

11-1.015  
80.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ  
ЯМАЛА  
И ПОЛЯРНОГО  
УРАЛА**

**ТОМ I**

СВЕРДЛОВСК, 1971



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 80 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1971

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЯМАЛА  
И ПОЛЯРНОГО УРАЛА

ТОМ I

СВЕРДЛОВСК



Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Уральского научного центра АН СССР

Ответственный редактор  
академик С. С. Шварц

169779  
Центральная научная  
БИБЛИОТЕКА  
Академии наук Киргизской ССР

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Литература по млекопитающим Ямала и Полярного Урала насчитывает уже десятки названий, начиная от работ Б. М. Житкова и К. К. Флерова, затем В. М. Сдобникова, А. Н. Дубровского, В. В. Кучерука, Л. М. Цецевинского, С. Д. Перелешина, Т. Н. Дунаевой, В. И. Осмоловской и кончая значительной серией работ зоологов Института экологии растений и животных и Салехардского стационара Уральского филиала Академии наук СССР, выполненных ими за последние 10 лет. Некоторым итогом исследований в этой области явилась монография С. С. Шварца, касавшаяся главным образом путей приспособления млекопитающих к условиям существования в Субарктике. Общей же сводки по млекопитающим Ямала и Полярного Урала пока нет. Мы сочли полезным суммировать все накопленные материалы о животных этих интересных северных регионов.

Так как природа Крайнего Севера с разных точек зрения описана многими исследователями, мы не сочли целесообразным в особой главе рассматривать природу указанных регионов, тем более что в ряде разделов настоящей работы этот вопрос в той или иной степени рассматривается. К тому же совсем недавно С. С. Шварцем (1963) дана краткая характеристика физико-географических условий Субарктики с зоологической точки зрения.

В ряде случаев мы нашли полезным отступить от принятого метода описания отдельных видов в систематическом порядке; некоторая разноплановость изложения материала обусловлена спецификой описываемых видов.

Настоящий том (как и последующие) является результатом коллективного труда, в котором принимало участие значительное количество людей, поэтому роль авторов отдельных статей сводилась преимущественно к суммированию собранного фактического материала и его литературному оформлению. Особо нужно отметить работу о северной пищухе Полярного Урала, сбор материала по которой, его обработка и написание статьи проводились почти исключительно Н. С. Гашевым.



Н. С. ГАШЕВ

### СЕВЕРНАЯ ПИЩУХА

(*Ochotona hyperborea* Pallas, 1811)

До последнего времени уральская географическая форма северной пищухи оставалась одним из наиболее слабо изученных объектов фауны млекопитающих Урала. Лишь в зоомузее Ленинградского зоологического института АН СССР хранятся четыре шкурки с черепами этих интересных зверьков, добытых в верховьях рек Сыни и Ляпина К. К. Флеровым, работавшим в 1926—1927 гг. на Полярном и Приполярном Урале в составе Северо-Уральской экспедиции АН СССР. Им же эта пищуха впервые описана как уральский подвид северной пищухи и сообщены интересные данные, касающиеся отдельных сторон ее экологии (Флеров, 1927). Более трех десятилетий с того времени новых сведений об уральской северной пищухе в научной литературе не появлялось. Вместе с тем разрешение отдельных вопросов проблемы вида и в связи с этим углубление исследований в области популяционной экологии вызывает необходимость накопления новых данных, касающихся экологии различных форм животных и закономерностей их географической изменчивости. Особенно перспективны в этом отношении исследования различных географических форм широко распространенных видов животных в целях получения сопоставимых данных, проводимые по единой схеме, обуславливающей при сборе и обработке разнообразного материала использование единых методов.

