных в Майкопском районе.

Основным условием генерального договора с охотпользователями является выполнение комплекса биотехнических и воспроизводственных мероприятий. Во всех охотхозяйствах созданы воспроизводственные участки из расчета 10—15 % от общей

площади охотничьих угодий. В 1996 г. в охотугодья было зааправлено 347 солонцов, заготовлено и выложено более 100 т сена, 40 т овса, посеяно 16 т топинамбура и люцерны, построены 92 подкормочные площадки — все это создает благоприятные условия для воспроизводства копытных. Существует множество факторов, способствующих сокращению численности копытных. Рассмотрим один из них.

Несмотря на то, что в охотничьих хозяйствах ведется постоянная работа по уничтожению волков, численность этого хищника в течение нескольких лет увеличивается (табл. 3), что, безусловно, отрицательно сказывается на приросте промысловых копытных. Молодняк косули, оленя, кабана становится постоянным объектом нападения со стороны как отдельных волков, так и целых волчьих стай. В связи с тем, что в настоящее время запрещены капканы и яды, борьба с волками в охотничьих хозяйствах стала неэффективной.

Таблица 3

Динамика численности волка в охотугодьях Республики Адыгея

	1992 г.	1993 г.	1994 г.	1995 г.	1996 г.
Численность волка в охотхозяйствах	93	118	125	166	191
Количество уничтоженных волков	5	8	6	22	61

Огромное влияние на сохранение численности копытных оказывают антропогенные факторы. Это и массовые лесоразработки, приводящие к катастрофическому сокращению кормовой базы, и бесконтрольное использование ядохимикатов удобрений. Одним из факторов, отрицательно влияющих на условия обитания диких копытных, стал массовый наплыв туристов.

Нельзя не принимать во внимание и периодически повторяющиеся в горах сильные снегопады, в результате чего из-за бескормицы наблюдается массовая гибель животных, а также резко сокращается приплод.

Одной из причин прессинга, который испытывает на себе охотничья фауна, является безудержный рост охотников. Наши районные общества, а теперь и другие охотпользователи в погоне за членскими взносами практически не ограничивают рост числа охотников, а это увеличивает нагрузку на единицу охотни-

чьих угодий. Для сравнения: на один квадратный километр охотничьих угодий приходится охотников в Польше 0,21, Румынии — 0,21, Венгрии — 0,28, Швейцарии — 0,5, Финляндии — 0,67, Болгарии — 0,74. В Адыгее этот показатель равен единице.

В подавляющем большинстве стран рост числа охотников контролируется, и там стать охотником далеко не просто. Кандидаты в охотники годами дожидаются возможности стать полноправными членами охотничьих обществ. Видимо, и у нас надо регулировать численность охотников.

Это тем более актуально, что количество лиц, вооруженных самым современным стрелковым оружием, исчисляется тысячами. Охрана охотничьих угодий еще далека от идеала, браконьерство существует, и с этим нельзя мириться. Нынешний браконьер имеет возможность проникать в самые отдаленные уголки охотугодий.

Для успешной борьбы с браконьерством важнейшее значение имеют законы, предусматривающие ответственность за нарушение правил охоты. К сожалению, современные законы не обеспечивают скорого и неотвратимого наказания браконьеров в судебном, административном и дисциплинарном порядке.

Конечно, борьба с браконьерством ведется (результаты отражены в табл. 4), однако чтобы решить эту проблему, необходимо объединить усилия охотнадзора, работников лесной охраны, органов МВД, прокуратуры, юстиции. Важнейшая роль принадлежит общественности. Еще недостаточно находят свое отражение в средствах массовой информации вопросы охраны животного мира.

Таблица 4

Количество вскрытых нарушений правил охоты в охотничьих хозяйствах Республики Адыгея

Наименование организаций, осуществляющих охрану охотничьих угодий	Количество вскрытых нарушений				
	1992 г.	1993 г.	1994 г.	1995 г.	1996 г.
Госохотинспекция Управления охотничьего хозяйства	31	68	70	85	125
Служба охраны охотничьих хозяйств	5	15	18	18	21
Служба органов МВД	—	3	1	10	14
Инспекция Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов	—	—	—	—	—

Управление численностью промысловых копытных осуществляется за счет ограничений при проведении спортивных охот. Так как численность копытных ниже оптимального уровня, промысловых охот в республике не проводят, лицензированная спортивная охота планируется после определения численности животных. Изъятию подлежат 10 % от общей численности оленей кавказских и косуль и до 25 % кабанов. Результаты добычи промысловых копытных представлены в табл. 5.

С помощью регулирования изъятия, сроков охоты и определения процента изъятия по возрастным группам удается поддерживать численность промысловых копытных на стабильном уровне.

Однако сегодня перед охотпользователями стоит задача довести численность промысловых копытных до оптимального уровня. Пути ее реализации лежат через развитие экономической базы охотпользователей, увеличение вкладываемых средств в проведение комплексно-биотехнических и воспроизводственных мероприятий, направленных на увеличение площади кормовых полей и объема заготовляемых кормов для диких копытных, усиление охраны охотничьих угодий и борьбу с хищниками.

Таблица 5

Динамика промысла копытных в охотугодьях Республики Адыгея

Вид животного	Сезон охоты, гг.	Пред.-пром. численность	План добычи	% от численности	Добыто голов	% от плана добычи	% от численности
Кабан	1992—1993	1166	153	13,1	72	47,0	6,2
	1993—1994	532	106	19,9	44	41,5	8,3
	1994—1995	440	10	2,3	8	80,	2,2
	1995—1996	490	124	25	65	52,4	13,3
	1996—1997	880	110	12,5	67	60,9	7,6
Косуля	1992—1993	1383	80	5,8	18	22,5	1,3
	1993—1994	996	105	10,5	36	34,3	3,6
	1994—1995	908	—	—	—	—	—
	1995—1996	810	77	9,5	60	78	7,4
	1996—1997	1394	69	4,9	46	66,7	3,3
Олень	1992—1993	248	10	4,0	1	10	0,4
	1993—1994	161	9	5,6	7	78	4,3
	1994—1995	139	—	—	—	—	—
	1995—1996	272	5	1,8	1	20	0,4
	1996—1997	222	8	3,6	1	12,5	0,5

Управление численностью промысловых животных должно стать необходимым и обязательным условием в деятельности охотничьих хозяйств.

ЛИТЕРАТУРА

Русанов Я. С. Охота и охрана фауны. Влияние охоты на структуру популяции охотничьих угодий. М.: Лесн. пром-сть, 1973.— 144 с.

Формозов А. Н. Колебание численности промысловых животных. М.; Л.: Изд-во КОИЗ, 1935.— 102 с.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. М.: Мир, 1971.— 463 с.

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА И ВЫСОТНО-ПОЯСНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЭЛЬБРУССКОГО ВАРИАНТА ПОЯСНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

А. А. Темботов

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

В сообщении изложены общегеографические, региональные и локальные факторы, определяющие глубокую специфику биоты северного макросклона Центрального Кавказа в пределах эльбрусского варианта поясности. Эта территория, известная как район Пятигорье — Эльбрус, простирается на северо-запад до Ставропольской возвышенности и Тебердино-Даутского водораздела, а на юго-восток до левого берега р. Баксан включительно.

Из морфоструктурных и климатических особенностей обратим внимание на те, которые, на наш взгляд, представляют особый биогеографический и экологический интерес:

Передовые хребты сглаженные, платообразные с пологими северо-восточными склонами, переходящими постепенно в равнину Среднего Предкавказья. Юго-западные склоны крутые, куэстообразные;

Главный и Боковой хребты с высочайшей горой Европы — Эльбрус сохраняют в эльбрусском варианте все черты высокогорья;

Терский и Сунженский хребты Восточного Предкавказья не переходят на левый берег р. Малка и, соответственно, не играют

той климатообразующей роли, свойственной терскому варианту поясности;

в окрестностях г. Пятигорск на степной равнине Среднего Предкавказья кучно расположены до 18 островных гор типа лакколитов, высотой до 1400 м н. у. м. (г. Бештау);

территория варианта находится в умеренно континентальном климатическом поясе; орографические особенности усиливают влияние сухих ветров с Восточного Прикаспия на горные экосистемы; интенсивнее, чем где-либо на Северном Кавказе, происходит скат холодных воздушных масс с высокогорья до равнин Предкавказья. Одновременно сказывается снижение влияния морских переносов с Атлантики и Средиземно-Черноморского бассейна в связи с высокогорьем Центрального Кавказа и Ставропольской равнины.

Совокупное действие различных географических и местных факторов обусловливает в эльбрусском варианте более сухой и континентальный климат, чем в соседнем терском варианте, уже не говоря о кубанском варианте.

Для иллюстрации сдвигов в жизнедеятельности растений и животных, обусловленных местным климатом, достаточно сказать, что фенология живой природы эльбрусского варианта запаздывает примерно на две недели по сравнению с терским вариантом и на три по сравнению с кубанским. Это различие особенно наглядно при сравнении сроков созревания и уборки одних и тех же культур в трех вышеназванных вариантах поясности.

Поясной спектр эльбрусского варианта весьма своеобразный, имеет черты сухого, континентального подтипа полупустынного типа поясности в отличие от окраинно-материкового, приморского подтипа степного типа Западного Кавказа.

Экосистемы всех высотных поясов эльбрусского варианта характеризуются ксерофитизацией. Здесь представители сухих степей и полупустынь Предкавказья проникают в горы вплоть до альпийского пояса, нередко они становятся фоновыми видами. Среди млекопитающих аналогичное распространение имеют многие виды. Так, обыкновенный слепыш проникает до 2000 м н. у. м., на Джинальском и Скалистом хребтах он составляет группу обычных видов. Так же велики высотные пределы распространения перевязки, малой белозубки, серого хомячка, обыкновенной полевки. До высоты 1000—1500 м прослежены обыкновенный и предкавказский хомяки, большой тушканчик, малый суслик (Citellus pygmaeus Pall.). Самым распространенным и многочисленным видом высокогорья Центрального Кавказа является горный суслик (Citellus musicus Men.).

Весьма характерно, что в эльбрусском варианте бок о бок с ксерофилами нами зарегистрированы типично кавказские мезо-

фильные виды, как кустарниковые полевки, мышовки, бурозубки и др. В силу ксерофитизации горных экосистем они размещены фрагментарно, ареал приобретает дизъюнктивный характер. Наличие возвышенности и лакколитов среди степей Среднего Предкавказья позволило горным видам проникнуть на равнину и заселить лесистые и луговые экосистемы Бештау, Ставропольской возвышенности и др. Такое островное распространение в предгорно-равнинной степи имеют кавказский крот, все три вида бурозубок, гудаурская и кустарниковая полевки и др.

Анализ данных прошлого и текущего столетий по динамике климата и соотношения в терионаселении различных фаунистических комплексов позволил выявить закономерные изменения состава и структуры горных экосистем. Наиболее полные многолетние данные получены по C. pygmaeus, типично полупустынному виду Предкавказья. Они иллюстрируют цикличность динамики пространственной организации видового населения в определенной зависимости от активности Солнца. По данным К. Н. Россикова (1887), К. А. Сатунина (1899), малый суслик обитал не только в Восточном Предкавказье, но и в предгорьях и на Джинале, причем он был обычным видом в окрестностях г. Прохладный. В начале текущего столетия на равнине, предгорьях и низкогорьях эльбрусского варианта малый суслик не регистрировался. Лишь в 50-х годах появились сведения А. К. Темботова (1960) о встрече и добыче этого грызуна вблизи ст-цы Приближной (1956), г. Прохладный, сел Малка и Псынадаха (1957), ст-цы Пролетарская (1958). В 60—70-х годах продолжалось расширение ареала и увеличение численности зверька, его обнаружили на Джинальском хребте до самого гребня (Темботов, 1970), там была добыта и изучена целая серия животных (Темботов и др., 1969; Жемухова, Темботов, 1973; Темботова, 1975; Барбашова и др., 1976). В последние десятилетия резко сократились распространение и численность малого суслика КБР, но, видимо, он не исчез полностью с этой территории. Нам удалось обнаружить различные следы жизнедеятельности (норы, помет и др.) в 1995—1997 гг. в окрестностях сел. Псынадаха, Зольского и Залукодес. Эти населенные пункты находятся у подножия Джинальского хребта, но на самом хребте зверьки нами не найдены.

Суммируя вышеизложенные наблюдения, считаем, что за последние сто лет дважды имела место пульсация ареала равнинного суслика (C. pygmaeus) в пределах эльбрусского варианта поясности. Ее пики приходились на конец XIX в. и середину XX в.

Наши полевые наблюдения по териофауне и терионаселению Центрального Кавказа согласуются с мнением В. Е. Соколова и

А. К. Темботова (1989), А. К. Темботова и Ф. А. Темботовой (1995, 1996) о том, что эльбрусский вариант формируется под влиянием аридных зон Среднего и Восточного Предкавказья и, соответственно, относится к полупустынному типу и континентальному подтипу поясности. Обладает глубоко региональным поясным спектром, рангом варианта поясности, включающим следующие пояса: 1) нивальный, 2) субнивальный, 3) альпийский, 4) субальпийский, 5) остепненных лугов, 6) луговых степей, 7) полынно-злаковых степей, 8) полупустынь Предкавказья. Как видно, отсутствует пояс темнохвойных лесов, что характерно для степного (западно-северокавказского) типа. Эта отрицательная черта сближает его с другими вариантами полупустынного типа. Характерно также выпадение пояса широколиственных лесов, широко распространенного как в терском, так и дагестанском вариантах поясности. За небольшим исключением, нет лесов на водоразделах предгорья, соответственно представлен пояс луговых степей. Лесостепье северного типа имеется лишь на склонах Минераловодских лакколитов и Ставропольской возвышенности.

В заключение отметим, что отсутствие лесных поясов в эльбрусском варианте и замена их горными лугами различной степени ксерофитизации — явление первичное, не связано с деятельностью человека. Эта особенность северного макросклона Центрального Кавказа привлекательна в различных аспектах полевых экологических исследований в эльбрусском варианте, особенно в области мониторинга климата и среды жизни человека, ибо реакция биологических объектов наиболее четко и адекватно проявляется в этом секторальном отрезке горных хребтов Кавказа. Она обеспечивается благодаря отсутствию барьеров в виде лесных поясов как для представителей равнинных аридных экосистем, так и горных лугов. Трудно назвать другой вариант поясности, который имел бы лучшее сочетание общегеографических и региональных факторов для названных целей.

Думается, важно также учитывать, что район Пятигорье — Эльбрус входит в рекреационную зону всероссийского и международного уровня и соответственно многолетнее слежение за динамикой биоты этого района имеет важный практический интерес.

ЛИТЕРАТУРА

Барбашова З. И., Тавровская Т. В., Тараканова О. И., Жемухова Э. Ж., Темботов А. К., Белошицкий П. В., Богослова Г. Ф., Прохазка И. Сравнительная оценка механизмов адаптации к гипоксии у горных и равнинных сусликов Северного Кавказа. 1. Состояние эритрона // Экология. 1976. № 2. С. 63—70.

Жемухова Э. Ж., Темботов А. К. Параметры крови малого суслика из различных популяций Северного Кавказа // Экология. 1973. № 2. С. 81—85.
Россиков К. Н. Обзор млекопитающих долины реки Малка // Зап. акад. наук. Сер. 8. Физ.-мат., СПб., 1887. Т. 54. С. 1—97.
Сатунин К. А. Коллекция Кавказского музея. Тифлис, 1899. Т. 1.— 83 с.
Соколов В. Е., Темботов А. К. Позвоночные Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989.— 548 с.
Темботов А. К. Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР. Нальчик: Эльбрус, 1960.— 195 с.
Темботов А. К. Млекопитающие горной части Северного Кавказа: Экологический анализ географического распространения // Дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1970.— 552 с.
Темботов А. К., Иванов В. Г., Иванов И. В., Темботова Э. Ж. О распространении и географической изменчивости малого суслика Северного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1969. Т. 74. Вып. 5.
Темботов А. К., Темботова Ф. А. Экологические проблемы Кабардино-Балкарии в контексте концепции перехода Российской Федерации на модель устойчивого развития // Государственный доклад о состоянии окружающей среды в КБР в 1994 г. Нальчик, 1995. С. 48—56.
Темботов А К., Темботова Ф. А. Интеграция зональных и поясных факторов в горах Кавказа и ее биологический эффект // Научная мысль Кавказа. Изд-во Северо-Кавказского науч. центр. высш. школ. 1996. № 4. С. 33—40.
Темботова Э. Ж. Экологический анализ системы красной крови малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) в условиях высотной поясности Северного Кавказа // Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975.— 262 с.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА АРЕАЛА ОБЫКНОВЕННОГО ШАКАЛА В УСЛОВИЯХ ВЫСОТНО-ПОЯСНОЙ СТРУКТУРЫ ГОР КАВКАЗА [1]

А. К. Темботов, А. А. Гукетлова, Ю. А. Копылов

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Пространственно-временная организация видового населения обыкновенного шакала (Canis aureus) привлекает внимание многих териологов страны и за рубежом. Среди работ по Кавказу особый интерес представляют публикации Н. Я. Динника (1914), К. А. Сатунина (1915), С. И. Огнева (1931), В. Г. Гептнера и

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97—04—50223 «Таксономическое разнообразие и особенности экологии хищных млекопитающих Кавказа в условиях высотно-поясной структуры горных экосистем», проект № 96—15—97—842 «Поддержка научных школ») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма: «Биологическое разнообразие» (проект № 187 «Охрана горных экосистем Кабардино-Балкарии»).

А. Н. Формозова (1941), В. А. Котова, Л. С. Рябова (1963), Ю. Н. Бакеева (1978), А. Н. Кудаткина (1979) и др.

Интересные данные по Средней Азии и Казахстану содержатся в трудах Р. Реймова, Т. Нуратдинова (1972), Н. Н. Воложенинова (1972), В. И. Тарянникова (1974), Ю. Х. Гидаятова (1978), А. Бекенова, К. С. Мусабекова (1989).

В Европе этот вопрос рассматривали Moehlman (1987), Hoi-Leitner, Kraus (1989), Krystufek, Zvrtkovic (1990).