#### Материал и методика

В основу настоящей работы положены результаты соответствующей обработки 323 экз. пищух, добытых С. С. Шварцем (51 экз.) и автором (272 экз.) на Полярном и Приполярном Урале с территории, ограниченной 64 и 68° с. ш., за период с 1961 по 1967 г., а также результаты стационарных наблюдений над пищухами в природе и неволе в различные сезоны в течение шести лет (1963—1968 гг.). Сбор и обработка материала для морфофизиологической характеристики пищух произведены по общепринятой методике, детальное изложение которой (Шварц,

1958) освобождает нас от ее повторения. Морфологические особенности исследуемых пищух устанавливались путем сравнения имевшегося в нашем распоряжении материала с коллекциями пищух, хранящимися в зоологических музеях Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Ленинградского зоологического института АН СССР, и сопоставления с литературными данными. Для исследования частей черепа и его скульптуры у алтайской и северной пищух было произведено фотографирование черепов различных форм упомянутых видов в одинаковом масштабе, в трех ракурсах (сверху, снизу, сбоку) и сравнение полученных фотоснимков. Определение границ ареала пищух на Урале производилось путем экспедиционных исследований, анализа литературы о млекопитающих Урала с привлечением опросных данных. Для выяснения характера питания и состава кормов пищух, помимо непосредственных наблюдений над ними в природе и неволе, исследовано 358 «стожков». Видовой состав растений, заготавливаемых пищухами, определен сотрудником Салехардского стационара УФАН СССР ботаником А. Ф. Гашевой. Строение, форма и расположение волос на шкурках пищух исследовались при небольшом увеличении под бинокляром. Густота волосяного покрова, длина и толщина волос различных категорий определялись по методике Б. А. Кузнецова (1952). Для количественной оценки размаха изменчивости окраски меха проколориметрировано 25 зимних и 20 летних шкурок пищух по методу, разработанному в Институте биологии УФАН СССР (Покровский, Смирнов, Шварц, 1962). Замеры теплоотдачи шкурок выполнены сотрудником Уральского государственного университета им. А. М. Горького Е. С. Некрасовым посредством им же сконструированного прибора. Ход линьки оценивался по разработанной нами двенадцатибалльной таблице. В процессе исследования волосяного покрова соответствующим образом отработано и просмотрено более 300 шкурок пищух, а в качестве сравнительного материала — по десять шкурок зайца-беляка, белки обыкновенной, полевки Миддендорфа, ондатры и водяной полевки. Биология размножения пищух изучалась путем вскрытия зверьков (315 экз.), добытых в различные сезоны года, и исследования у них органов размножения, мазков из семенных канальцев и гистологических срезов яичников. Кроме непосредственных наблюдений над пищухами в природе в период размножения, в целях установления сроков беременности, темпов роста и развития молодых зверьков был осуществлен опыт разведения пищух в неволе и проведена биометрическая обработка новорожденных по мере их роста и развития. При определении возраста, помимо анализа комплекса экстерьерных, краниологических и интерьерных признаков, нами применен метод, основанный на сроках смены зубов и возрастных изменениях микроструктуры нижней челюсти пищух (Гашев, 1966), для чего разработана методика пригото-



ления замороженных срезов костной ткани на санном микро-  
ме (Гашев, Бахмутов, 1968). В качестве ведущих признаков  
для морфофизиологической характеристики пищух использова-  
ны весовые размеры сердца, печени, почек, надпочечника и  
тимуса. Измерения черепа и частей тела произведены по обще-  
принятым схемам (Огнев, 1940; Виноградов, Аргиропуло, 1941).  
Для изучения гельминтофауны пищух полной гельминтологиче-  
ской обработке подвергнуто 55 зверьков. Видовой состав обнару-  
женных у них паразитических червей определен В. И. Фрезе  
(гельминтологическая лаборатория АН СССР), эктопаразитов  
(блохи) — Н. Л. Гершковичем (энтомологическая лаборатория  
зоологического музея МГУ). Содержание витамина А в печени  
определялось по методике, разработанной в Институте биологии  
УФАН СССР (Шварц, Смирнов, Кротова, 1956).

### Общие морфологические особенности и таксономическое положение

Поскольку работа наша экологического характера, сразу же  
оговоримся, что специальных исследований в области система-  
тики мы проводить не намерены. Вместе с тем имеющийся у нас  
материал может быть полезен для разработки систематики пи-  
щух. Его мы и приводим с соответствующими комментариями.

Выше мы уже отмечали, что пищуха, найденная на севере  
Урала, впервые описана К. К. Флеровым (1927) как особый под-  
вид северной пищухи. Следует добавить, что описание ее прове-  
дено по четырем экземплярам, добытым за сравнительно не-  
большой период и с небольшой территории, и, естественно, не  
претендует на полноту. Материал, имеющийся в нашем распо-  
ряжении, позволяет полнее характеризовать описываемую  
форму.

Исследование волосяного покрова пищух (о чем более под-  
робно будет сказано в соответствующем разделе настоящей ра-  
боты) показало, что при глазомерной оценке окраски их меха,  
ввиду широкого диапазона индивидуальной изменчивости цвета,  
значение этого признака как диагностического обесценивается.  
В то же время данные объективной оценки окраски волосяного  
покрова пищух, полученные путем фотоколориметрирования их  
шкурки и позволяющие улавливать сезонные изменения в окрас-  
ке меха даже в пределах популяции, как и интерьерные показа-  
тели, не могут быть нами использованы при сопоставлении раз-  
личных форм пищух из-за отсутствия в литературе аналогичных  
сведений. Поэтому для биометрической характеристики ураль-  
ской северной пищухи нами взяты преимущественно краниологи-  
ческие признаки, наиболее часто употребляемые систематиками  
(табл. 1). Чтобы не перегружать текст многократным повторе-  
нием таксономических признаков, при последующем изложении  
материала мы будем приводить лишь их порядковые номера,

Таблица 1

Биометрическая характеристика уральской северной пищухи

№ признака	Таксономические признаки				Взрослые самцы				Взрослые самки			
	н	M ± m	C	Лимиты	н	M ± m	C	Лимиты	н	M ± m	C	Лимиты
1	90	38,00 ± 0,09	2,38	35,40—39,40	67	37,37 ± 0,12	2,54	35,40—39,60				
2	90	29,67 ± 0,08	2,59	27,00—31,40	66	29,04 ± 0,08	2,28	28,25—30,50				
3	91	35,69 ± 0,08	2,38	33,85—37,85	65	35,17 ± 0,08	1,90	33,65 ± 36,65				
4	95	11,38 ± 0,05	4,36	9,50—12,70	74	11,28 ± 0,04	3,90	10,25—12,60				
5	94	19,68 ± 0,04	2,03	18,25—21,00	75	19,45 ± 0,04	1,66	18,85—20,60				
6	98	5,13 ± 0,07	4,08	4,40—5,65	77	5,08 ± 0,03	5,00	4,50—6,15				
7	93	12,72 ± 0,04	2,90	11,60—13,40	75	12,68 ± 0,03	2,18	11,60—13,3				
8	90	19,34 ± 0,05	2,47	17,80—20,15	68	19,14 ± 0,05	2,08	18,20—20,10				
9	99	16,54 ± 0,04	2,59	15,20—17,30	76	16,38 ± 0,05	2,84	14,15—17,40				
10	91	19,12 ± 0,07	3,44	17,85—20,80	65	18,77 ± 0,06	2,58	18,15—19,40				
11	91	11,08 ± 0,05	4,60	9,55—12,30	72	10,90 ± 0,06	4,64	9,30—12,15				
12	24	5,39 ± 0,12	11,5	4,55—7,00	16	5,44 ± 0,16	11,80	4,45—6,80				
13	99	6,98 ± 0,03	4,44	6,20—7,55	76	6,95 ± 0,04	4,60	6,35—7,75				
14	98	7,28 ± 0,03	4,76	6,35—7,95	77	7,24 ± 0,04	5,17	6,05—7,85				
15	93	24,4 ± 0,07	2,77	23,15—26,30	75	24,04 ± 0,06	2,3	22,55—25,65				
16	98	14,91 ± 0,04	2,60	13,80—15,70	77	14,75 ± 0,06	2,3	13,95—16,20				
17	102	151,0 ± 1,14	7,60	126,0—174,0	74	149,0 ± 1,45	8,5	123,0—175,0				
18	93	22,3 ± 0,11	4,79	19,0—25,5	80	22,2 ± 0,13	5,4	17,0—25,0				
19	90	13,3 ± 0,09	6,9	11,8 ± 16,0	70	13,2 ± 0,09	6,8	11,0—15,1				
20	104	89,9 ± 0,83	9,3	67,5 ± 107,7	77	91,1 ± 0,13	12,9	72,3—124,5				