По другим видам шакала литературных сведений немало, по ряду вопросов биологии они значительно превосходят европейско-азиатские работы. Особенно интересные сведения имеются по Canis lupaster (Ferguson, 1981), Canis mesomelas (Ferguson, Galpin, de Wet, 1988), Canis simensis (Sillero-Zubiri, 1991).

Анализ всего этого материала и данных, полученных нами в течение последних лет, позволяет заполнить одно из «белых пятен» макроэкологии обыкновенного шакала на Кавказе, осветить его видоспецифичность реакции на высотный и высотно-секторальный градиент экологических факторов гор.

В Институте экологии горных территорий КБНЦ РАН и на кафедре общей биологии и гистологии Кабардино-Балкарского госуниверситета накоплен многолетний опыт анализа территориальной организации видового населения в условиях сложной структуры взаимодействия биоты гор и равнин на уровнях варианта, подтипа поясности (работы Темботова А. К. за период с 1966-го по 1996 г.). Разрабатывается более высокий уровень — когорта типов поясности, объединяющая на основе их принадлежности к одному климатическому поясу. На Кавказе различаются две когорты типов поясности: субтропическая, охватывающая типы поясности Закавказья, и континентальная — когорта типов поясности, объединяющая Северный Кавказ (Темботов, Темботова, 1996).

Учет четырехуровневой интеграции высотно-поясной неоднородности горных ландшафтов Кавказа необходим для понимания особенностей видового ареала в трехмерном пространстве гор. Это может быть проиллюстрировано на примере Canis aureus — представителе азиатской териофауны.

Обыкновенный шакал — молодой вселенец фауны Кавказа. Костные останки обнаружены лишь в голоценовых отложениях Закавказья (Верещагин, 1959). Палеозоологические находки этого вида на Северном Кавказе не имеются. Все литературные и архивные данные свидетельствуют о том, что с голоцена высокопластичный хищник стал за это время характерным фоновым видом субтропических экосистем Кура-Араксинской и Рионской низменностей. Типичными местами обитания здесь, как в других районах постоянного существования, стали густые заросли ка-

мыша, ежевики, держи-дерева, леса низменностей и предгорий с колючими кустарниками, лианами и плодоносящими деревьями. В таких экосистемах шакал сохраняется не только в оптимальные годы, но и в критические, в том числе в годы климатических аномалий. Случаи гибели шакала при морозных и снежных зимах известны лишь на отдельных участках, как, например, в Кызыл-Агачском заповеднике Азербайджана (Гидаятов, 1978).

Литературные сведения по территориальному перемещению Canis aureus на Кавказе фрагментарны. По В. Г. Гептнеру и др. (1967), неожиданное появление шакала в новых местах, преодолевшего при этом большие расстояния, обычно совпадает с массовой гибелью копытных от бескормицы. Горизонтальные и высотные перемещения с периодическим появлением в новых районах и последующим уходом — обычное явление на Кавказе. Случаи заходов шакала в горы до субальпийского пояса зарегистрированы в Кабардино-Балкарии, Северной Осетии и Дагестане. Однако, как справедливо отмечают В. Г. Гептнер и др. (1967), для этого вида регулярные сезонные миграции не характерны, они лишь бродят в разных направлениях в поисках подходящих кормовых мест.

Все данные, которыми мы располагаем, свидетельствуют о том, что при стечении благоприятных климатических и иных факторов шакал может расширять свой ареал как за счет проникновения в высотные пояса Закавказья, так и освоения северного макросклона Большого Кавказа и Предкавказья. За последние два столетия наблюдались три периода пространственно-временной динамики ареала шакала.

Первый период, характеризующийся интенсивным расширением области распространения шакала, имел место во второй половине XIX в. Эти животные в то время регистрировались в ряде районов Южной Европы. Так, К. А. Сатунин (1915) отмечал, что по свидетельству Нордмана, этот хищник встречался в низовьях р. Дон, Алфераки — вблизи Таганрога, крымских старожилов — в Крыму. По мнению другого известного териолога С. И. Огнева (1931), в отдельные годы шакал мог проникать далеко на север, хотя скептически относился к сообщению в «Оренбургских ведомостях» за 1868 г. о добыче этого зверя на Оренбургском уезде. Сведениями о распространении шакала на Северном Кавказе того времени мы не располагаем.

На рубеже XIX и XX вв. произошло резкое сокращение ареала в Европейской части и на Северном Кавказе, в итоге северная граница значительно сместилась на юг. Знатоки териофауны Кавказа Н. Я. Динник и К. А. Сатунин приводят сравни-

тельно полную характеристику ареала шакала на Кавказе того времени (Динник, 1914; Сатунин, 1915).

На Северном Кавказе, по Н. Я. Диннику, шакал встречался по Каспийскому побережью Дагестана до низовья р. Терек. По долине этой реки он был встречен до станиц Новогладковской и Шелкозаводской, но выше, очевидно, не поднимался. Во время поездки в 1899 г. на Северный Кавказ К. А. Сатунин шакала не встречал выше станицы Шелкозаводской, и местные жители на его расспросы отвечали отрицательно. Оба названных автора указывали, что этого хищника вовсе не было в то время в Грозненском, Владикавказском и Нальчикском округах и Пятигорском отделе (Сатунин, 1915). На Западном Кавказе, в том числе в горах Кубанской области, по Н. Я. Диннику (1914), «шакалы попадаются так редко, что, например, около Псебая, за все время существования Кубанской Великокняжеской охоты, их было добыто только две шкуры. <...> Около Екатеринодара, Темрюка и в низовьях Кубани шакалы не водятся теперь и не водились прежде, но изредка попадаются около Неберджаевской и Крымской станиц» (Динник, 1914. С. 436). Этот автор, живший в г. Ставрополе, не встречал шакала в окрестностях города.

Как видно, на рубеже XIX и XX вв. вид обитал по берегам Каспийского и Черного морей, но не заходил далеко вглубь, в горы. Н. Я. Динник, иллюстрируя этот факт, писал: «...около станции Каякент на берегу Каспийского моря, как уже было замечено, их очень много, но около Дешлагара, расположенного на высоте 1970 м над уровнем моря и верстах в 20 по прямой линии от моря, они попадаются уже редко. Воя их около Дешлагара я даже никогда не слышал. Около Утемиша и Ахалджикента, на одной почти высоте с Дешлагаром, они также редки. Но особенно часто попадаются шакалы в лесу Кази-камыш, отстоящем от берега моря всего лишь верст на 15 и расположенном на высоте, меньшей на полутора тысячи футов. По Военно-Грузинской дороге они попадаются выше: живут около Мцхета, Цилкан, но около Душета их уже почти нет и совершенно нет ни в Ананауре, ни в Пасанаури. По шоссе, идущему от Майкопа к Туапсе, они не поднимаются даже до высоты 1000 м над уровнем моря. Так, их нет вовсе около Елисоветпольского поселка и у подножия горы Индын, расположенных приблизительно на этой высоте» (Динник, 1914. С. 436—437).

К. А. Сатуниным (1915) по р. Аракс шакал прослежен до с. Мигры, отмечено при этом его отсутствие как на всей Эриванской равнине, так и у подножия г. Арарат в урочище Аралых.

И в Восточном Закавказье, как и в Западном, область распространения шакала ограничивают горы. По словам Г. И. Рад-

де (1899), «шакалы никогда не поднимаются выше 3500, я не встречал их выше 2000» (цит. по: Динник, 1914. С. 437).

Очередное расширение ареала шакала имело место в 20—30-х гг. нашего столетия, когда отдельные звери мигрировали далеко на север. Так, в октябре 1924 г. в степях близ Тамбова появились самец и самка шакала. Данный случай не исключительный, ибо в пушных заготовках по Европейской части России шкуры шакала стали появляться с 30-х гг. К примеру, в 1935 г. на заготбазу Волгограда поступило 32 шкуры шакала, в том же году по одной-две шкуры оказались в заготовках Башкирии, Татарии, Казани, Курска. Десять шкур шакала было добыто в Саратовской области в 1943 г. (Бакеев, 1978).

Аналогичное явление зарегистрировано также на Северном Кавказе — шакал обнаружен во второй половине 1928 г. в Казенном лесу близ Ставрополя (Огнев, 1931). К этому периоду относятся сведения В. Г. Гептнера и А. Н. Формозова (1941) о том, что шакал, будучи обычным хищником приморской низменности Дагестана, иногда забегает в горы высоко. Сведений, касающихся высотных пределов распространения этого хищника в других районах Кавказа в 30—40-х гг., мало. В Западном Закавказье (колхидский и аджарский варианты поясности) шакал, будучи многочисленным от Геленджика до Батуми, выше 400—500 м н. у. м. в горы не поднимался. В Восточном Закавказье, в районе Закаталы, летом, когда хищник питается преимущественно фруктами, особенно плодами мушмулы, проникает в горы до 1000 м н. у. м. В Талыше он идет значительно выше — до верхней границы лесного пояса — до 1700—1800 м н. у. м.

По данным С. К. Даля (1954), шакал в Армении встречается только в тростниках и кустарниках долины р. Аракс, непосредственно по ее берегам и в ее самых ближайших окрестностях в пределах от 545 до 840 м н. у. м. (от Мергинского до Октембрянского районов). По Н. К. Верещагину (1959), на высоких сухих плоскогорьях Ирана, как и в Армении, шакал не живет.

Случаи добычи шакала в наши дни севернее Главного Кавказского хребта регистрировались с 1946 г. Интенсивное расселение происходило перед суровыми зимами 1949/50 г., 1953/54 г., когда зверь заселил в первый раз 11, а во второй — 13 районов Краснодарского края. В 1958 и 1959 гг. он отмечен в окрестностях г. Ейска (Харченко, Миноранский, 1967). В 70-х гг. добыт в Семикаракорском и Каменском районах Ростовской области. Расселение шакала наблюдалось не только в Западном Предкавказье, но и в горах, в частности, он встречен вблизи г. Майкоп, Псебая, Горячего Ключа, Лагонаки и в других населенных пунктах (Котов, Рябов, 1963; Бакеев, 1978; Плотни-

ков, 1987). Сообщение о добыче шакала в Ставропольском крае имеется с 1967 г., а в заготовках шкуры шакала содержатся и в последующие годы. В Тебердинском заповеднике взрослые особи и щенки в 1953 и 1957 гг. обнаружены на горе Пастухова (Резник, Богатырев, 1967). В Каспийском районе Калмыкии шакалы отловлены в 1975 г. На равнине Кабардино-Балкарии шакал широко расселился в 1968—1969 гг. и 1971—1972 гг., а в последующие годы он проник в горы, освоив пояс широколиственных лесов. Аналогичное распространение в то время отмечено также в Ингушетии, Чечне и Дагестане, что объясняется более теплым климатом Восточного Кавказа (Темботов, 1982).

В 80-х гг. текущего столетия продвижение обыкновенного шакала на север имело место и в Западной Европе. Так, с 1987-го по 1989 г. в Австрии шакал зарегистрирован несколько раз — имеются трофеи, подтверждающие полевые наблюдения (Hoi-Leitner, Kraus, 1989).

Современную структуру ареала обыкновенного шакала на Кавказе можно охарактеризовать лишь путем сопоставления данных, полученных в последние десятилетия с показателями предыдущих лет, когда отмечались пульсации распространения и численности шакала.

В Восточном Закавказье, судя по данным В. П. Литвинова (1986), шакал остается одним из самых многочисленных среди крупных хищников Кавказа. Достаточно сказать, что на площади 98 тыс. га Кызыл-Агаджского заповедника на зимовках поголовье шакала оценивалось в 200—250 особей.

Данным о высокой плотности шакала в Азербайджане, приведенным выше, соответствуют сведения по территории Западного Закавказья (Курашвили и др., 1981). Согласно им шакал в Грузии встречается почти повсеместно до высоты 1000 м н. у. м.

На Западном Кавказе в районе Лагонакского нагорья, расположенного на высоте 1200—1800 м н. у. м. (верхняя граница широколиственных и темнохвойных лесов), шакал относится к обычным видам (Плотников, 1987).

На Северном Кавказе распространение и численность шакала за последние два десятилетия характеризуются интенсивным ростом, в результате чего хищник освоил не только равнину, но и предгорья и среднегорья. По данным П. И. Алексеева (1967), в Кабардино-Балкарии шакал впервые был зарегистрирован в 1946 г. в районе сел. Каменка (с.-з. г. Нальчик). Он, очевидно, проник туда по р. Терек из Дагестана. К 1993 г. шакал стал наиболее массовым видом из крупных хищников республики с

ареалом от равнин до субальпийского высокогорья. Наш коллекционный материал включает экземпляры из всех районов республики.

В Северной Осетии шакал интенсивно расширяет свое распространение в последние десятилетия. Он появился в предгорьях в 70-х гг., а в 1984—1985 гг. по речным равнинам проник в Северную депрессию и освоил пояс широколиственных лесов Лесистого, Пастбищного и Скалистого хребтов. Через 2—3 года его регистрировали на Боковом хребте. Словом, за два десятилетия, по данным П. И. Вейнберга (1995), шакал увеличил свой ареал, освоив всю территорию от Моздокских степей до субальпийского пояса высокогорья.

В Чечне и Ингушетии шакал в настоящее время встречался повсеместно, где есть лес, заросли кустарников и тростника, о чем свидетельствует рост его добычи от 207 в 1982 г. до 492 зверей в 1986 г. (Т. Ю. Точиев, 1988).

Положение дел в Дагестане нуждается в уточнении. По сведениям Т. Д. Хехневой и Х. М. Рамазанова (1975), ареал шакала охватывает почти весь низменный Дагестан, кроме Терско-Кумской полупустыни, где периодически появляется летом, в предгорьях и среднегорье до 1800 м н. у. м. По мнению названных авторов, 50—70-е гг. характеризуются депрессией численности и распространения шакала, но остается неизвестным, каково состояние шакала в 80—90-е гг.

Как видно из вышеизложенного материала, распространение и численность шакала подвержены большим периодическим колебаниям. В их основе, как отмечено в ряде работ, лежат временные изменения природных, в том числе климатических, факторов. Так, по Ю. Н. Бакееву (1978), на Северном Кавказе увеличение численности и распространения шакала происходило на фоне отчетливой тенденции потепления климата, особенно в зимний период. Этот процесс наиболее ощутимым был в период с 1910-го по 1927 г. и с 1940-го по 1962 г. Показательно, что в период расширения ареала северная его граница чаще совпадала с границами области, где в холодный сезон года среднесуточная температура воздуха не падает обычно ниже −5 °С. Известно, что эта линия проходит с запада на восток от г. Приморско-Ахтарска по границе Калмыкии со Ставропольем, а далее — по руслу р. Кума выходит к Каспийскому морю.

В ряде районов Кавказа благоприятные погодно-климатические изменения сопровождались выгодными для шакала антропогенными трансформациями экосистем. В частности, благодаря строительству оросительных каналов, водохранилищ и развитого орошаемого земледелия в аридных районах Кавказа появились оптимальные места обитания по околоводным биотопам с

бурной гидрофильной растительностью. Она создала не только надежные условия защиты, но и хорошую кормовую базу. Положительно сказалась также лесопосадка в степях и полупустынях Северного Кавказа и Закавказья.

Приведенный выше анализ структуры ареала обыкновенного шакала и ее пространственно-временной динамики интересен, на наш взгляд, тем, что иллюстрирует определенный путь и конкретный этап формирования биоты Кавказа.

Рекреационное освоение значительной территории равнин и гор Кавказа для шакала с его синантропными чертами поведения в целом благоприятно. С учетом перспектив развития региона как международной санаторно-курортной и спортивно-оздоровительной зоны можно прогнозировать увеличение численности и распространения шакала от равнин до высокогорья, особенно при стечении благоприятных погодно-климатических факторов. Это реально, если учесть, что настоящее время отличается от предыдущего более теплым климатом.

ЛИТЕРАТУРА

Баккев Ю. Н. Изменение ареала и численность шакала на Северном Кавказе. Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 83 (2). 1978. С. 45—57.

Бекенов А., Мусабеков К. С. Численность и плотность населения шакала в Южном Казахстане // Тез. докл. Всес. совещ. по пробл. кадастра и учета животного мира. Уфа, 1989. Ч. 2. С. 138—140.

Вейнберг П. И. Проникновение в горы некоторых млекопитающих Северной Осетин // Тез. докл. уч. 11-й Межд. конф. «Безопасность и экологии горных территорий». Владикавказ, 1995. С. 149.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа: История формирования фауны. М.; Л.: Изд-во акад. кн., 1959. С. 255—256.

Воложенинов Н. Н. Питание шакала (Canis aureus aureus), лисицы (Vulpes vulpes, Flavescens) и камышового кота (Felis chaus oxianus) на юге Узбекистана // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 7.

Гидаятов Ю. Х. Шакал в Кызыл-Агаджском заповеднике // Тез. докл. II съезда ВТО. М., 1978. С. 121.

Гептнер В. Г., Формозов А. Н. Млекопитающие Дагестана // Сб. тр. зоол. музея МГУ. М.: Изд во МГУ, 1941. Т. 6.— 74 с.

Гептнер В. Г., Наумов Н. П. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: ВШ, 1967.—1004 с.

Даль С. К. Животный мир Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрССР, 1954. Т. 1.— 15 с.

Динник Н. Я. Звери Кавказа. Ч. 2. Хищные. Тифлис: Типография К. П. Козловского, 1914.— 443 с.

Котов В. А., Рябов Л. С. Промысловые и ценные млекопитающие предгорных и горных районов Краснодарского края // Тр. Кавк. гос. заповедн. Вып. 7. Майкоп, 1963. С. 33—34.

Кудактин А. Н. Шакал на Северном Кавказе // Экол. осн. охр. и рац. использ. хищн. млекоп.: Материалы Всесоюзного совещания. М., 1979. С. 147—149.

Курашвили Б. Е., Кохия С. С., Арабули А. Б. и др. Млекопитающие животные Грузии: Атлас. Тбилиси: Мецниереба, 1981.

Литвинов В. П. Трофические связи и роль хищных млекопитающих на пушных зимовках в Восточном Закавказье // Тез. докл. III съезда ВТО. М., 1986. С. 16—18.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.; Л.: Главнаука, 1931. Т. 2.— 776 с.

Плотников Г. К. Фауна наземных позвоночных Лагонакского нагорья // Тез. докл. научн.-практ. конф. «Проблемы Лагонакского нагорья». Краснодар, 1987. С. 83—88.

Резник П. А., Богатырев А. Д. Материалы к изучению фауны позвоночных животных долины Архыза // Тр. Теберд. гос. заповедника. Вып. 7. М., 1967. С. 143—157.

Реймов Р., Нуратдинов Т. Биолого-морфологическая характеристика шакала (Canis A. aureus L., 1758) и камышового кота (хаус) (Felis (Chaus) Chaus C., 1776) в низовьях Амударьи // Экология важнейших млекопитающих и птиц Каракалпакии. Ташкент, 1972. С. 8—24.

Сатунин К. А. Млекопитающие Кавказского края. Тифлис, 1915. Т. 1.— 410 с.

Тарянников В. И. Морфологические особенности и изменчивость шакала (Canis aureus aureus) Сырдарьи и Амударьи // Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 7.

Темботов А. К. Ресурсы живой фауны. Ч. 2. Позвоночные животные суши. Ростов н/Д: Изд-во Ростовского ун-та, 1982. — 320 с.

Темботов А. К., Темботова Ф. А. Интеграция зональных и поясных факторов в горах Кавказа и ее биологический эффект // Научная мысль Кавказа. Ростов н/Д: Изд-во СКНЦ ВШ, 1997. С. 33—40.

Точиев Т. Ю. Охотничья териофауна Чечено-Ингушской АССР // Тез. докл. науч.-практич. конф. «Ресурсы животного мира Северного Кавказа». Ставрополь, 1988. С. 152—156.

Харченко В. И., Миноранский В. А. Новые и редкие млекопитающие фауны Ростовской области и Восточного Приазовья // Зоол. ж. 1967. Т. 46. Вып. 5.

Хехнева Т. Д., Рамазанов Х. М. Животный мир Дагестана. Махачкала, 1975. С. 159.

Ferguson W. The systematic position of Canis aureus lupaster (Carnivora. Canida) and the occurrence of Canis lupus in North Africa, Egypt and Sinai // Mammalia, t. 45, № 4, 1981. P. 459—465.

Ferguson J. W. H., Galpin J. S., de Wet M. I. Factors affecting the activity patterns of blacked jackas Canis mesomelas. «I. Zool. 1988. 214. № 1. P. 55—69.

Hoi-Leitner M., Kraus E. Der Gold-Shakal, Canis aureus (Linnaeus, 1758), in Ostereich (Mammalia austrisca 17). Bonn. zool. Beitr. Biol. 40. H. 3/4. Bonn. Dezember 1989. P. 197—204.

Krystufek Boris, Zyptkovic Nicola. Variabiliti and identity of the jackals (Canis aureus) of Dalmatia // Ann. naturhist. Mus. Wien, 1990—1991. P. 7—25.

Moehlman P. Social organisation in jackals. «Amer». 1987. 75. № 4. P. 366—375.

Sillero-Zubiri Claudio, Gotelli Dada Conservation of the endemic Ky Kebero (Canis simensis) // Walia, 1991.

Тезисы докладов

К ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ КАВКАЗСКИХ КУСТАРНИКОВЫХ ПОЛЕВОК (PITYMYS[1])

А. М. Хатухов

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН[2]
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Изучена изменчивость первого нижнего (M_1) и верхнего третьего (M^3) коренных зубов P. daghestanicus daghestanicus (кариотип с 2n=52, NF=54), P. d. suramensis (2n=54, NF=58) и P. majori ciscaucasicus (2n=54, NF=60). Использованы соответственно 19, 23 и 10 черепов свежезабитых виварных зверьков, причем использованы зубы обеих сторон челюсти. (В природе первый вид приурочен к горно-луговому субальпийскому поясу, второй — к горно-лесному; корни виварных зверьков уходят соответственно в горный Дагестан, Приэльбрусье и район Голубых озер в Кабардино-Балкарии). Изменчивость охарактеризована по степени изрезанности контура жевательной поверхности («складчатости», по В. Н. Большакову и др., 1980), а также числу замкнутых дентиновых полей и местоположению точек изоляции между ними.

По сочетанию этих признаков вариаций (морфотипов) M_1 выявлено 20, M^3 — 16. Из них по M_1 морфотипы номеров 11, 12, 15—18, 20 найдены у P. d. d.; 1—6, 8—11, 12—19 — у P. d. s.; 10, 11, 16, 18, 19 — у P. m. По M^3 распределение было следующим: номера 6—13 — у P. d. d.; 1—4, 6—8, 14, 16 — у P. d. s.; 5—8 — у P. m. (нумерация морфотипов прямо отражает нарастание сложности зубов, а также спектры изменчивости и степень их перекрывания).

---

[1] По последним представлениям — Terricola.

[2] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных иследований (проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Разнообразие млекопитающих Северного Кавказа»).

Как и у других групп полевок, складчатость M_1 увеличивается за счет переднего отдела (параконида), а M^3 — за счет задней лопасти (талонуса). Усложнение параконида связано с углублением входящих углов в основании передней непарной петли. При этом зубцы в ее основании образуют в той или иной мере отделенную от нее дополнительную пару слитых между собой треугольных петель. Пути усложнения передней непарной петли у P. m. и P. d. имеют различные тенденции: у первого вида они проводят к формированию широкой грибовидной почти изолированной шляпки (форма «maskii», или «дважды усложненный зуб», по И. М. Громову, в нашем спектре морфотип 19), у второго наряду с тенденцией к двойному усложнению, которая значительно реже завершается «maskii», наблюдается появление асимметричных выемок и зубцов на боках обычно более узкой, чем сам зуб, передней непарной петли (морфотип 18, 20). В результате число выступающих зубцов на M_1 меняется с 4 снаружи и 5 изнутри (4/5) у наиболее примитивных морфотипов (номера 1—11) до вариантов 5/6 и даже 6/6 — наиболее сложных, эволюционно продвинутых морфотипов (18—20). Число замкнутых дентиновых полей лежит в пределах 1—6, в усложненных зубах обычно равно шести. Вариант 5/6 с шестью замкнутыми полями является наиболее распространенным, кроме как у P. d. s., у которого соразмерно ему представлены еще несколько более простых вариаций.

Упрощенный вариант M^3 (морфотип 1) имеет только по 3 выступающих и по 2 входящих угла с каждой стороны — форма «simplex». Он описан у ископаемого вида P. henseli., а у рецентных полевок характерен для наиболее древних видов Pitymys внеледниковых областей Западной Европы, т. е., по южной границе ареала (Niethammer, 1974). Усложнение M^3 проявляется в появлении четвертого выступающего угла на внутренней стороне зуба — форма «typica». Она характерна для остальных евразийских видов Pitymys, а среди ископаемых видов описана у мальтийской полевки P. pauli (Niethammer, 1972). При дальнейшем усложнении M^3 на наружной стенке талонуса образуются от 1 до 3 небольших зачаточных зубцов, первый (передний) из них заметно крупнее. В изученных выборках обнаружены такие варианты складчатости, как 3/3, 3/4, 4/4, 3/5, 4/5, 5/4, 5/5, 6/5. Замкнутых полей было от 1 до 4. Абсолютное большинство во всех выборках составила форма «typica» с 3 замкнутыми полями. Однако и по M^3 наиболее сложные вариации отмечены в субальпике, что, очевидно, отражает общую для полевок тенденцию эволюции коренных зубов, связанную с переходом от древесной пищи к травянистой.

Среди трех рассмотренных форм полевок P. d. s. характеризуется наиболее широким спектром изменчивости, включающим как самые примитивные, так и прогрессивные морфотипы зубов, Спектр изменчивости у P. d. d. в целом смещен в сторону более усложненных вариантов, то же при более узком размахе изменчивости (возможно, следствие малой выборки) наблюдается у P. m. m. Полученные результаты согласуются с представлениями о лесных и субальпийских полевках как самостоятельных ветвях эволюции, а также исходности P. d. s. в чреде целого ряда горно-луговых кариотипических форм Pitymys Кавказа (Темботов и др., 1976).

Относительно использования морфологии коренных зубов в таксономических целях заметим, что явление гомологической изменчивости (Ангерманн, 1973; наши данные) заставляют с осторожностью относиться ко всем выводам, сделанным на основе формы определенных зубов. В этом плане мы не разделяем оптимизма исследователей (Ахвердян и др., 1992), утверждающих возможность идентификации видов кавказских Pitymys по морфологии M_1 и M^3.

ДИНАМИКА ПОЛОВОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДАГЕСТАНСКОГО ТУРА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КОРМОВЫХ И ЗАЩИТНЫХ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ

Э. Г. Ахмедов

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН
367025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

По степени влияния на популяции дагестанского тура наибольшее значение имеют многолетние показатели кормовой обеспеченности в зимний период. Зимние пастбища туров расположены на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций и определяются их относительными площадями в районах обитания животных. Показано, что с увеличением доли склонов отмеченных экспозиций в местообитаниях туров закономерно возрастают плотности всех половых и возрастных групп. Площади зимних пастбищ оказывают наибольшее влияние на численность взрослых самцов, затем — на самок, сеголеток и молодых. С увеличением доли южных склонов с 20 до 50 % плотность взрослых самцов возрастает с 0,35 до 2,9, самок — с 1,1 до 2,6, сеголеток — с 0,7 до 1,4, молодых (1—2 года) — с 0,6 до 1,1 особи на 100 га. Соответственно меняется половая и возрастная

структура популяции. В районах с лучшими зимними условиями питания численно преобладают взрослые самцы. Летние условия питания на численность самцов существенного влияния не оказывают. Вскрыты механизмы такой зависимости, суть которой заключается в том, что большие потери жировых запасов самцами в период гона (ноябрь — январь) ставят их в полную зависимость от кормовой обеспеченности в зимний и весенний периоды. Упитанность самок в предзимний период, обусловленная летними условиями питания, оказывает влияние не только на их выживаемость в зимний период, но и на плодовитость, что отражается и на возрастной структуре.

Защитные условия местообитаний определяются скалистостью территории и выражаются через крутизну склонов (с увеличением крутизны склонов возрастает количество скальных выходов на единицу площади). Показано, что в популяциях, обитающих в районах со средней крутизной склонов от 30 до 40°, доминируют взрослые самцы, а в районах со средней крутизной склонов ниже 30 и выше 40° — самки. Это объясняется большей доступностью самцов, истощенных во время гона, для хищников и охотников на менее пологих и, следовательно, более доступных склонах. А меньшее количество самцов в районах со средней крутизной склонов выше 40° определяется отмеченной выше большей значимостью кормности угодий для них (увеличение скалистости влечет за собой сокращение площадей пастбищ).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДАГЕСТАНСКОГО ТУРА И БЕЗОАРОВОГО КОЗЛА В РАЙОНАХ ИХ СОВМЕСТНОГО ОБИТАНИЯ

Э. Г. Ахмедов

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН
367025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

Дагестанский тур и безоаровый козел совместно обитают только в верховьях притоков рек Аварское и Андийское Койсу на территории Дагестана. Однако в их распределении по территории имеются существенные различия, определяемые биологическими особенностями видов, в частности, неодинаковым влиянием факторов среды на животных.

При анализе распределения животных по территории основное внимание уделялось таким параметрам местообитаний, как высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склонов, тип растительности.

Изучение распределения тура показало, что наиболее предпочитаемыми в условиях Дагестана являются участки гор в диапазоне высот 2000—3000 м н. у. м. Крутизна склонов, где встречаются животные, составляет 26—45°. В зимнее время все половозрастные группы держатся, в основном, на склонах южных, юго-восточных и юго-западных экспозиций. В летний период самки с молодняком придерживаются склонов северной, северо-восточной и северо-западной экспозиций, тогда как самцы не проявляют избирательности по отношению к экспозиции склона. В Дагестане туры обитают практически на всех горных массивах, абсолютные высоты которых достигают 3000 м н. у. м., и встречаются в лесном, субальпийском, альпийском и субнивальных поясах гор.

Безоаровый козел предъявляет к условиям среды несколько иные требования, которые и определяют разобщенность экологических ниш этих двух видов козлов. Наиболее предпочитаемыми высотами для безоарового козла на территории Дагестана являются 1200—2500 м н. у. м. Однако высотное распределение его больше определяется расстоянием до ближайшей речки. Так, по нашим данным, наибольшее количество козлов (больше 75 %) встречается по склонам на высоте 100—400 м от ближайшей реки или притока. В летнее время какой-либо избирательности по отношению к экспозиции склона не обнаружено. В зимнее время, основное количество козлов, так же как и туров, встречается на склонах южных, юго-восточных и юго-западных экспозиций.

Исследовалась также предпочитаемость местообитаний безоаровыми козлами в зависимости от скалистости местообитаний. Распространение безоарового козла зависит от скалистости местообитаний (крутизны склонов) в большей степени, чем распространение дагестанского тура. По нашим данным, крутизна склонов, где обитают безоаровые козлы, во всех местообитаниях превышает 45°. Изучение анатомии туров и безоаровых козлов показывает меньшую приспособленность последних к продолжительному скоростному бегу (Ахмедов, Саркисова, 1987; Айрумян, Гаспарян, 1977). Это ставит безоаровых козлов в большую зависимость от защитных возможностей окружающей среды. Видимо, этим и объясняется большая привязанность безоаровых козлов к сильно скалистым участкам. Безоаровые козлы больше туров зависят и от доступности кормов в зимнее время. При значительном снежном покрове в питании козлов главную роль играют древесно-кустарниковые корма. В отличие от туров, не отмечено, чтобы козлы выкапывали корм из-под снега. Видимо, поэтому безоаровый козел по сравнению с дагестанским туром обитает на более ксерофитных участках среднего пояса гор.

Известно, что на Малом Кавказе козлы встречаются и в безлесных районах (Динник, 1910; Дормидонтов, Блохин, 1977), хотя и здесь они предпочитают склоны, заросшие древесной растительностью, относительно открытым (Даль, 1954; Гептнер, Формозов, 1961). Видовой ареал безоарового козла в основном занимает районы, расположенные южнее (Малый Кавказ, горы Малой и Передней Азии и др.). А в северной части ареала, которая приходится на Большой Кавказ, он приурочен к наиболее сухим сильно изрезанным склонам внутригорного Дагестана с древесной и кустарниковой растительностью, используемой им при недоступности травянистой.

ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ (ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ) ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЭКОСИСТЕМ [1]

Е. А. Барагунова, М. А. Хуштова, Ф. В. Гедгафова

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН
360000, Нальчик, ул. И. Арманд, 37а

Исследование последствий обитания млекопитающих в природной среде, загрязненной выбросами промышленных предприятий, представляет значительный интерес для определения характера адаптивных процессов к этим воздействиям, к тому же результаты таких исследований могут быть экстраполированы от животных к человеку.

Объект исследований — лесные и полевые мыши (род Apodemus), отловленные в районе хвостохранилища Нальчикского гидрометаллургического завода (НГМЗ), в юго-западной части г. Нальчика.

По данным Нальчикской городской СЭС, сточные воды НГМЗ, загрязненные токсичными веществами — хлоридами, аммиачным азотом, органическими веществами, солями тяжелых металлов,— сбрасываются в городской коллектор, р. Сухая

---

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Разнообразие млекопитающих Северного Кавказа»).

Шалушка. В атмосферу выбрасываются аммиак, сероводород, оксид серы, хлористый водород, оксид углерода.

В связи с вышеизложенным особенно актуальным является исследование влияния выбросов и сбросов НГМЗ на биологические объекты и выявление связи между уровнем содержания химических загрязнителей в объектах окружающей среды и состоянием биологических объектов — как индикаторов.

Выбор мелких млекопитающих в качестве биоиндикатора определился после многолетних исследований, посвященных изучению морфофизиологических, в том числе гематологических, параметров лесной и полевой мыши в различных аспектах в условиях предгорного лесостепья Центрального Кавказа (Темботова и др., 1979; Темботова, Барагунова и др. 1980; 1982; 1983; 1984; 1986; 1989; 1990; Темботова, Темботов, 1987; Басель и др., 1989; Басель, 1990).

В лаборатории проблем экстремфакторной экологии ИЭГТ КБНЦ РАН начаты комплексные экспериментальные исследования, включающие определение количественного содержания токсичных веществ, в том числе тяжелых металлов: вольфрама, молибдена, меди, цинка, железа в поверхностных водах, почве, растениях, различных органах и тканях биологических объектов и продолжены исследования морфофизиологических (гематологических) показателей биологических тест-систем.

У зверьков исследовались следующие морфофизиологические показатели: состояние эритропоэза (эритроидный ряд костного мозга), концентрация гемоглобина в крови (г%), содержание эритроцитов в 1 мкл крови (млн), степень насыщения эритроцитов гемоглобином — цветной показатель (ед.), гематокрит (об.%), количество лейкоцитов в 1 мкл крови (тыс.).

Для изучения изменчивости морфологии мелких млекопитающих снимали стандартные промеры тела, взвешивали внутренние органы. У вскрытых зверьков отмечали состояние органов и тканей, наличие экто- и эндопаразитов, исследовали содержание тяжелых металлов в органах и тканях.

В результате исследований сделаны следующие выводы:

1. В условиях техногенного загрязнения у лесной и полевой мышей отмечается достоверное снижение общего количества эритроидных клеток костного мозга и уменьшение в эритрограмме процента молодых форм — базофильных и полихроматофильных нормобластов по сравнению с контрольной группой.

2. Сравнительное изучение количественных и качественных параметров периферической крови лесной мыши в течение года и полевой мыши в летне-осенний сезон выявило снижение степени насыщения эритроцитов гемоглобином у обоих видов опытных групп, что объясняется патологическими изменениями в

эритроцитах (акантоциты, серповидные эритроциты, стоматоциты, базофильно-пунктированные).

3. Изменение эритроцитов приводит к различным формам анемии, что указывает на потерю жизнеспособности клеток в кровообращении и на токсическое повреждение клеток костного мозга.

4. У мелких млекопитающих рода Apodemus отмечено снижение количества лейкоцитов в 1 мкл крови по сравнению с контрольной группой.