принятые в указанной таблице. Анализ последней показывает, что между самцами и самками ни по одному из приведенных в ней признаков достоверных различий нет, что дает возможность в дальнейшем не разделять их. Небольшое превышение среднего веса самок обусловлено наличием в выборке беременных особей. Наибольший размах изменчивости обнаруживается преимущественно у признаков 12, 17, 18, 19, точность замеров которых не всегда может быть выдержана, а также у признаков, подверженных значительной сезонной изменчивости (20). Несмотря на относительную неоднородность материала (в табл. 1 приведены результаты замеров, взятых со зверьков из разных популяций, добытых в разные сезоны и годы), что уже отмечалось нами выше, изменчивость 1—3, 5, 7—9, 15 и 16 признаков оказалась невелика ( $C < 3\%$ ). Поэтому в дальнейшем при сопоставлении различных форм пищух мы будем пользоваться в основном этими признаками.

Близость алтайской и северной пищух отмечается многими авторами (Виноградов, 1933; Огнев, 1940; Аргиропуло, 1948). Чтобы выяснить, какая форма наиболее близка к уральской, нами проведено сравнение лимитов, аналогичных указанным в таблице замерам (табл. 2). Из нее следует, что лимиты рассматриваемых признаков у алтайских пищух перекрывают лимиты соответствующих признаков уральской пищухи лишь в единичных случаях или вообще не перекрывают (хангайская пищуха), тогда как северные пищухи сходны с уральской формой по подавляющему числу признаков, а северная чукотская не отличается от нее по всем приведенным в таблице признакам. Даже европейская чекушка по рассматриваемым признакам ока-

Таблица 2

Сравнительная характеристика пищух по числу признаков, сходных с уральской северной пищухой

Виды пищух (по Огневу, 1940)	Порядковые номера таксономических признаков																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Хангайская																			
Амурская						+													
Альпийская						+													
Восточно-Алтайская						+						+							
Средне-Алтайская						+						+							+
Баргузинская								+				+	+						+
Северная охотская												+							+
Северная ржавая												+							+
Северная средне-сибирская	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Северная чукотская	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Европейская чекушка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание: (+) — лимиты признака перекрываются; (—) — данных о признаке нет.

зывается более близка к уральской форме, чем алтайские пищухи. Сравнение европейской чекушки, северной чукотской, северной среднесибирской и уральской северных пищух по средним значениям наиболее стабильных признаков (1—3, 5, 7—9, 15, 16, табл. 1) также показывает большое сходство между северной чукотской и уральскими пищухами. В ряде случаев северная

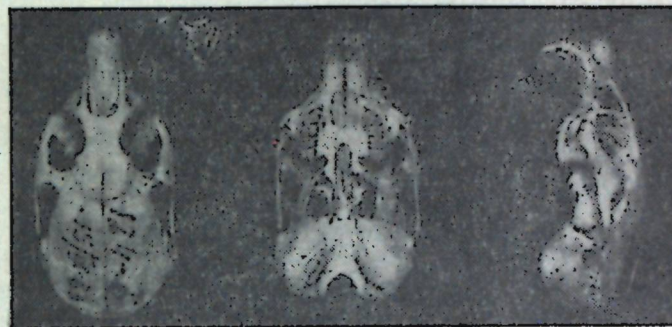


Рис. 1. Черепа уральской (вверху) и чукотской (внизу) северных пищух.