5. Сравнительное изучение соотношения лейкоцитов в лейкограмме выявило гиперсегментацию нейтрофилов, повышение процента молодых форм (палочкоядерных нейтрофилов) и снижение доли моноцитов в лейкоцитарной формуле у опытной группы.

Большая часть вскрытых зверьков была с патологией внутренних органов: увеличение индекса селезенки и надпочечников в два раза, перерождение паренхимы селезенки, темные пятна на легких. У одной лесной мыши была обнаружена громадная опухоль на загривке.

В костях, мышцах, печени мышевидных грызунов обнаружены цинк (1,3—2,4 мг/кг), молибден (0,05—0,1 мг/кг), медь (0,1—1,3 мг/кг).

Отмеченные факты свидетельствуют о неблагополучной экологической обстановке района Нальчикского гидрометаллургического завода, которая вызывает целый ряд патологических изменений в органах и тканях исследованных объектов.

ЭКОЛОГИЯ ГРЫЗУНОВ УРАЛЬСКИХ ГОР

К. И. Бердюгин

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ГСП 511, ул. 8 Марта, 202

Данное сообщение посвящено некоторым важным аспектам экологии грызунов Уральской горной страны, связанным с их распространением и высотно-поясным распределением в регионе. Многие из них служат моделью популяционных реакций в этой группе животных на определенные антропогенные воздействия и позволяют прогнозировать судьбу тех или иных видов, фаунистических комплексов отдельных районов и биотических сообществ в целом, что весьма актуально не только для Урала с

его значительным антропогенным прессом, но и для многих других территорий.

Одним из таких аспектов является характер ландшафтно-биотопических потребностей населения грызунов. В горах Урала распределение отдельных видов по биотопам разных высотных поясов определяется тремя группами факторов. Первая из них — это положение вида в сообществах той или иной части Урала в зависимости от ее широтной локализации. Доминирующие виды заселяют, как правило, различные местообитания по всему вертикальному профилю горной системы. Второстепенные — более стенотопны и сосредоточены преимущественно в биотопах, наиболее соответствующих зональным. Вторая группа факторов — это распространение в горах внезональных местообитаний и соответствующих группировок грызунов. На Урале такие стации заселены популяциями видов, проникающих вдоль хребтов далеко от своего зонального ареала. Третья группа факторов связана с геолого-геоморфологическими характеристиками горных ландшафтов, примером чего служат так называемые литоморфные местообитания типа каменистых россыпей. В большинстве случаев в таких биотопах структура населения грызунов специфична за счет присутствия и часто доминирования специализированных горных видов. В Уральских горах эту нишу заполняют популяции красно-серой полевки.

Горные популяции грызунов разных таксономических групп на Урале имеют целый ряд специфических черт, отличающих их от населения равнинных территорий. Некоторые особенности биотопического распределения указаны выше. Численность более стабильна, в среднем держится на более низком уровне, ее межгодовые колебания носят незакономерный характер. В отдельные годы наблюдается общая депрессия, обычно связанная с резким отклонением погодно-климатических условий. Но уже на следующий год население большинства видов восстанавливается. Снижена интенсивность воспроизводственных процессов, в связи с чем популяции отличаются упрощенной возрастной структурой. Соотношение полов близко к 1:1, но в популяциях доминирующих видов преобладают самцы, а в специализированных горных — чаще самки. У тех и других сдвиг в сторону большего преобладания самцов часто свидетельствует о неблагоприятном периоде в жизни популяции. Имеются различия между эвритопными доминирующими и стенотопными специализированными видами в использовании территории занимаемого биотопа. У первых при увеличении численности сначала преобладают процессы расселения в другие местообитания, тогда как заселенность первоначального растет незначительно, затем всюду происходит насыщение местообитаний. У вторых перво-

начально насыщается предпочитаемый биотоп, и только после этого происходит выселение избыточного населения. Тем не менее у последних миграционная активность обычно выше, чем у первых, что обеспечивает связность популяции, раздробленной на отдельные внутрипопуляционные группировки по мелкой мозаике основных местообитаний, что характерно для горных ландшафтов. Миграции носят не диффузный характер, а приурочены к определенным путям, «миграционным коридорам», часто локализованным вдоль границ между различными местообитаниями.

Отмеченные особенности экологии грызунов в горах Урала, по нашему мнению, представляют собой не только специфику данного региона, но большей частью отражают общие механизмы приспособления этой группы животных к условиям обитания в горах.

ГРЫЗУНЫ УРАЛА

В. Н. Большаков, К. И. Бердюгин

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ГСП 511, ул. 8 Марта, 202

Уральская горная страна представляет собой относительно узкую полосу, протянувшуюся в почти меридиональном направлении более чем на 2 тыс. км. Она пересекает целый ряд ландшафтно-географических зон от тундры на севере до степей (а вместе со своим геологическим продолжением — Мугоджарами — до полупустынь) на юге. Из-за относительно небольшой высоты горных поднятий на Урале нет четкого перехода от равнинных к горным биоценозам, наблюдается их взаимопроникновение, обусловливающее высокую степень мозаичности ландшафтов. Вместе с тем горный характер местности определяет доминирование лесных сообществ, продолжающихся на севере и на юге региона далеко за пределы их распространения на прилегающих равнинах. Именно поэтому из 32 видов грызунов, представленных в фауне Урала, подавляющее большинство составляют лесные виды, в первую очередь — лесные полевки. Специализированные горные виды и эндемики отсутствуют, их заменяют в той или иной степени приспособленные к условиям гор популяции широко распространенных видов. Воздействие широтной зональности проявляется в первую очередь в смене доминирующих видов, изменениях в соотношении остальных, а также в увеличе-

нии общего разнообразия и снижении степени монодоминантности сообществ грызунов в направлении с севера на юг. На основании этих перестроек в характере населения животных рассматриваемой группы весь Урал подразделяется на два зоогеографических участка — северный и южный. Пограничная зона между ними пролегает в низкогорьях Среднего Урала, где состав грызунов подвижен и способен под воздействием как естественных, так и антропогенных факторов на протяжении нескольких десятилетий претерпевать значительные изменения, то сближаясь с «северным и сибирским» вариантом, то — с «более южным и европейским».

Фаунистические комплексы грызунов отдельных районов Урала обычно образованы 8—10 видами. Отличительной их особенностью в горной части является большая степень разнообразия по сравнению с прилегающими равнинными участками, что обусловлено взаимопроникновением элементов фаун различных ландшафтно-географических зон.

По своему распространению в регионе и расположению по вертикальным поясам все виды, встречающиеся на Урале, естественным образом распределяются по нескольким группам. Крайние из них представлены, с одной стороны, видами, широко распространенными в регионе и обитающими во всех высотных поясах, а с другой стороны, теми, которые имеют крайне ограниченный ареал и не поднимаются в горы. Промежуточные группы образованы видами, имеющими различные сочетания этих характеристик. Особую группу составляет красно-серая полевка, которая преимущественно населяет сугубо горные местообитания — каменистые россыпи, сосредоточенные главным образом в верхних частях горных склонов и их вершинах и являющиеся элементом ландшафта практически вдоль всего Уральского хребта, благодаря которым этот вид широко распространен в верхних поясах гор Урала. Особенности распространения и вертикального распределения грызунов в регионе определяются, с одной стороны, экологической спецификой каждого вида, а с другой — встречаемостью совокупности пригодных для них условий обитания.

Мощный пресс антропогенных воздействий, проявляющийся во многих районах Урала, вносит свои коррективы в структуру населения грызунов. Характер и значение вносимых антропогенными факторами изменений многообразны и зависят от экологической специфики видов, а также от типа и интенсивности действия этих факторов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КАВКАЗСКОГО ПОДВИДА ГОРНОСТАЯ (MUSTELA ERMINEA TEBERDINA KORN.)

А. Н. Добролюбов

Госзаповедник «Приволжская лесостепь»
440008, Пенза, ул. Пушкина, 167

Кавказский подвид горностая был описан А. П. Корнеевым (1941) по двум шкуркам зверьков, отловленных в долине р. Теберда.

Позднее выделение его в самостоятельный подвид было поддержано рядом исследователей (Темботов, 1960; Базиев, 1962; Spassov, Baryshnikov, 1986), добывших небольшое количество зверьков в разных районах Кавказа.

Материал для настоящего сообщения собирался нами в течение 1979—1992 гг. в междуречье Теберды и Большой Лабы, при этом было добыто и обработано 27 зверьков.

Для сравнительного анализа морфологических особенностей кавказского подвида использовалась также коллекция зоомузея МГУ по среднерусскому и ферганскому подвидам.

В настоящее время о распространении горностая на Северном Кавказе известно, что он встречается в междуречье Большой Лабы и Терека (Темботов, 1960, 1977; Базиев, 1960; Ткаченко, 1962; Котов, Рябов, 1963; Зимина, Ясный, 1977; Наниев, 1986; Добролюбов, 1988, 1994); есть сведения и об обитании его на южном макросклоне Главного хребта (Spassov, Baryshnikov, 1986).

Основные места обитания зверька лежат в полосе гор от верхней границы лесного и до субнивального пояса, т. е. примерно, от 2000 и до 3500 м н. у. м. В средней части лесного пояса он сравнительно редок и спускается вниз примерно до высоты 1400 м.

Анализ сведений о природной зональности региона (Гулисашвили, 1964; Соколов, Темботов, 1989), а также данных по экологии хищника и грызунов, которыми он питается (Добролюбов, 1988), позволяет говорить о том, что благоприятные условия для обитания этого вида существуют почти на всем протяжении Главного Кавказского хребта (крайние точки — вершины Фишт на западе и Базар-Дюзю на востоке). Отсутствие же сведений о встречах с горностаем в восточной части Кавказа свидетельствуют, видимо, лишь о слабой изученности данной территории.

Существование любого живого организма в горах сопряжено с воздействием на него специфических факторов, что ведет к образованию новых форм и тех или иных адаптаций.

Сформировавшийся как подвид в высокогорных условиях кавказский горностай обладает рядом характерных для него морфологических признаков. Во-первых, его можно отнести к группе самых мелких форм, в которую Л. Г. Морозова-Турова (1961) включает в числе прочих и ферганский подвид, обитающий в сходных экологических условиях.

Среди сравниваемых нами трех подвидов кавказский — самый мелкий. При этом он обладает меньшими размерами всех частей тела, кроме хвоста. По его абсолютной и относительной длине кавказские зверьки превосходят среднеазиатских.

Строение черепа кавказского горностая также имеет ряд своих отличительных черт. Так, относительная ширина черепа в области слуховых отверстий (отношение к кондилобазальной длине в %) у него меньше, чем у среднерусского подвида ($t=4{,}85$; $p=0{,}001$). Различия по этому признаку с ферганским не достоверны.

Одним из характерных признаков среднеазиатского подвида является очень узкий заглазничный перехват (Морозова-Турова, 1961). У кавказского же он значительно шире и не выходит за пределы колебаний, характерных для других форм.

Горные подвиды горностая имеют относительно узко поставленные скуловые дуги. Индекс скуловой ширины у самцов кавказского, ферганского и среднерусского оказался равным 54,3; 54,9 и 56,5 соответственно. При этом различия между кавказским и среднерусским подвидами достоверны ($t=4{,}35$; $p=0{,}001$).

Характерной чертой строения черепа тебердинского горностая является сильно уплощенная мозговая капсула (Темботов, 1960; Базиев, 1962). Оказалось, что значение наибольшей высоты черепа (у самцов 14,7 мм) у него меньше, чем даже у ферганского (16,0 мм) подвида ($t=4{,}9$; $p=0{,}001$).

По индексам длины твердого неба и наибольшей длины нижней челюсти рассматриваемые горные формы между собой различий не имеют, но по сравнению со среднерусским величины этих признаков у них заметно меньше.

Половой диморфизм в размерах черепа, присущий всем подвидам, у кавказского выражен не столь явно, как у ферганского.

Таким образом, оба рассматриваемых нами горных подвида горностая отличаются от равнинного более мелкими размерами тела и относительно узким и плоским черепом со слабо развитым костным небом и нижней челюстью.

АНАЛИЗ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ ПОПУЛЯЦИЙ И МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТЬЮ

О. А. Жигальский, О. Р. Белан

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ГСП 511, ул. 8 Марта, 202

Для понимания процессов формирования динамики численности и пространственной структуры популяций мелких млекопитающих имеет большое значение изучение явлений миграции. Кроме того, не вызывает сомнений роль миграций в освоении видом новых территорий, а также значение миграционных явлений в вопросах поддержания целостности популяций и устойчивости вида. Миграционная активность рассматривается нами как одна из важных характеристик популяций, связанная с пространственной структурой и отражающая степень привязанности животных к территории. В работе делается попытка оценить влияние численности и структуры популяции на уровень миграционной активности животных в различных биотопах.

Исследования проводились на четырех одногектарных площадках, находящихся в трех высотных поясах гор Южного Урала. Для сбора материала использовали метод индивидуального мечения и повторного отлова животных (Наумов, 1951). Живоловки размещали на расстоянии 10 м друг от друга; таким образом, на каждую площадку приходилось по 100 живоловок, которые проверялись два раза в сутки (утром и вечером).

Основу населения грызунов на первой площадке составляли красная полевка и полевка-экономка, а на остальных — красная и красно-серая полевки.

Площадка 1 располагалась на высоте 850 м н. у. м. (горно-лесной пояс) и занимала большую часть вырубки. Возраст вырубки 4—5 лет; этот биотоп заметно отличался от прилегающей тайги.

Площадка 2 находилась в непосредственной близости от первой на участке пихтово-елового леса и была достаточно однородной; здесь лишь изредка встречаются сосны, подлесок развит слабо. Травянистый покров негустой (в основном злаки, зонтичные, хвощи и папоротники).

Площадка 3 располагалась в подгольцовом поясе на высоте 1000 м н. у. м. Треть площадки составлял пихтово-еловый лес. Большая часть оставшейся площади — каменная россыпь с

отдельно стоящими деревьями, лишайниковым и моховым покровом и очень небольшим участком (40 м^2) разнотравной растительности, характерной для горно-лесного пояса.

Площадка 4 находилась на высоте 1480 м в зоне горной тундры, ее нижняя половина располагалась на склоне с уклоном в 30—35°, а верхняя — 5—8°. Почва представлена крупноблочными россыпями, выходящими на поверхность во многих местах. Растительность выражена кустарниково-травянистой тундрой с большими моховыми участками.

Анализируя материалы по миграционной активности мелких млекопитающих трех видов, обитающих в горах Южного Урала, мы пришли к заключению о том, что она определяется тем же комплексом факторов, что и для равнинных популяций: видовой принадлежностью полевок, качеством биотопа, общей численностью различных структурных групп, интенсивностью размножения и численностью совместно обитающих видов.

Полевки различных видов в процессе своей эволюции приобрели, характерные только для них приспособительные механизмы выживания популяций в различных условиях. При этом поддержание численности популяций в среде с достаточно стабильными условиями происходит посредством плотностно-зависимых авторегуляторных механизмов, а в нестабильной среде за счет миграционных потоков. Исследуемые нами популяции трех видов полевок достаточно сильно различаются по уровню миграционной активности: наибольшая доля мигрантов у полевки-экономки (в течение сезона размножения население площадки обменивается на 42,3 %), менее подвижна красно-серая полевка (ее население за репродуктивный период обменивается на 32,5 %) и наиболее стабильно население красной полевки (доля мигрантов в популяции этого вида составляет 25,3 %). В разных высотных поясах миграционная активность красной полевки изменяется почти в два раза, у красно-серой она практически постоянна во всех местообитаниях. В нехарактерном для красной полевки биотопе (1-я площадка) ее миграционная активность составляет 39,4 %, а во всех других она меньше 20 %.

Для оценки связей различных популяционных характеристик с миграционной активностью населения рассчитывался коэффициент ранговой корреляции Кендела. Между численностью популяции и миграционной активностью животных, составляющих ее, у всех трех видов обнаружены отрицательные корреляции. Это означает, что увеличение численности сопровождается снижением миграционной активности животных. Для красной полевки коэффициенты корреляции между численностью и долей мигрирующих животных различных половозрастных группировок лежат в диапазоне от −0,6 до −0,95 (на уровнях зна-

чимости от 0,1 до 0,01). Для красно-серой полевки и полевки-экономки уровень связей между численностью и миграционной активностью животных несколько ниже и лежит в пределах от −0,4 до −0,6 (при уровне значимости от 0,3 до 0,1). При этом доля объясняемой численностью дисперсии изменений миграционной активности различных половозрастных у красной полевки составляет 36—90,2 % от общей дисперсии, тогда как для двух других исследованных видов она составляет лишь 16—36 %. Это означает, что миграционная активность красной полевки в значительной степени определяется численностью популяции собственного вида, тогда как в популяциях красно-серой полевки и полевки-экономки она в большей степени определяется другими факторами. Вероятно, в этом и есть видовая специфика.

Миграционная активность полевок также может быть связана с изменениями демографической структуры популяций. Но как выяснилось из анализа корреляционных связей между долей в популяциях мигрантов и различными половыми и возрастными группировками, такие связи присущи в основном красной полевке. Так, уровень миграционной активности зверьков красной полевки на 1-й и 2-й площадках возрастает с ростом доли в популяции половозрелых самцов ($r=0$, 8, $r=0{,}8$), увеличении доли перезимовавших животных ($r=0{,}96$, $r=0{,}63$, $r=0{,}68$ соответственно для 1, 2 и 4-й площадок). Миграционная активность красно-серой полевки и полевки-экономки практически не коррелирует ни с долей в популяции половозрелых самцов и самок, ни с долей в популяции зверьков разных возрастов, ни с численностью совместно обитающего вида.

К СТРУКТУРЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ДЛЯ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТАДЖИКИСТАНЕ

А. К. Ковалев

Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10

Территория Таджикистана располагается на границе умеренной и субтропической климатических зон и делится между Переднеазиатской (большая часть) и Центральноазиатской (Памир) областями. Переднеазиатская область включает ряд провинций, Центральноазиатская — одну Восточно-Памирскую

(Станюкович, Шукуров, 1968). Области, провинции, участки, естественно, отличаются экологическими условиями, и не меньшее значение в смене природных условий имеет и вертикальная поясность.