чукотская и уральская пищухи по этим признакам различаются меньше, чем разные популяции уральской. Очень близка по рассматриваемым признакам к уральской северной пищухе и европейская чекушка. Однако при большом сходстве морфологических признаков экологические и физиологические различия между ними столь очевидны, что принадлежность их к разным видам не вызывает сомнений.

При значительной близости рассматриваемых форм северной чукотской и уральской пищух в скульптуре черепа между ними удается уловить и некоторые различия. Череп уральской пищухи относительно шире, чем у чукотской. Скуловая ширина незначительно превышает ширину по линии слуховых отверстий. Передняя часть черепа более тупая, в связи с чем очертания его



ближе к овалу, чем у чукотской пищухи, передняя часть черепа которой клиновидно заострена (рис. 1). Череп чукотской пищухи уже и более вытянут. Ширина по линии слуховых отверстий равна ширине скул. При взгляде сбоку линия, мысленно проведенная вдоль крыши черепа уральской пищухи, приближается к полусфере, тогда как у чукотской пищухи в области лобных костей имеет излом.

Пищухи, обитающие на Урале, по целому ряду таксономических признаков отличаются от пищух этого вида в других частях ареала, что при современном состоянии изученности пищух позволяет считать их уральским подвидом северной пищухи (Флеров, 1927).

Небезынтересно отметить, что из всех рассмотренных нами форм северных пищух к уральской северной пищухе оказывается ближе северная чукотская, пространственно более с ней разобщенная. Факт этот в какой-то мере оправдывает наше предположение, что Западно-Сибирская низменность явилась непреодолимой преградой для проникновения на Урал с востока предков среднесибирской и ржавой пищух, западная граница распространения которых проходит вдоль Енисея, и что обособившаяся на Урале северная пищуха могла проникнуть туда из центра исходных форм (Центральная Азия) по Казахстанскому мелкосопочнику со стороны Алтая или Тянь-Шаня, отделившись от основной ветви предков современных пищух, в большей массе распространившихся вдоль осей горных хребтов (Насимович, 1964) на север и северо-восток и заполнивших определенные ниши Средней и Восточной Сибири, давших начало современным формам. Обособившись от исходной формы в связи с сокращением ареала, о чем свидетельствуют палеонтологические данные (Виноградов, Громов, 1952), уральская северная пищуха сохранила сходство с чукотской, так как при близости экологических условий их дальнейшее развитие шло примерно в одинаковом направлении. Однако это из области предположений, и отмеченный факт еще ждет своих исследователей.

Проведенный нами анализ литературы показывает, что систематика пищух разработана недостаточно. До настоящего времени нет единого мнения не только относительно количества и наименования видов (не говоря уже о подвидах), а и относительно таксонов более высокого ранга. Чтобы убедиться в этом, достаточно сопоставить хотя бы две из опубликованных за последние годы сводок по млекопитающим фауны СССР (Громов и др., 1963; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965).

Известно, что алтайская и северная пищухи описаны Палласом как самостоятельные виды: первая (*Lepus alpinus*) — по экземплярам, добытым в Тигерцких горах на Алтае в 1773 г., и вторая (*Lepus hyperboreus*) — по добытым на Чукотке в 1811 г. По месту описания альпийской пищухи ее стали называть алтайской, как некогда называли чукотской северную (Аргиропуло,

1931). Самостоятельность видов *Ochotona alpina* и *O. hyperborea* не подвергалась сомнению до той поры, пока установленные для них морфологические различия не были затушеваны сходными признаками все увеличивающегося числа дополнительно описываемых форм, нарушивших географическую изоляцию между ними. Описание производилось многими авторами различной степени подготовленности к этой работе. Принимались за тип единичные экземпляры, не отражающие всей полноты внутривидовой изменчивости, в связи с чем при анализе материала даже опытным систематикам сложно было избежать ошибок. Не случайно поэтому Б. С. Виноградов (1933), отметив существенную разницу в размерах, но не найдя других четких отличий между *O. alpina* и *O. hyperborea*, усомнился в самостоятельности этих видов, а баргузинскую пищуху — *O. svatoschi*, описанную С. С. Туровым (1936) в качестве особого вида, отнес в подвиды *O. hyperborea*, тогда как при более тщательном анализе она оказалась ближе к *O. alpina* (Огнев, 1940). Подобные недоразумения не были редкостью, и необходимость тщательного анализа всех форм пищух для сведения накопившейся о них информации в единую систему становилась все более очевидной. Эту колоссальную работу взял на себя и блестяще выполнил С. И. Огнев (1940). Обстоятельно исследовав морфологические различия, экологию и географическое распространение алтайских и северных пищух, С. И. Огнев не только не нашел оснований для их объединения, а убедительно доказал, что хотя эти виды и близки между собой, но это, безусловно, разные виды, могущие быть признанными опытными систематиками даже в том случае, если зверьки не имеют этикетки. Касаясь работы Б. С. Виноградова (1933), С. И. Огнев подчеркнул, что разница в размерах — признак хороший, однако им различия между *O. alpina* и *O. hyperborea* не исчерпываются, и видовая дифференцировка их может быть произведена на основе краниологических особенностей северных пищух (размеры и форма носовых костей, мозговой капсулы и глазниц), особенно отчетливо обнаруживаемых на сериях черепов. Указав также на существенные экологические различия алтайской и северной пищух в доказательство их видовой самостоятельности, С. И. Огнев приводит ряд случаев, когда на широком пространстве ареалы этих пищух соприкасаются и перекрываются, причем в одной и той же местности живут различные их подвиды. Аналогичное явление наблюдал и А. Г. Банников (1951) в Монголии. На фоне изложенного обоснование причин слияния описываемых видов (Виноградов, Аргиропуло, 1941) по меньшей мере не убедительно. Приводим его дословно: «*O. alpina* и *O. hyperborea* очень близки друг к другу и отличались до сих пор лишь размерами. Однако и величина не дает возможности точно различать оба вида, так как границу между их размерами можно провести лишь условно. Более естественно считать *O. alpina* и *O. hyperborea* за один



вид, называя его *O. alpina* по существующим правилам приоритета. Очень сложный вопрос о географических формах *O. alpina* еще требует дальнейшего изучения» (стр. 227). С последней фразой нельзя не согласиться. Анализ литературы о пищухах и просмотр коллекционных материалов в зоомузеях городов Москвы и Ленинграда показывает, что вопрос этот действительно очень сложный, и разрешение его, по нашему глубокому убеждению, может быть успешным лишь при ревизии всех форм рода *Ochotona*, с использованием всего арсенала современных методов и средств биологических исследований. При существующем положении северную пищуху правильнее считать самостоятельным видом.

### Географическое распространение, биотопы

Пищухи, будучи одной из древних групп млекопитающих, обособившись от зайцев в эоцене и претерпев два пика своего расцвета (верхний олигоцен, средний плейстоцен), когда они широко расселились в Европе, Африке, Северной Америке и Азии, в голоцене в значительной мере вымерли (Гуреев, 1964). До наших дней сохранился лишь один род *Ochotona* Link, 1795 — семейства Ochotonidae (Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965), представители которого на территории СССР встречаются и в Европе, и в Азии.