При делении по площади мы использовали общепринятые регионы: Северный Таджикистан, Юго-Западный Таджикистан, Бадахшан и Памир. Характеристику влияния вертикальной поясности на животных мы показали в разработанных нами картах основных биотопов млекопитающих и птиц в Таджикистане (Ковалев, 1983, 1983а—г). Выделен 21 биотоп, составляющий 6 следующих биохоров (Ковалев, 1990):

I. Древесно-кустарниковый, высоты 310—400 и 800—3000 м н. у. м.; объединяет биотопы:

1) горные широколиственные и мелколиственные лесные и кустарниковые, 1200—2800 м н. у. м., 2) тугайные 310—400, 3) арчовниковые, 1200—3000, 4) ксерофитно-редколесные, 800—1800, 5) песчано-пустынные, 320—400.

II. Кустарничковый, 320—450, 1500—5000 м н. у. м; биотопы: 6) высокогорно-подушечные, 3900—5000 м н. у. м., 7) высокогорно-пустынные, 3600—4500, 8) среднегорно-пустынные, 1500—2500 (Памир, до 3800 м), 9) каменисто-пустынные и солончаковые, 320—450.

III. Травянистый, 320—5000 м н. у. м.; биотопы: 10) субальпийские, 2800—3600 м н. у. м., 11) альпийские, 3600—3800 (Памир, до 5000), 12) низкотравно-эфемероидные, 320—600, 13) крупнозлаково-эфемероидные, 600—1500, 14) крупнотравно-эфемероидные, 1500—3000.

IV. Скальный и ледниковый, 1500—7495 м н. у. м.; биотопы: 15) скальные, 1500—5000 м н. у. м., 16) нивальные, 3600—7495.

V. Обрабатываемые земли, 320—3800 м н. у. м.; биотопы: 17) поливные, 320—3800 м н. у. м., 18) богарные, 600—3800.

VI. Водный, 310—3900 м н. у. м.; биотопы: 19) озера и водохранилища, 310—3900 м н. у. м., 20) реки, 310—3900, 21) ручьи и родники, 310—3900.

Каждый биотоп присутствует в одном или нескольких показанных выше регионах. В Северном Таджикистане представлены биотопы: 1, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21; в Юго-Западном Таджикистане — 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21; в Бадахшане — 1, 4, 6, 8, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21; на Памире — 6, 7, 8, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21.

Предлагаемая структура географической информационной системы разрабатывается на основе структуры базы данных

«Основные биотопы млекопитающих и птиц Таджикской ССР» (Усманов, Ковалев, Исмаилов, Андреева, 1989).

Каждый биотоп характеризуется влиянием комплекса факторов — абиотических, биотических и антропогенных, которые также многогранны.

К ЭКОЛОГИИ СНЕЖНОГО БАРАНА В ЦЕНТРАЛЬНОМ ВЕРХОЯНЬЕ

А. А. Кривошапкин, Ю. С. Луковцев, Ф. Г. Яковлев

Якутский государственный университет
677891, Якутск, просп. Ленина, 41

Исследования популяции снежного барана в Центральном Верхоянье проводились непрерывно в течение 10 лет (1986—1995). Популяция характеризуется стабильной численностью и сбалансированной демографической структурой, что объясняется главным образом труднодоступностью данного региона и удаленностью его от населенных пунктов. Половозрастная структура популяции выглядит следующим образом: доля взрослых самок ($n=974$) варьировала в разные годы от 28,9 до 35,0 %, составляя в среднем 32,2±0,73 %, доля сеголетков ($n=757$) составляла в среднем 25,8±1,07 % (limit 22,2—29,5 %), прошлогодков ($n=397$) — 13,1±0,46 % (limit 11,1—14,7 %), самцов ($n=875$) — 28,9±0,68 % (limit 25,0—34,5 %). Соотношение полов в популяции колебалось в разные годы от 1:0,87 до 1:1,44, в среднем было равно 1 : 1,14±0,07, а количество взрослых самок, приходящихся на одного репродуктивно зрелого (5 лет и старше) самца, составило 1,83±0,16. Величина рождаемости варьировала в пределах от 66,7 до 96,3 сеголетка на 100 взрослых самок, составляя в среднем 79,9±3,57. Смертность молодняка в первый год жизни в Центральном Верхоянье составляет в среднем 48,2±2,70 % (limit 37,9—58,9 %), то есть почти половина сеголетков не доживает до годовалого возраста. Большая часть ягнят погибает зимой, основной причиной их смертности является зимняя бескормица, крайне суровые условия зимы, когда морозы с температурами ниже 40—50 °С продолжаются в течение многих недель и, наконец, в зимних стациях, которые расположены в основном в низкогорьях северного макросклона Верхоянского хребта бараны более уязвимы для своего главного врага — волка.

Индекс стадности снежных баранов в Центральном Верхо-

янье варьировал в разные годы от 3,4 до 5,5 особи в одном табунке, в среднем 4,3 особи. Наиболее крупное компактное стадо баранов состояло из 72 животных, однако подобные скопления встречаются крайне редко. Стада самок и молодняка заметно больше, чем группы самцов. Если индекс стадности смешанных групп составляет в среднем 4,7 особи (limit 3,4—5,9), то стада самцов в среднем состояли из 3,3 животного (limit 2,0—4,3). Индекс стадности максимален в наиболее неблагоприятный зимний период. В марте индекс стадности снежных баранов в Центральном Верхоянье, по данным Ю. В. Ревина (Ревин и др., 1988), составлял 8,6 особи, в апреле, по нашим данным, он равнялся уже 6,4, а в мае и июне был минимален — 3,4 особи в табунке; далее происходит постепенный рост стадности с 4,0 в июле до 6,5 в ноябре. В декабре, в период гона, индекс стадности снижается до 4,8 животного в табунке, однако после гона бараны вновь объединяются в более крупные по размерам стада. Очевидно, объединение снежных баранов в более крупные группы является одним из приспособлений животных к суровым условиям зимовки.

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА (РЕСПУБЛИКА АДЫГЕЯ)[1]

В. Е. Кузьмин

Лаборатория по охране гено-, ценофонда
Института экологии горных территорий КБНЦ РАН
352700, Майкоп, ул. Первомайская, 208

Доминирующим видом в лесных экосистемах Западного Кавказа, в том числе Адыгеи, является группа «Apodemus sylvaticus». Эти грызуны проникают в степные экосистемы за счет расширения искусственных лесопосадок, нередко становятся многочисленными (Темботов, 1972; Топилина, 1989). Занимая обширную территорию, они встречаются практически во всех биотопах и в связи с этим обнаруживают гамму изменчивости морфологических признаков.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Разнообразие млекопитающих Северного Кавказа»).

Мыши, добытые в полевой сезон 1995 г. в Майкопском районе, были разделены по фену горлового пятна на три следующие группы: с ярким отчетливым пятном (30 экз., или 60 % выборки); с тусклым, слабо различимым горловым пятном (13 экз., или 26 % выборки); без горлового пятна (7 экз., или 14 % выборки).

Кроме внешних измерений особей, были проведены измерения черепа по 11 параметрам: основная длина, наибольшая длина, кондилобазальная длина, скуловая ширина, межглазничная ширина, затылочная ширина, длина носовой кости, длина диастемы, длина максимального ряда зубов, затылочная высота, высота нижней челюсти.

Сравнение выделенных групп по средним величинам приведенных измерений обнаружило их различие по 15 (из 20) параметрам: слабо различимы феногруппы по затылочной ширине (X1 — 7,6, X2 — 7,8, X3 — 7,0); по межглазничной ширине (X1 — 4,2, X2 — 4,2, X3 — 4,5); по длине диастемы (X1 — 6,9, X2 — 6,3, X3 — 6,3); по максимальному ряду зубов (X1 — 3,9, X2 — 3,9, X3 — 3,6); по затылочной высоте (X1 — 7,9, X2 — 7,9, X3 — 7,5). Для установления статистической достоверности был применен критерий Стьюдента.

Статистически недостоверные различия между 1-й и 2-й феногруппами выявлены прежде всего по скуловой, затылочной и межглазничной ширине черепа. Недостоверным оказались такие параметры, как максилярный ряд зубов и затылочная высота. По остальным 15 параметрам различие групп статистически достоверно.

При сравнении 1-й и 3-й феногрупп лишь межглазничная ширина оказалась статистически недостоверным показателем, остальные же указывают на принадлежность этих групп к разным совокупностям.

При сравнении 2-й и 3-й феногрупп картина достоверности обратная предыдущим. Достоверно различными оказались три признака: наибольшая длина черепа, затылочная ширина и длина носовой кости. Различия остальных признаков статистически недостоверны, что говорит в пользу принадлежности второй и третьей групп к одной генеральной совокупности.

Из-за малой величины выборок преждевременно делать какие-то обобщающие выводы, можно указать лишь на то, что результаты примененной методики подтверждают явное различие между группами по ряду качественных признаков.

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРНОГО МАССИВА БАВИ (СЕВЕРНЫЙ ВЬЕТНАМ)

Г. В. Кузнецов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
117071, Москва, просп. им. Ленина, 33

В настоящее время накоплено достаточно много данных о высотном распределении млекопитающих в умеренных широтах, тогда как очень мало аналогичных данных в отношении млекопитающих для тропического пояса. Нами получены новые данные о высотном распределении млекопитающих для относительно изолированного горного массива Бави (Северный Вьетнам) с абсолютной высотой 1296 м н. у. м. Вертикальное распределение млекопитающих изучали на трансекте, пересекающей все основные биотопы от подножия до вершины, как путем визуального наблюдения самих животных, так и путем регистрации следов их жизнедеятельности (экскременты, свежие следы, звуки). Кроме того, проводили отлов грызунов на постоянных точках, расположенных через каждые 25 м (отработано 3500 л/с в течение двух месяцев: май 1994-го и май 1995 г.).

Полученные данные (табл.) свидетельствуют о том, что наибольшие показатели численности Muridae наблюдались в интервале высот 400—600 м н. у. м. для пояса нарушенных тропических лесов с бамбучниками и кустарниково-травянистыми формациями, а наименьшие — в интервале высот 800—1200 м н. у. м. в естественных или слабо нарушенных тропических лесах, включающих субтропические элементы растительности. Если же подробнее рассмотреть вертикальное распределение для отдельных конкретных видов млекопитающих, то можно увидеть более точную специфику их экологического размещения. Например, виды рода Mus и рода Rattus (кроме Rattus koratensis), в основном обнаруживались на высотах ниже 600 м н. у. м., т. е. на территориях, хорошо освоенных человеком. Напротив, «чисто» тропический вид Maxomys surifer преимущественно заселял более высокие места — в интервале 600—800 м н. у. м. (75 % поимок), где относительно хорошо представлены сложные тропические леса по плакорным участкам. Крысы рода Niviventer преобладали на еще большей высоте — от 800 до 1000 м н. у. м., где, очевидно, существуют более оптимальные для них температурные условия. Белки (Callosciurus erythraeus, Dremomys rufigenis, Tamiops macclellandi) численно преобладали на высотах от 600 до 800 м н. у. м. в более сложных по стро-

ению тропических лесах. Интересно, что среди хищных такие виды, как бенгальская кошка (Prionailurus bengalensis) и большая цивета (Viverra zibetha), питающиеся животным кормом, более равномерно освоили указанный горный массив и встречались одинаково часто на всех высотах. Напротив, плодоядная гималайская цивета (Paguma larvata) обнаружена преимущественно на высоте 800—1000 м н. у. м., где в это время регистрировалось плодоношение некоторых деревьев. Таким образом, в целом, реакция млекопитающих на высотный градиент преломляется через пищевую специализацию экологических условий, необходимых для жизни того или иного вида.

Таблица

Изменение численности крыс (семейство Muridae) в зависимости от высоты для горного массива Бави

Высота над уровнем моря (м)	Характерные биотопы и растительные формации	Показатель численности (число зверьков на 100 л/с) *
0—200	Агроценозы (плантации чая, маниока, кукурузы, суходольного риса)	3,3
200—400	Посадки сосны, эвкалиптов, австралийской акации, включая небольшие участки маниока	2,6
400—600	Сильно нарушенный тропический лес с участием бамбучников и кустарниково-травянистых формаций	8,0
600—800	Слабо нарушенный тропический лес со сложной структурой на плакорных участках и на крутых склонах	4,7
800—1000	Тропический лес на крутых склонах с участием бамбучников по вырубленным участкам	0,8
1000—1200	Естественный и слабо нарушенный выборочной рубкой тропический лес сложной структуры	1,7
1200—1300	Низкорослые бамбучники с включением небольших средневозрастных отдельных деревьев до 10—12 м	2,0

* Преимущественно особи Maxomys, Rattus, Niviventer, Leopoldamys.

К ВОПРОСУ О ПРОНИКНОВЕНИИ СЕРОЙ КРЫСЫ (RATTUS NORVEGICUS) В АРЕАЛ ЦЕНТРАЛЬНО-КАВКАЗСКОГО ОЧАГА ЧУМЫ [1]

Г. А. Мозлоев, Н. Н. Мадянов, А. М. Хатухов

Кабардино-Балкарская противочумная станция
Институт экологии горных территорий

Наличие серой крысы в районах, прилегающих к Центрально-Кавказскому природному очагу чумы, вызвало необходимость в более тщательном изучении этого грызуна. В ходе эпизоотологического обследования на чуму, туляремию и лептоспироз были проведены работы по учету численности и характеру распространения данного вида. Обследованы как открытые, так и закрытые стации. Наиболее полные сведения получены за период 1984—1987 гг. в пределах Кабардино-Балкарии.

В равнинной зоне республики крыса отмечена нами практически повсеместно — на берегах ирригационных сетей, искусственных водоемов, в том числе рыбоводных прудов, заболоченных и заросших стариц, в надворных постройках, фермах, кормоцехах и других хозяйственных объектах. При этом численность в природных биотопах достигала 9 % на 100 ловушко-ночей, а в хозяйственных объектах — 14 %. В предгорной зоне сокращение перечисленных выше природных биотопов сопровождается тяготением крысы к хозяйственным постройкам, где поддерживается сравнительно высокая численность.

До 1984 г. серая крыса не регистрировалась в наших учетных данных выше 1000 м н. у. м. В 1984 г. в Баксанском ущелье, в пос. Былым, на высоте около 1100 м н. у. м., при проведении контрольных учетов грызунов этот вид впервые был отмечен. Попадаемость в указанный год составила 3 %, а в следующие годы доходила до 9 %.

На наш взгляд, не исключена возможность завоза крысы из равнины вместе с сельхозпродукцией, выращиваемой на выделенных малоземельным горным хозяйствам землях.

Таким образом, эпидемиологически опасный грызун, как серая крыса, оказался в пределах Центрально-Кавказского очага

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96—15—97842 «Поддержка научных школ») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Разнообразие млекопитающих Северного Кавказа»).

чумы на Малко-Баксанском участке — наиболее активном в проявлении чумной эпизоотии. Существенен и тот факт, что на серой крысе из пос. Былым отмечена блоха Citellophilus tesguorum, что прямо указывает на возможность эпизоотического контакта серой крысы и горного суслика (Citellius musicus) — основного носителя чумы на Центральном Кавказе.

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ВЕГЕТАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ ХРОНИЧЕСКОЙ ГИПОКСИИ И ВИБРАЦИИ

С. М. Минасян, С. Г. Саркисян, Э. Г. Явруян

Ереванский государственный университет

Млекопитающие с интенсивным обменом веществ проявляют очень высокую чувствительность к гипоксии в горных условиях.

В наших исследованиях опыты были проведены на кроликах в условиях горы Арагац (2200 м). С целью выявления тонких механизмов адаптивных реакций организмов в горных условиях хронической гипоксии животные подвергались экстремальному вибрационному воздействию, которое также вызывает гипоксию смешанного типа за счет гемодинамических расстройств и нарушения процессов усвоения кислорода тканями. Применялись различные частоты: 20, 40, 60, 80 Гц с амплитудой от 0,4 до 0,5 м. Изучалось влияние однократной вибрации с продолжительностью до 180 минут и хронической — ежедневно по 3 часа в течение 3 месяцев. Результаты исследований выявили фазность и неоднотипные изменения вегетативных функций животных во время вибрации разных частот и длительностей. Среднечастотная экспозиция (20—40 Гц) у кроликов вызывала тахикардию, а у крыс — брадикардию. При высокочастотной вибрации (80 Гц) изменения сердечной деятельности у акклиматизированных кроликов и крыс были однотипными, что дает основание говорить о сходстве изменений функционального состояния соответствующих центров. В этих условиях регистрировался четко выраженный тахикардический эффект, уменьшение зубца P, S, увеличение вольтажа R, T, поглощение кислорода миокардом, повышение активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ) в миокарде. Под влиянием вибрации изменялась также возбудимость ды-

хательного центра. При средних и высоких частотах вибрации (40 и 80 Гц) амплитуда и частота дыхательных движений у кроликов значительно увеличивались, а при длительном ее действии — урежались.

У акклиматизированных животных, длительно (2—3 месяца) подвергавшихся вибрации, регистрировались урежение сердечного ритма, снижение вольтажа P и R, активности СДГ. Зубец T был ниже, нередко он был сглажен. Отмечались также снижение содержания сахара в крови и гликогена в печени, изменение сахарных кривых, уменьшение А/Г коэффициента за счет увеличения α-, β- и γ-глобулинов. Специальная серия опытов на крысах показала, что в ответ на вибрационный раздражитель (40, 80 Гц) у подопытных животных наблюдалось изменение уровня потребляемого кислорода, характер и величина которого были связаны с параметрами динамического фактора. При многократном воздействии вибрации выявляется фазовый характер изменения поглощения кислорода, что коррелирует с уровнем тканевого метаболизма скелетной мускулатуры и активности СДГ.

У контрольных (неакклиматизированных) кроликов и крыс вибрационный раздражитель вызывал более умеренные сдвиги вегетативных функций и обменных показателей.

Таким образом, полученные данные в условиях воздействия свидетельствуют, что при длительной акклиматизации в менее жестких условиях гипоксии небольшой дефицит кислорода в естественных условиях горы (2200 м), видимо, компенсируется в основном за счет ферментативных и метаболических особенностей тканевого обмена акклиматизированных животных.

СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

С. В. Мухачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ГСП 511, ул. 8 Марта, 202

Усиливающаяся деградация природной среды, обусловленная хозяйственной деятельностью человека, приобретает все большие масштабы. Современный характер воздействия на биосферу в сочетании с повышенными уровнями загрязнения отдельных регионов создает особые условия для существования природных комплексов и экосистем. Экосистемы промышленных

районов Среднего Урала являются уникальным полигоном для исследования процессов антропогенного нарушения биогеоценозов.

Комплексные исследования сообществ мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения среды аэральными выбросами медеплавильного производства проводятся сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН с 1987 г. по настоящее время (Лукьянова, 1990; Герасимов, Мухачева, 1994; Лукьянова и др., 1994; Мухачева, 1995, 1996). Исследуемые участки охватывали территории, качественно отличавшиеся по степени поражения экосистем. Выделены три зоны: сильного загрязнения (импакт, 1—2 км от факела выбросов), умеренного загрязнения (3—5 км от завода) и «условно чистая» (фоновая, в 20 км), где техногенная нагрузка была на уровне регионального фона. Критерием отбора участков служило сходство лесных сообществ, представленных пихто-ельниками. В работе использованы материалы, полученные в бесснежные сезоны 1990—1996 гг. в ходе безвозвратного изъятия животных методом ловушко-линий. Отработано около 36 тыс. ловушко-суток (более 27,5 тыс. на нарушенной территории, 8,5 тыс. — на фоновой), отловлено 1980 экземпляров мелких млекопитающих 13 видов грызунов и насекомоядных (соответственно 1277 и 703 экз.).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в градиенте техногенного загрязнения среды обитания население мелких млекопитающих претерпевает существенные изменения. Структурные перестройки, происходящие в сообществах микромаммалий при увеличении совокупной техногенной нагрузки, проявляются: 1) в изменении числа и набора видов, составляющих сообщество (на фоновом участке отмечено 12 видов, на расстоянии 2—4 км от завода — 11 видов, в 1 км — 9 видов; показатель сходства видового списка, по Серенсену, составил 0,87—0,85); 2) в увеличении показателей видового разнообразия (с 4,7 до 5,3—6,3) и выровненности видов по обилию (с 0,4 до 0,3—0,2), снижению доли редких видов (с 0,58 на фоне до 0,37 в импакте); 3) в изменении степени доминирования: из монодоминантных (на фоне) сообщества превращаются в полидоминантные, где число доминирующих из года в год видов достигает 3—4.

Основной причиной различий, наблюдаемых в структуре сообществ сравниваемых территорий, было увеличение гетерогенности среды обитания вследствие техногенной трансформации лесных фитоценозов. Отловы животных в непосредственной близости от факела выбросов (в зоне «техногенной пустыни») не проводились ввиду отсутствия сходных биотопов. При удалении от

источника эмиссии наблюдалось восстановление качества среды, сопровождающееся увеличением числа отмеченных видов. На расстоянии 2—4 км местообитания характеризовались сильной инсуляризацией, вследствие чего здесь имелись условия, удовлетворяющие потребностям как типично лесных видов (рыжая и красная полевки, лесная мышь), так и видов открытых и разреженных пространств (серые полевки, полевая мышь), а также видов, приверженцев антропогенных ландшафтов (домовая мышь). В то же время на загрязненных территориях не отмечали крота, элиминация которого обусловлена деградацией почвенной биоты, в первую очередь резким падением численности основного кормового объекта — дождевых червей. Кротовины регистрировались лишь при удалении от источника эмиссии на 5—6 км (Воробейчик и др., 1994).

Снижение количества и качества благоприятных для обитания доминирующего вида (рыжей полевки) участков на загрязненных аэральными выбросами территориях имело результатом двукратное снижение его долевого участия в населении мелких млекопитающих этих зон. Одновременно роль редких видов повышалась до статуса обычных, некоторые (лесная мышь, красная полевка) достигали ранга содоминантов.

Совокупное воздействие факторов техногенной природы существенно сказывалось и на показателях обилия. Техногенные нарушения приводят к двукратному снижению суммарного обилия населения мелких млекопитающих, для доминирующего вида зарегистрированы трехкратные изменения индекса обилия. Отмеченные различия связаны как с уменьшением числа участков, пригодных для существования, так и снижением их экологической емкости.

Сосуществование популяций разных видов мелких млекопитающих на техногенно нарушенных территориях становится возможным благодаря, с одной стороны, наличию разнообразных микроместообитаний, с другой — из-за асинхронности ее хода у отдельных видов и целых трофических групп. Все это, в конечном итоге, способствует более полному использованию ресурсов, имеющихся на нарушенных территориях в ограниченном количестве.

О ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КАВКАЗСКОЙ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ [1]

А. М. Нагоева

Лаборатория по охране гено-, ценофонда
Института экологии горных территорий КБНЦ РАН
352700, Майкоп, ул. Первомайская, 208

На Северном Кавказе, в кубанском варианте поясности, кавказская лесная куница (Martes martes lorenzi Ognev.) встречается от предгорных и приречных лесов Кубани до альпийских лугов включительно (Темботов, 1972). Вследствие этого можно предположить, что популяции лесной куницы, обитающие в различных ландшафтных районах, могут отличаться друг от друга.

В данной работе рассматривается характер географической изменчивости по ряду метрических признаков черепа кавказской лесной куницы в равнинно-предгорной полосе. Для исследования была использована коллекция черепов Кавказского государственного заповедника, происходящая из четырех районов Краснодарского края — Лабинского (111 экз.), Анапского (46 экз.), Туапсинского (20 экз.) и Крымского (36 экз.). Проанализированы 18 черепных промеров без учета пола из-за отсутствия соответствующих данных.

Сравнительный анализ материалов из Лабинского и Анапского районов показал, что значительной географической изменчивости подвержены следующие 5 признаков: наибольшая ширина черепа, ширина скуловых дуг, межглазничная ширина, ширина носового отдела, расстояние от заднего края лунки клыка верхней челюсти до заднего края подглазничного отверстия.

При сравнении выборок Анапского и Крымского районов достоверные различия были найдены лишь по 3 признакам — ширине скуловых дуг ($t=2{,}12$), расстоянию от заднего края лунки клыка верхней челюсти до заднего края подглазничного отверстия ($t=4{,}32$) и ширине носовой кости (3,02). По двум первым признакам черепа крымской выборки ($x=47{,}34$ мм; $x=16{,}42$ мм) достоверно крупнее, а по третьему — наоборот, Анапская популяция отличается большим значением ($x=8{,}29$).

---

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97—04—50223 «Таксономическое разнообразие и особенности экологии хищных млекопитающих Кавказа в условиях высотно-поясной структуры горных экосистем») и Федеральной целевой научно-технической программы, подпрограмма «Биологическое разнообразие» (проект № 82 «Разнообразие млекопитающих Северного Кавказа»).

При вариантах сравнения Лабинск — Туапсе, Лабинск — Крымск, а также Крымск — Туапсе статистически значимых различий по исследованным признакам нами не обнаружено.

С учетом того, что сравниваемый материал происходит из мест с практически одинаковой высотой над уровнем моря, выявленные различия в промерах черепа кавказской лесной куницы могут быть отнесены к популяционной изменчивости в горизонтальном плане.

ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ И МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ХОМЯКА РАДДЕ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМ ДАГЕСТАНА

К. З. Омаров

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН
367025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

Нынешний этап развития общества характеризуется нарастающими темпами многостороннего антропогенного воздействия на природные экосистемы. Этот процесс, традиционно характерный для равнин, интенсивно вторгается во все высотные зоны гор Восточного Кавказа. Изменение среды неизбежно сказывается как на биоразнообразии, так и на характере функционирования и динамике популяций.

Исследована плотность населения, характер размножения и смертности, социальная структура популяции хомяка Радде на трех модельных участках внутригорного Дагестана — на естественных сенокосных угодьях, не связанных с агроценозами, на склонах террас, примыкающих к посевам, и сельскохозяйственных полях.

При различной плотности населения для всех трех участков характерен стабильный тип динамики численности, который за 5 лет исследований (1988—1992) испытывал незначительные колебания: на склонах агроландшафтов 39—51 особь, с/х полях 16—25 особей и на сенокосных угодьях 3—6 особей на 1 га.

Интенсивность размножения на всех участках в годы исследований не различалась и составляла 80—97 %. Она не обнаруживала связи с плотностью популяции, а целиком зависела от степени упитанности самок ($r=0,82$—$0,91$) и, соответственно, не определяла различий в плотности населения по участкам.

Уровень смертности хомяка Радде, наоборот, существенно различался по участкам и колебался на склонах в пределах 34—51 %, с/х полях — 81—87 % и на сенокосах — 82—91 %.

Высокие показатели смертности и ее различия по участкам оказались связанными с кормовыми условиями и характером питания хомяков по участкам. Наибольшее количество кормов и, соответственно, более благоприятные кормовые условия всегда были характерны для склонов террас. На сельскохозяйственных полях отмечалось летнее снижение уровня обеспеченности кормом, связанное с огрублением зелени озимых, а для сенокосных угодий отмечался постоянный недостаток зерновых кормов. Такие особенности питания сказывались на упитанности хомяков, которая во все годы на склонах была выше, чем на полях и сенокосных участках. Степень упитанности, в свою очередь, определяет уровень зимней смертности хомяков по участкам. Так, уровень зимней смертности взрослых самцов на склонах при средних показателях массы тела 352—362 г колебалась по годам в пределах 5,8—17,2 %, тогда как на полях при массе тела залегающих в спячку особей 314—341 г достигала 41,4—55,3 %. Аналогичная закономерность обнаружена для взрослых самок и молодых особей. Такой характер зимней смертности и обусловливал отмеченные различия в весенней численности по участкам. Большее количество кормов на склонах террас обеспечивает здесь выживание большего числа особей. Наблюдающаяся из года в год незначительная динамика уровня кормовых ресурсов, определяет и относительно стабильную численность по годам.

Важнейшее значение в сохранении наблюдаемой стабильности имеет социальная неоднородность особей внутри популяции, обеспечивающая нажировку и выживание наиболее сильных особей, контролирующих большие по размерам индивидуальные участки. Последнее вытекает из того, что средний уровень жиронакопления перед спячкой в расчете на всю популяцию далеко не всегда достигает необходимого для благополучного исхода спячки уровня. Равное распределение ресурсов между всеми особями было бы губительным для популяции и привело бы к массовой зимней смертности.

СПЕЦИФИКА ТРОФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ ПОПУЛЯЦИИ ХОМЯКА РАДДЕ (MESOCRICETUS RADDEI AVARICUS) К УСЛОВИЯМ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

К. З. Омаров

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН
367025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

Характер питания является одной из важнейших экологических особенностей популяций, с которым тесно взаимосвязан целый ряд общебиологических явлений и понятий. В то же время специфика питания во многом зависит и формируется под воздействием окружающей среды и является, по сути, адаптивным ответом на те или иные внешние условия. Последние, кроме того, во многом определяют характер и направленность широкого спектра экологических адаптаций.

Нами исследовались экология питания и энергетика хомяка Радде в неволе и в естественных условиях. В природе исследования проводились в агроландшафтах Хунзахского плато, расположенного во внутригорном Дагестане на высоте 1700 м н. у. м. Особенностью данного местообитания является короткое горное лето и строгая периодичность уборочных работ и сенокосов, по окончании которых (середина сентября) кормов в природе практически не остается.

Сравнительный анализ характера питания и энергетики взрослых и молодых особей выявил интересные адаптивные особенности. Суточная величина питания у молодых особей в зависимости от качества корма колебалась в пределах 6,2—17,8 и взрослых — 8,7—24,2 г сухого вещества. При меньшей абсолютной интенсивности питания (2,6—4,2 раза) относительно большие потребности в энергии (1,1—1,3 раза) у молодых животных с запасом компенсируются за счет относительно более высокого уровня их питания (1,7 раза!). Благодаря этому молодые животные для поддержания постоянной массы тела могут использовать корма, питательность которых в 1,2—1,3 раза ниже, чем у взрослых животных.

Расчеты показали, что для обеспечения нулевого прироста массы тела взрослых особей каждый грамм съеденного ими корма должен поставлять не менее 12 кДж усваиваемой энергии, тогда как для молодых достаточно 9,85 кДж. Отсюда становится понятно, почему у молодых особей на всех природных кормах

(зерно, зелень, смесь) отмечались положительные привесы тела, в то время как у взрослых только на более калорийных (зерно и их смеси).

Наличие такой эффективной и, очевидно, адаптивной торфоэнергетики жизненно необходимо для молодых, так как осенью им приходится решать помимо «жилищных» и сложные проблемы запасания и нажировки, усугубляемые крайним дефицитом времени, ограниченного коротким горным летом.

От степени нажировки напрямую зависит успех зимней спячки. Как показали исследования, минимальная масса тела молодых перед залеганием в спячку (конец сентября), необходимая для их выживания, должна составлять не менее 240 г, в то время, как в конце июля, когда молодые впервые выходят на поверхность, масса их тела не превышает 60—80 г. Следовательно, за оставшийся до залегания в спячку период (2 месяца) сеголетки должны прибавить, как минимум, 160—180 г, т. е. около 3 г в сутки, что в 2 раза превышает абсолютные темпы прироста взрослых особей. Это обеспечивается за счет отмеченного высокого относительного уровня питания молодых.

Помимо особенностей питания адаптивный характер имеют и некоторые черты экологии этого горного вида. Так, зимние запасы корма, которым традиционно придавалась функция поддержания в зимний период, у хомяка Радде имеют несколько иное значение. В зимний период расходуется не более 12—15 % от всего запаса кормов, составляющих 4—6 кг/особь. Остальная часть корма сохраняется до начала мая — периода выхода хомяков из спячки, когда продуктивность зеленых кормов очень низка и не может удовлетворить потребностей хомяков. Выход хомяков до начала массовой вегетации зелени обусловлен необходимостью своевременного начала размножения, т. к. сеголетки поздних сроков рождения не успевают подготовиться к спячке и попадают в жесткие тиски дефицита времени.

Таким образом, отмеченные трофические и экологические особенности популяции хомяка Радде имеют ярко выраженную адаптивную сущность и сформировались как популяционный ответ на специфику горных местообитаний.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПОЛЕВОК К УСЛОВИЯМ ГОР ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЕРХОЯНЬЯ

И. М. Охлопков

Якутский институт биологии СО РАН
677891, Якутск, просп. Ленина, 41

Горы северо-восточной Якутии характеризуются своеобразными и во многом суровыми до экстремального уровня условиями среды для существования мышевидных грызунов — здесь расположен полюс холода населенной части планеты. Несмотря на то, что горы Верхоянья по абсолютной высоте относятся лишь к среднегорью (до 2295 м н. у. м.), низкие температуры воздуха в сочетании с мощной многолетней мерзлотой придают им черты, характерные для классических высокогорий: наличие соответствующих ландшафтно-ботанических поясов и других элементов как пояса гольцовых пустошей, горной тундры, подгольцово-кустарникового, фрагментов альпинотипных лугов.

В настоящем сообщении приводятся результаты исследований эколого-физиологических адаптаций у красной (Cl. rutilus), северосибирской (M. hyperboreus) и большеухой (A. macrotis) полевок к условиям гор Центрального Верхоянья, под которой подразумевается территория, расположенная между рр. Ундюлюнг на севере (63° с. ш.) и Томпо на юге (66° с. ш.).

Красная полевка имеет широкое распространение в изученном нами регионе и образует постоянные поселения в пределах долинного растительного комплекса, горно-лесном и подгольцово-кустарниковом поясах. Обитание северосибирской полевки характерно как в долинном, так и горно-тундровом поясе. Большеухая полевка строго приурочена к поясу горных тундр.

Наши исследования показывают, что общая направленность терморегуляторного поведения всех видов полевок в северных горах заключается в выборе конкретных мест обитания с микроклиматом, близким к эволюционно сложившемуся видовому оптимуму; использовании теплоизолирующих свойств снежного покрова; установлении летней круглосуточной активности с дневным пиком и значительным ее сокращением в зимнее время; устройстве гнезд и убежищ в естественных пустотах и усложнении их архитектуры; выраженном сезонном или круглогодичном группировании особей. Более яркое проявление элементов экологической терморегуляции характерно для типично гор-

ного вида — большеухой полевки и автохтона северной тайги — северосибирской полевки.

Большеухая полевка также отличается более высокими теплоизолирующими качествами мехового покрова. Причем летние и зимние сухие шкурки вида по теплопроводности очень близки — соответственно 0,189 и 0,181 кал/сек град. см. Эти же показатели для северосибирской полевки составили 0,204 и 0,189, а красной — 0,223 и 0,205. Полученные результаты вполне согласуются с известными литературными данными (Большаков, Некрасов, 1968; Кривошеев и др., 1975). Наибольшие показатели индексов выступающих частей тела у красной полевки, наименьшие — у большеухой. У красной полевки гор Центрального Верхоянья достоверно установлено уменьшение данных показателей по сравнению с ее равнинными популяциями в Якутии.

Исследования реакций общего метаболизма показали, что у красной полевки уровень потребления кислорода довольно низок при весьма значительном интервале температур от +15 до +30 °С. У северосибирских и большеухих полевок диапазон относительно комфортабельных температур оказался сходным и расположен в пределах от +10 до +20 °С. Узкая, по сравнению с широко распространенным видом, термонейтральная зона данных видов, по-видимому, может иметь связь с их распространением в горах Верхоянья, обуславливая стенотопность и высокую степень специализации. В области отрицательных температур у большеухой полевки нарастание потребления кислорода идет значительно медленно, тогда как у красной полевки наблюдается очень высокая интенсификация обменных процессов.

Таким образом, в условиях северного высокогорья для северосибирской и большеухой полевок характерна адаптивная направленность на экономизацию энергетических ресурсов в виде снижения уровня общего метаболизма и широкого развития элементов поведенческой и физической терморегуляции. Поддержание же теплового баланса организма красной полевки связано с высокой интенсификацией обмена веществ.

РОЛЬ ЗАЙЦА-БЕЛЯКА В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЕРХОЯНЬЯ

Н. Г. Соломонов, И. М. Охлопков, И. П. Гаврильев

Якутский институт биологии СО РАН
677891, Якутск, просп. Ленина, 41

Заяц-беляк является одним из массовых видов млекопитающих таежной Якутии, оказывающих огромное влияние на поч-

венно-растительный покров и животное население региона (Константинов, 1921; Наумов, 1956, 1960, 1966; Попов, 1956, 1960; Динесман, 1959; Пшенников, Лабутин, 1990 и др.). В Верхоянье этот вид встречается повсеместно. Здесь, в янской межхребтовой депрессии, находится район, где в годы пика численности плотность популяции зайца-беляка достигает максимальных в мире величин. В 1985—1995 гг. при изучении структуры и функционирования горных экосистем в Центральном Врехоянье сотрудниками нашей лаборатории проводились постоянные наблюдения за динамикой численности зайца-беляка в горной части региона на высоте 1000—2000 м н. у. м. На этой высоте встречаются долинные, горно-лесные, подгольцово-кустарниковые и горно-тундровые экосистемы. Заяц-беляк в обычные годы встречается в долинных комплексах, крайне редко — в горно-лесных и горно-тундровых. В 1986—1989 гг. численность беляка в долинных комплексах была определена в две особи на 1000 га. При этом следует отметить, что такая плотность популяции сохранилась и в 1990 г., хотя в этом году его численность в равнинных и предгорных участках по всему Верхоянью резко увеличилась. В районе стационара численность беляка стала интенсивно увеличиваться в середине следующей зимы (февраль 1991 г.) за счет миграции из нижерасположенных участков. Весной он расселился по всем долинным стациям — ивнякам, тополево-чозениевым рощам, ерникам, лиственничникам, ольховникам, разнотравно-злаковым лугам; появился в крупнообломочных каменистых россыпях, лиственничниках, ольховниках и разнотравных лугах горно-лесного пояса. В июле 1991 г. И. М. Охлопков встретил одного зайца среди эпилитно-лишайниковой пустоши на высоте около 2000 м н. у. м. Численность вида в долинных комплексах весной 1991 г. достигала 3060 особей/1000 га, т. е. кратность прироста составила 1530 раз. По осенним наблюдениям 1991 г. (сентябрь — ноябрь), основная часть популяции отмечалась в пределах долинного комплекса, в дневное время зайцы встречались в склоновых комплексах растительности — хорошо освещенных солнцем курумниках в пределах горно-лесного и подгольцово-кустарникового поясов. Уже зимой 1991—1992 гг. начался спад численности беляка. К весне 1992 г. в результате обратной вертикальной миграции в равнинные участки и гибели численность зайцев резко сократилась. Так, вблизи нашего стационара на остепненном участке южного склона сопки площадью приблизительно в 2 га весной 1992 г. ежедневно отмечалось 1—3 особи, тогда как в первой половине мая предыдущего года там же ежедневно насчитывалось от 36 до 42 зайцев.

Таким образом, высокая численность зайца-беляка на осе-

вой части Верхоянского хребта отмечалась практически в течение одного года. За это время зайцем полностью были утилизированы все доступные виды корма. Возле нашего стационара были объедены все молодые деревца лиственницы, низкорослые ивы и чозении, обгрызана кора всех деревьев лиственницы до высоты 1 м, снег повсюду был утоптан, к весне во многих местах почти вся поверхность почвы была покрыта калом зайцев. По расчетам А. Е. Пшенникова и Ю. В. Лабутина (1990), один заяц отчуждает в течение года более 200 кг сырой массы кормовых растений. Ранее нашими сотрудниками было показано, что в виде твердых экскрементов (кала) выделяется примерно 70—72 % массы съедаемого зайцем корма (Пшенников, Борисов, Васильев, 1988). Следовательно, один заяц выделяет за это время более 140 кг кала. При плотности населения в районе нашего стационара в 1991 г. в 3 особи/га зайцы съели более 600 кг кормовых растений и выделили более 420 кг твердых экскрементов. Такое количество кала, более или менее равномерно распределенного по территории, при разложении удобряет почву и способствует лучшему росту и развитию растений и микроорганизмов.

Еще первые исследователи экологии верхоянского зайца отметили, что он в годы пика численности является основным кормом для волка, лисицы, росомахи, рыси, беркута, филина, тетеревятника и ворона (Лабутин, 1956; Наумов, 1956). По данным З. З. Борисова и А. П. Исаева, в 1991—1993 гг. отмечалось увеличение численности беркута как на северном макросклоне (гнездилось 5—8 пар в разные годы), так и на осевой части Верхоянского хребта (на площади 200 км^2 отмечалось от 4 до 7 пар).

Приведенные в настоящей работе материалы показывают, что осевая часть Верхоянского хребта является резервной территорией для зайца-беляка, где он появляется в массовом количестве только в год максимума численности и где он в течение этого года практически полностью использует все имеющиеся кормовые ресурсы, унавоживает почву своими экскрементами, создавая основу для роста и развития молодой поросли древесных и кустарниковых растений в последующие годы (11—12 лет) до следующего пика численности.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛАНДШАФТНОГО И ВЫСОТНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РУКОКРЫЛЫХ В ТАДЖИКИСТАНЕ

Т. К. Хабилов

Худжандский государственный университет
635700, Худжанд, Таджикистан, проезд Мавлонбекова, 1

В результате наших исследований в 1976—1993 гг. в Таджикистане установлено обитание 19 видов рукокрылых, относящихся к представителям трех семейств. При этом 1 вид — обыкновенный длиннокрыл — приводится нами для фауны Таджикистана впервые. В исследуемом регионе выделены следующие основные типы ландшафтов: пустыни, оазисы и горы; рукокрылые в них распространены неравномерно. Широко распространены во всех типах ландшафтов усатая ночница и азиатская широкоушка, а также малый подковонос, трехцветная ночница, серый ушан, нетопырь-карлик, затем большой подковонос, остроухая ночница, поздний и двухцветный кожаны, которые образуют основу хироптерофауны страны (как по частоте встречаемости, так и по количеству особей).

Впервые в Средней Азии установлена важная роль заброшенных штолен, характеризующихся градиентом условий, как наиболее оптимальных убежищ рукокрылых в предгорьях и горах, служащих местообитаниями во все сезоны года для 12 из 19 установленных видов. Выявлены существенные различия в характере использования этих убежищ рукокрылыми в зависимости от сезона года — штольни в предгорьях (пояс горной степи) служат как для размножения, так и для зимовок, а в горах (лесостепной пояс) — только для зимовок. В пещерах встречено 6 видов рукокрылых (малый, большой и бухарский подковоносы и др.), в трещинах и расщелинах скал — 6 видов (широкоухий складчатогуб, белобрюхий стрелоух, кожановидный нетопырь и др.), в строениях человека — также 6 видов рукокрылых (нетопырь-карлик, поздний кожан, усатая ночница и др.), причем синантропными видами являются нетопырь-карлик и поздний кожан, обычными в постройках — усатая ночница и малый подковонос.

В горах выделено 3 основных высотных пояса — пояс горной степи, лесостепной пояс и высокогорный. Наиболее богатый видовой состав рукокрылых характерен для предгорий (пояса горной степи) и оазисов (культурного ландшафта), расположенных на равнинах — в них зарегистрировано 15 видов рукокрылых,

что составляет 78,9 % от общего числа видов фауны рукокрылых Таджикистана. В лесостепном (горном) поясе, стоящем на втором месте по числу видов, отмечено 12 видов рукокрылых, что составляет 63,1 % от общего числа видов. Третье место по числу видов занимают рукокрылые долин интразональных горных рек, где встречаются 9 видов рукокрылых, что составляет 47,3 % от общего числа видов. Наиболее бедной по числу видов в Таджикистане является фауна пустынь и высокогорий, где найдены соответственно 7 и 6 видов, что составляет 36,8 и 31,5 % от общего числа видов.

Различия в видовом составе и относительной численности рукокрылых Таджикистана в широтном направлении (с севера на юг) выражены в меньшей степени, чем по высотным поясам. На севере не найден широкоухий складчатогуб, обитающий на юге, рыжая вечерница обнаружена только на севере в долинах Сыр-Дарьи и Зеравшана; в остальном фауна гор севера (Западный Тянь-Шань) и юга (Гиссаро-Алай) очень сходна, что обусловлено сходными экологическими условиями в указанных горных системах и общностью их происхождения.

Долготные изменения в фауне рукокрылых Таджикистана выражены более резко. На юго-западе Таджикистана встречаются 16 видов рукокрылых различного происхождения, однако по мере продвижения на восток высотные пояса смещаются к верхним пределам, а из фауны рукокрылых начинают исчезать обитатели равнин (нетопырь-карлик, поздний и пустынный кожаны) и виды мезофильного комплекса (рыжая вечерница и двухцветный кожан). В Бадахшане из 5 найденных видов рукокрылых 4 являются типично горными видами, а на Памире отмечено только 2 вида, приспособленных к суровым условиям высокогорья — гобийский кожанок и особая форма усатой ночницы. По мере продвижения с запада на восток численность всех видов падает, что связано с общим ухудшением экологических условий, их экстремальностью, вызванной увеличением абсолютной высоты местности.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ В ГРУЗИИ

Д. Г. Цкипуришвили, И. Е. Моргилевская, Дж. П. Ратиани

Институт зоологии Академии наук Грузии
380079, Тбилиси, просп. Чавчавадзе, 31

Исследованы популяции лесной мыши (Apodemus sylvaticus) безлесного субальпийского высокогорья Большого Кавказа по

размерам тела и черепа (17 признаков), окраске меха, наличию или отсутствию пятна на груди, форме венечного шва, рисункам лобно-носового шва и межтеменной кости. Наряду с этим изучен аминокислотный состав белков плазмы крови лесных мышей как высокогорных популяций, так и популяций разных ландшафтных зон Грузии.

Характеристика лесных мышей безлесного высокогорья Большого Кавказа дается по сборам в Трусовском ущелье, Сванетии, на Мамисонском перевале и Казбеги. Морфологически эти популяции лесных мышей неоднородны, но для них характерно следующее:

1) большая длина хвоста (всегда длиннее тела); 2) большая межглазничная ширина; 3) преобладание темноногих и темнобрюхих особей; 4) постоянное присутствие пятна, угловатой, неправильной формы, с размытыми очертаниями, идущими от горла до брюха; 5) сочетание дуговой формы венечного шва с равномерно широкой теменной костью лобно-носовым швом, не достигающим длинных зубцов межчелюстных костей; 6) относительно небольшая задняя ступня и короткие носовые кости.

В сравнении с популяциями других ландшафтных зон Грузии промеры длины тела, хвоста, веса и межглазничной ширины наибольшие и отличают их в массе лесных мышей. По средним показателям длина тела — 100,1 мм, хвоста — 108,98 мм, задней ступни — 22,1 мм, уха — 14,9 мм, вес тела — 28,0 г, длина черепа наибольшая — 26,0 мм и ширина межглазничная — 4,40 мм.

По окраске мыши безлесного высокогорья представляют две цветовые формы. Окраска меха одной группы более темная с преобладанием на спине, брюхе и лапах темно-серых и темнобурых тонов. Другая группа имеет окраску обыкновенной лесной мыши — бурая спина, светлые (или белые) брюхо и лапы. Грудное пятно отсутствует. У лесных мышей с темной окраской грудное пятно имеется постоянно, большое, неяркое, доходящее до середины брюха, с расплывчатыми очертаниями. На брюхе часто имеется ржавый налет. Сюда относятся большинство мышей Верхней Сванетии, Казбека, Гуршеви (Мамисонский перевал). У казбекских мышей окраска спины и брюха несколько светлее. Что касается лесных мышей Трусовского ущелья, по окраске они напоминают обыкновенную лесную мышь, но у них обильно представлен ржавый налет, покрывающий брюхо и лапы. Пятно имеется постоянно.

В безлесном высокогорье темноногие лесные мыши обитают в горных селениях, где живут в приусадебных участках, различных постройках, в том числе жилых. Белоногие мыши обитают

в природных стациях среди субальпийского криволесья, лугов. В постройках встречаются крайне редко.

В сочетании структурных особенностей черепа у популяции безлесных областей преобладают дуговая форма венечного шва, равномерно широкая межтеменная кость, лобно-носовой шов не достигает длинных зубцов межчелюстных костей.

В результате исследований мы пришли к выводу о том, что по размерам тела и черепа, окраске и структуре венечного шва особи трусовской популяции относятся к A. sylvaticus fulvipectus Ogn., описанному в 1924 г. из окрестностей с. Коби на Военно-Грузинской дороге. Популяции мышей из Верхней Сванетии (Корульдаш, Зесхо, Ушгул, Цана) — темноногая лесная мышь A. sylvaticus svaneticus Morg., 1962 г. — представляет другой подвид, приуроченный к постройкам высокогорных селений. К этому же подвиду относятся и крупные лесные мыши из районов Казбеги и Сиони. Описанные Д. Б. Красовским высокогорные мыши по размерам тела, окраске, наличию и форме грудного пятна, полагаем, относятся к подвиду A. sylvaticus svaneticus svaneticus Morg., 1962.

Изучение аминокислотного состава белков плазмы крови у экологически разных популяций лесных мышей показало, что процентное соотношение 17 определяемых аминокислот в белках плазмы почти идентично. Однако популяции равнинных местообитаний по сравнению с высокогорными имеют очевидную повышенную концентрацию аминокислоты аргинина в белках плазмы крови животных.

РОЛЬ ГИПОТАЛАМУСА В МЕХАНИЗМЕ ИЗМЕНЕНИЙ ВЕГЕТАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ ХРОНИЧЕСКОЙ ГИПОКСИИ И ВИБРАЦИИ

Э. Г. Явруян, С. М. Минасян, С. Г. Саакян, Ц. И. Адамян

Ереванский государственный университет

В генезисе нарушений, возникающих при действии различных экстремальных факторов в условиях высокогорья, гипоксия играет ведущую роль. Среди физиологических систем, участвующих в регуляции приспособительных реакций, поддерживающих постоянство внутренней среды и вегетативное равновесие

организма, в этих условиях важная роль принадлежит гипоталамическим структурам.

Опыты были проведены на кроликах, проживающих в условиях горы Арагац (2200 м). Для тестирования функционального уровня гипоталамических центров (задняя — ЗГ и передняя — ПГ области) применялось высокочастотное раздражение и высокочастотная вибрация (60 Гц). При пороговой силе раздражения ЗГ регистрировалась синусовая тахикардия с последующим урежением ритма. Отмечалось также увеличение зубцов R и T, учащение дыхания, повышение содержания сахара в крови.

Раздражение ПГ вызывало незначительное урежение сердечных сокращений с некоторым удлинением интервалов PQ и QP, свидетельствующим об отрицательном дромотропном эффекте. Наблюдалось также учащение дыхательных движений. На фоне тахикардического эффекта кратковременной вибрации у акклиматизированных кроликов подпороговая сила раздражения ЗГ вызвала сравнительно умеренный положительный хронотропный эффект, более выраженную гипергликемию и учащение дыхания. У животных, длительное время подвергавшихся вибрации (2—3 месяца), раздражение ЗГ не вызывало симпатикотропного эффекта на вегетативные функции и содержание сахара в крови. Между тем раздражение ПГ вызывало отрицательное хронотропное влияние на ритм сердца. Отмечалось также удлинение времени гликемических кривых. Из полученных данных можно заключить, что в условиях хронической гипоксии изменения вегетативных функций и содержание сахара в крови осуществляется за счет симпатического отдела, а в дальнейшем включается и адреналовое звено симпато-адреналовой системы. С целью контрольной проверки нашего заключения в отдельной серии экспериментов изучалась роль адренергических структур гипоталамуса в регуляции вегетативных функций и биохимических показателей крови в условиях хронической гипоксии. Результаты локальной стимуляции и блокады адренергических структур гипоталамуса (аминазин, лизатон, обзидан, изадрин) показали их доминирующую роль в формировании нисходящего гипоталамического контроля вегетативных центров ствола мозга и гипофиз-надпочечниковой системы. Среди адренергических структур бетта-адренореактивные оказались наиболее эффективными при модуляции вегетативных функций и обмена веществ при действии хронической гипоксии и вибрации.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЧЕРНОШАПОЧНОГО СУРКА (MARMOTA CAMTSCHATICA PALL.) В ГОРАХ ЯКУТИИ

Ф. Г. Яковлен, В. Н. Васильев, Ю. С. Луковцев

Департамент биологических ресурсов МОП РС(Я)
МЦРСТ ЯНЦ РАН
677891, Якутск, просп. Ленина, 41

Распространение. Распространение черношапочного сурка в Якутии крайне неравномерно. Из двух встречающихся здесь подвидов якутский (Marmota camtschatica bungei Kastchenko, 1901) сравнительно многочислен и обитает практически во всех горных системах Северо-Восточной Якутии, проникая на север до дельты р. Лена. Забайкальский подвид (M. c. doppelmayerj Birula, 1922) встречается редкими поселениями в южной части республики, в основном на хребте Зверева.

В Хараулахских горах колонии сурков отмечены в бассейнах рр. Хара-Улах, Куранах, Сиктях, Туста-Суох, Ыарысах, Сюрбелях, Улахан-Унгуохтах, Бесюке, в верховьях р. Омолой и его притоков. На хребте Орулган зверьки живут в бассейнах верхних течений рр. Ундюлюнг, Джарджан, Сынча, Бытантай, Улахан-Саккырыр, Ачыгый-Саккырыр, в районе оз. Булугуняхтах, по притокам р. Харын. В Центральном Верхоянье сурки обитают в районе междуречья рр. Дянышка и Леписке, а также в верховьях их притоков Саганджа, Абылынджа, Нижний Учагын, Верхний Учагын, Халджчаан, Бургавли, Сутаня, Ольчен, Куникит, Дьэйэхмун. Южнее, по Верхоянскому хребту, поселения вида встречаются в бассейнах верхних течений всех крупных рек — Белянка, Тумара, Дулгалах (по притокам Отто-Сала, Хабах), Сартанг, Келе, Тукулан, Барайи, Хунхада, Нельгесе и Эльги. В системе хребта Черского поселения сурков отмечены в верховьях рр. Адыча, Чаркы, Туостах (по притокам Хара-Сала, Догдо, Тирехтях), Инъяли, Чибагалах; по р. Индигирка ниже пос. Оймякон. В горах Ольчанский, Эбир-Хая, Ньылхан, Карагаях (хребет Тас-Кыстабыт) и др. На хребте Сунтар-Хаята известно обитание вида в верховьях рр. Тыры, Менкюле, Восточная Хандыга, Томпо, на междуречье рр. Кумбарин и Додойо (приток Тебердень), в бассейнах рр. Кобюме, Брюнгаде, на слиянии рр. Луговая и Левая Луговая.

В настоящее время изменения в распространении вида произошли в результате исчезновения его поселений на хребте Арга-

Тас и на большей части Момского хребта. Уничтожены изолированные колонии животного в районе оз. Сутороха и Ожогино в Абыйском улусе. Нет достоверных данных о существовании поселений сурков в верховьях р. Селеннях. По устным сообщениям (Красная книга ЯАССР, 1987), полностью истреблена популяция вида в низовьях р. Индигирка на Кондаковском плоскогорье и на примыкающем к нему с юга хребте Улахан-Сис. Не сохранились колонии зверька на правобережье р. Лена в районе устья р. Джарджан и напротив устья р. Вилюй. В Южной Якутии забайкальский подвид сурка встречается полностью изолированными популяциями (Ревин, Лямкин, 1987).

В настоящее время крупные колонии сурков, расположенные в легкодоступных местах, практически исчезли. Исключением являются поселения вида на правобережье низовьев р. Лена, находящиеся под охраной Усть-Ленского заповедника.

Численность. В 50-х годах численность черношапочного сурка в горах Северо-Восточной Якутии оценивалась в 80 000 особей. Плотность популяции составляла в среднем 25 особей на 100 км^2, что на порядок ниже, чем на Байкальском и Баргузинском хребтах, и раза в два, чем на Корякском нагорье (Капитонов, 1978).

В 1984-м и последующие годы проведены учетные работы и обследованы типичные местообитания вида в Хараулахских горах, на Верхоянском и Куларском хребтах, Эльгинском и Оймяконском плоскогорьях, хребте Черкского. В целом учетом охвачено около 4,2 % территории безлесной зоны гор Северо-Восточной Якутии (320 тыс. км^2), условно принимаемой за сурочьи угодья. По результатам этих обследований установлено, что сейчас в Северо-Восточной Якутии обитает около 30 000 сурков. Численность сурков в Южной Якутии не превышает нескольких сотен особей. Таким образом, современная численность черношапочного сурка в Якутии в 2—3 раза ниже, чем 40 лет назад (Капитонов, 1963, 1978).

Снижение численности вида в большей или меньшей степени наблюдается почти повсеместно. Установлено уменьшение количества ранее известных полноценных поселений, многие колонии находятся на грани исчезновения. Усиливается изоляция отдельных поселений, хотя в целом ареал сурка и сохраняет свои границы.

ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЕРХОЯНЬЯ

Ф. Г. Яковлев, И. М. Охлопков, Ю. С. Луковцев, О. И. Никифоров

Департамент биологических ресурсов МОП РС(Я)
Якутский институт биологии СО РАН
Якутский госуниверситет
677891, Якутск, просп. Ленина, 41

Материал для данного сообщения собирался в 1985—1996 гг. в центральной части Верхоянского хребта. Стационарные исследования проводились в бассейнах рр. Келе и Орто-Сала (междуречье рр. Яна и Алдан). Кроме того, маршрутными работами охвачены верховья рр. Тумара и Байбакан (притоки Алдана), а также р. Дулгалах (бассейн Яны).

Система хребтов Верхоянской горной цепи простирается на огромное расстояние от Ледовитого океана до Охотского побережья. Несмотря на то, что горы этого региона по абсолютным высотам (в среднем 1500—2000 м н. у. м.) представляют среднегорья, суровые природные условия — продолжительный зимний период (до 8 месяцев), сильные морозы (до 60 °С), мощная многолетняя мерзлота, высокая сейсмичность — придают им черты, характерные для классических высокогорий. Которые к тому же проявляются в хорошо выраженной высотной поясности.

Териофауна Центрального Верхоянья по сравнению с сопредельными территориями заметно обеднена — всего 27 видов. В то время, как в Западной Якутии обитает 39 видов, в Янском округе — 31 вид, в Индигиро-Колымском округе — 30 видов (Чернявский, 1984). Ареал ряда аборигенных представителей мелких млекопитающих Западной Якутии (равнозубая бурозубка, азиатская лесная мышь, мышь-малютка и водяная полевка) ограничивается районом Предверхоянья (Ревин и др., 1988). Крупнозубая, бурая и крошечная бурозубки, по нашим данным, встречаются только в долинах рек в предгорной части хребта, не проникая глубоко в горы.

Рассматриваемую фауну мелких млекопитающих Центрального Верхоянья формируют следующие виды: крупнозубая, тундряная, бурая, соседняя и крошечная бурозубки, красная, красно-серая, большеухая, северосибирская полевки, полевка-экономка, лесной лемминг и северная пищуха. Кроме того, в юго-западных отрогах центральной части Верхоянского хребта,

в бассейне р. Леписке, представляющих собой предгорную область этого региона, установлено обитание равнозубой и бурой бурозубок, азиатской лесной мыши (Ревин и др., 1988).

В рассматриваемом районе выявляются два основных типа экосистем — лесные криогумидно-детритные и травяно-кустарниковые растительные криоаридно-пастбищные сообщества, которые, в свою очередь, подразделены на долинный комплекс, лесной, подгольцово-кустарниковый и горно-тундровый пояса (Николин, 1981; Соломонов и др., 1995). В пределах Центрального Верхоянья наиболее полно териофауна мелких млекопитающих представлена в предгорьях южного макросклона, где встречаются практически все вышеперечисленные виды, за исключением северосибирской полевки. С дальнейшим продвижением в горы наблюдается сокращение видового состава. В группу доминант — содоминант повсеместно входят средняя бурозубка и красная полевка, кроме них в долинном комплексе и горной тундре обязательно присутствует представитель серых полевок: на южном макросклоне им является полевка-экономка, а в осевой части и на северном макросклоне — северосибирская полевка. В характере заселения зверьками вертикальных поясов Центрального Верхоянья прослеживается определенная закономерность. Совершенно четко проявляется связь числа видов с высотной поясностью. Для населения мелких млекопитающих долинного комплекса характерны относительно высокие показатели встречаемости и обилия видов по сравнению с лесным, подгольцово-кустарниковым и горно-тундровыми поясами. Местообитания долинного комплекса следует отнести к числу благоприятных для обитания мелких млекопитающих. Подтверждением тому служит большое количество видов, входящих в состав сообществ. Обилие красной полевки в ряду последующих местообитаний по разрезу от подгольцово-кустарникового пояса к долинным лесам изменяется в возрастающем порядке от гольцов до лесного и долинного растительного комплекса, где достигает максимума. Аналогичные изменения наблюдаются и в отношении других видов. В доминирующую группу повсеместно входят средняя бурозубка и красная полевка.

В подгольцово-кустарниковом и горно-тундровом поясах видовой состав значительно беднее по сравнению с долинным комплексом. В этих поясах отмечено преобладание типично горных видов: большеухая полевка, господствующая в горно-тундровом поясе, и северная пищуха — на каменистых россыпях в подгольцово-кустарниковом поясе. Кроме них также встречаются эврибиотные виды — средняя и тундряная бурозубки, из которых

наиболее равномерно и широко распространена средняя бурозубка, к тому же входящая в число содоминантов в подгольцово-кустарниковом поясе.

ТРОФИЧЕСКОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ДАГЕСТАНСКОГО ТУРА НА ПАСТБИЩНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

Ю. А. Яровенко

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН
367025, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

Рацион туров в природе определяется составом растений пастбища, их фенологическим состоянием, продуктивностью пастбища, временем года и может включать более 300 видов растений. Основу питания дагестанского тура в высокогорьях Восточного Кавказа составляют около 60 видов растений. Фактическая ширина трофической ниши возрастает при уменьшении продуктивности пастбищ, тогда как при избытке ресурсов повышается избирательность питания.

Из всего многообразия видового состава растений группа злаков отмечается во всех рассмотренных образцах содержимого желудка. Доля их возрастает с начала лета до середины осени (до 75 %) и снижается к весне (30 %). В летний период доминируют представители лугового разнотравья (до 70 %), доля которых снижается к декабрю до 12 %. В зимнем питании преобладают бобовые (сочные части трагаканта, до 80 %). Состав содержимого желудков конкретных животных определяется видовым составом трав участка, где животное было добыто: весной в скалах — камнеломка (до 70 %), на пестроовсяницевом лугу — овсяница пестрая (не менее 50 %), на осыпях — бодяки (до 80 %), в лесном поясе — веточные корма (5—40 %).

Основные пастбища туров приходятся на альпийскую зону и представлены 4 растительными формациями, наиболее характерными для альпийского пояса, объединяющими все основные типы альпийских лугов данной зоны. Наибольшее долевое участие приходится на пестроовсяницевые формации (52 %), немногим меньшую площадь занимают осоково-овечье-овсяницевые луга (30 %), незначительные площади приходятся на альпийские разнотравно-рыхлодернинные ковры (10 %) и кобрезиевые луга (8 %). В субальпийском поясе, в пределах ареала туров, по пло-

щади доминирует вейниково-полевицево-пестроовсяницевая формация — до 29 %.

Наибольшая пастбищная нагрузка туров в районе исследований приходится на разнотравно-рыхлодернинные альпийские ковры с годичной продукцией фитомассы в среднем 27,5 ц/га. Они распространены по наиболее заселенным турами в летний период северным склонам на высотах от 2700 до 3300 м н. у. м. Уровень изъятия фитомассы турами составляет 13,8 ц/га, или 50,2 % от годичной продукции фитоценоза.

В режиме двойного (днем овцы — ночью туры) и наиболее интенсивного использования в летний период находятся осоково-овечье-овсяницевые плотнодернинные луга со средней годичной продукцией в 15,4 ц/га. Они приурочены в основном к склонам юго-восточной экспозиции в пределах высот 2500—3000 м н. у. м. Уровень изъятия продукции растений турами здесь составляет 4,5 ц/га сухой массы (29,2 %) и овцами — 7,4 ц/га (48,05 %).

В зимне-весенний период, до прихода отар овец, туры используют в основном высокогорные пестроовсяницевые луга. Эти луга распространены преимущественно на высотах 2500—2800 м н. у. м. по склонам южной экспозиции, что способствует более ранней вегетации растительности. Уровень изъятия фитомассы составил здесь 5,84 ц/га (51,2 %) от годичного урожая растений. Из них на долю овец приходится 2,27 ц/га (20,2 %), на долю туров — 3,56 ц/га сухой массы (31,6 %).

Кобрезиевые альпийские луга расположены в основном на склонах южной экспозиции в пределах высот 2400—2700 м н. у. м. Степень трофического воздействия на эти пастбища при средней валовой продукции фитоценоза 13,0 ц/га составляет 7,1 ц/га, или 54,6 %. Данные пастбища используются только в зимний период, они, как правило, уже сильно стравлены овцами, и туры используют лишь 1,1 ц/га, или 8,5 %. Остальная часть изъятой продукции (6,0 ц/га, или 46,1 %) приходится на овец.

В верхней части субальпийского пояса в пределах высот 2200—2500 м н. у. м. широко распространены вейниково-полевицево-пестроовсяницевые луга. Изъятие растительности пастбищ турами при средней годичной продукции фитоценоза 13,3 ц/га составляет 32,3 %.

Степень трофического воздействия туров на пастбища хорошо согласуется с характером сезонного распределения по высотам туров, основное поголовье которых во все сезоны года придерживается высот от 2500 до 3250 м н. у. м. (Магомедов, Ахмедов, 1995).

СОДЕРЖАНИЕ

Заказные доклады:

А. К. Темботов, Ф. А. Темботова, И. Л. Ворокова. Номенклатура и систематика высотно-поясной структуры Кавказа для макроэкологических целей 3
В. Н. Большаков, П. Л. Горчаковский, В. П. Коробейникова, К. И. Бердюгин. Биота горного Урала: антропогенные изменения и мониторинг 21
М.-Р. Д. Магомедов, Ю. А. Яровенко. Питание и энергетическая обеспеченность дагестанского тура в естественных условиях Восточного Кавказа 35
Ф. А. Темботова. Изменчивость обыкновенных ежей (Erinaceus) Кавказа 45

Краткие сообщения

М. М. Аксиров. Об экологических условиях биологической эволюции в геологической истории Земли 72
С. Г. Блиев. О некоторых экологических факторах, влияющих на урожай и качество зерна кукурузы в степной зоне КБР 74
С. Г. Блиев. Хранение кукурузы в экологических условиях Северного Кавказа 79
М. А. Газаев, М. И. Аккиев. К изучению гельминтозов копытных животных в условиях Центрального Кавказа 85
А. А. Гукетлова. Изменчивость зубной системы обыкновенного шакала (Canis aureus L.) в условиях высотного градиента экологических факторов Центрального Кавказа 87
Е. П. Кононенко, Ф. А. Темботова. Изменчивость Microtus socialis (Rodentia, Mammalia) Центрального Закавказья 97
А. В. Лузин. Управление численностью копытных в охотничьих хозяйствах Республики Адыгея 115
А. А. Темботов. Особенности состава и высотно-поясного размещения млекопитающих эльбрусского варианта поясности Центрального Кавказа . . 121
А. К. Темботов, А. А. Гукетлова, Ю. А. Копылов. Пространственно-временная динамика ареала обыкновенного шакала в условиях высотно-поясной структуры гор Кавказа 125

Тезисы докладов

А. М. Хатухов. К изменчивости морфологии коренных зубов кавказских кустарниковых полевок (Pitymys) 134
Э. Г. Ахмедов. Динамика половой и возрастной структуры популяций дагестанского тура в зависимости от кормовых и защитных условий местообитаний 136
Э. Г. Ахмедов. Распределение дагестанского тура и безоарового козла в районах их совместного обитания 137
Е. А. Барагунова, М. А. Хуштова, Ф. В. Гедгафова. Исследование морфофизиологических (гематологических) показателей мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения экосистем 139
К. И. Бердюгин. Экология грызунов Уральских гор 141

В. Н. Большаков, К. И. Бердюгин. Грызуны Урала 143
А. Н. Добролюбов. Распространение и морфологическая характеристика кавказского подвида горностая (Mustela erminea teberdina Korn.) . . 145
О. А. Жигальский, О. Р. Белан. Анализ связей между демографической структурой популяций и миграционной активностью 147
А. К. Ковалев. К структуре географической информационной системы для птиц и млекопитающих в Таджикистане 149
А. А. Кривошапкин, Ю. С. Луковцев, Ф. Г. Яковлев. К экологии снежного барана в Центральном Верхоянье 151
В. Е. Кузьмин. Особенности лесных мышей Западного Кавказа (Республика Адыгея) 152
Г. В. Кузнецов. Высотное распределение млекопитающих горного массива Бави (Северный Вьетнам) 154
Г. А. Мозлоев, Н. Н. Мадянов, А. М. Хатухов. К вопросу о проникновении серой крысы (Rattus norvegicus) в ареал Центрально-Кавказского очага чумы 156
С. М. Минасян, С. Г. Саркисян, Э. Г. Явруян. Особенности изменений вегетативных функций некоторых показателей млекопитающих при хронической гипоксии и вибрации 157
С. В. Мухачева. Сообщества мелких млекопитающих техногенных территорий Среднего Урала 158
А. М. Нагоева. О популяционной изменчивости кавказской лесной куницы на Западном Кавказе 161
К. З. Омаров. Плотность населения и механизмы устойчивости популяции хомяка Радде в условиях антропогенной динамики горных экосистем Дагестана 162
К. З. Омаров. Специфика трофо-экологических адаптаций популяции хомяка Радде (Mesocricetus raddei avaricus) к условиям горного Дагестана . 164
И. М. Охлопков. Эколого-физиологические адаптации полевок к условиям гор Центрального Верховья 166
Н. Г. Соломонов, И. М. Охлопков, И. П. Гаврильев. Роль зайца-беляка в горных экосистемах Центрального Верхоянья 167
Т. К. Хабилов. Некоторые особенности ландшафтного и высотного распространения рукокрылых в Таджикистане 170
Д. Г. Цкипуришвили, И. Е. Моргилевская, Дж. П. Ратиани. Некоторые особенности высокогорных популяций лесной мыши в Грузии 171
Э. Г. Явруян, С. М. Минасян, С. Г. Саакян, Ц. И. Адамян. Роль гипоталамуса в механизме изменений вегетативных функций и биохимических показателей крови мелких млекопитающих при хронической гипоксии и вибрации 173
Ф. Г. Яковлев, В. Н. Васильев, Ю. С. Луковцев. Распространение и численность черношапочного сурка (Marmota camtschatica Pall.) в горах Якутии 175
Ф. Г. Яковлев, И. М. Охлопков, Ю. С. Луковцев, О. И. Никифоров. Ландшафтно-биотопическое распределение мелких млекопитающих Центрального Верхоянья 177
Ю. А. Яровенко. Трофическое воздействие дагестанского тура на пастбищные экосистемы Восточного Кавказа 179

Научное издание

ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Популяционные аспекты

Материалы Всероссийского совещания

Заведующий редакцией *В. Н. Котляров*
Художник *Ю. А. Шаваев*
Технический редактор *Л. И. Прокопенко*
Корректор *Н. В. Лысенко*

ЛР № 010238 от 22.07.97

Сдано в набор 08.10.97. Подписано к печати 14.12.97.
Формат $60\times84^{1}/_{16}$. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура школьная. Печать высокая.
Усл. п. л. 10,7. Уч.-изд. л. 10,95.
Заказ 2401. Тираж 140

Издательский центр «Эль-Фа»
Республиканского полиграфкомбината им. Революции 1905 г.

Республиканский полиграфкомбинат им. Революции 1905 г.
Министерства печати и информации КБР
360000, Кабардино-Балкарская Республика, г. Нальчик, пр. Ленина, 33

Эльфа