Из всех видов пищух, обитающих в СССР, наиболее широко распространена северная пищуха. Ареал ее простирается от р. Енисея до Берингова и Охотского морей, включая п-ов Камчатку и о. Сахалин, а в широтном направлении — от северных морей до Алтая, оз. Байкал и Приамурья (Огнев, 1940; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965). Обособленная географическая форма северной пищухи имеется на Урале (Флеров, 1927; Гашев, 1966а, 1968). Обширный ареал заселен пищухами спорадически. Излюбленные станции их — небольшие россыпи камней средней величины (от 50 до 100 см<sup>3</sup>), преимущественно габбро или гранитов, расположенные недалеко от воды по склонам возвышенных грив и горных массивов, поросших древесной или кустарниковой растительностью, с достаточно разнообразным травянистым покровом. Пищухи предпочитают склоны южной, юго-западной и западной экспозиции, но нередко поселяются на восточных и северных. Высота поселений над уровнем моря варьирует в широких пределах и зависит от наличия благоприятных мест. На Полярном Урале отдельные колонии располагаются на высоте менее 50 м, тогда как в низовье р. Лены встречаются на уровне от 50 до 700 м (Капитонов, 1961).

Иногда поселения пищух располагаются в каменистых россыпях, лишенных древесной и кустарниковой растительности (Капитонов, 1961), а также по окраинам горных болот (Флинт, Чугунов, Смирин, 1965) и довольно часто в лесах разного типа (Ким, 1959). В среднем Приангарье — в верховьях Подкаменной Тунгуски — пищухи встречаются в кедрово-пихтовых водораз-

дельных лесах (Шведов, 1966); в Прибайкалье — в кедровых лесах по каменистым склонам (Реймерс, 1960); на о. Сахалине — в крупнокаменистых осыпях с кедровым стлаником и смешанным лесом и по берегам ручьев с зарослями ольхи (Тимофеева, 1963). Поселения пищух Кузнецкого Ала-Тау приурочены к крупнокаменистым россыпям в хвойных и смешанных лесах (Шубин, 1963), а в Верхнеленской тайге — к долинам небольших речек и ручьев (Воронов, 1964). В ряде районов Кызыр-Казырского междуречья пищухи наиболее часто встречаются в каменистых россыпях в темнохвойном лесу с хорошо выраженным травянистым покровом (Ким, 1957). Для пищух Забайкалья типичными станциями являются каменистые россыпи у высокогорных лугов, вблизи кедрового стланика или среди низкорослых кустарников ивы и березы (Филонов, 1960). В. Г. Кривошеев (1964) типичные места обитания пищух в долине р. Колымы делит на две группы — каменистые осыпи по склонам террас и коренных берегов и завалы плавника. О поселениях пищух в горах плавника по берегам реки упоминает и Н. П. Наумов (1934). Таким образом, северная пищуха заселяет самые разнообразные биотопы, сколько-нибудь пригодные для поселений, но в большинстве своем тяготеет к каменистому субстрату. Не составляет исключения и северная пищуха, обитающая на Урале.

В настоящее время Урал принято делить на секторы — Полярный, Приполярный, Северный, Средний и Южный (С. С. Кузнецов, 1957; Игошина, 1966). Южная граница Полярного Урала проходит по истокам р. Хулги, несколько южнее 66° с. ш. Массив Тельпос-Из разделяет Приполярный и Северный Урал, тогда как южная граница Северного Урала проходит в непосредственной близости от Конжаковского Камня. И, наконец, Южный Урал отделен от Среднего границей, проходящей немного южнее 56-й параллели.

Наблюдения над пищухой нами проводились на Полярном и Приполярном Урале между 68 и 64° с. ш., преимущественно по восточным его отрогам, представляющим вытянутую параллельно Уральскому хребту цепь горных массивов, изрезанных долинами многочисленных ручьев и рек.

Растительность северной части Полярного Урала крайне бедна и однообразна. Горные тундры здесь сливаются с равнинными и занимают обширные пространства (Игошина, 1966). По мере продвижения на юг кустарничко-моховые тундры уступают место ерниковым. Примерно на уровне 68-й параллели, в защищенных от господствующих ветров горных складках и долинах ручьев и рек, встречаются хилые деревца лиственницы (*Larix sibirica* Led.) и березы (*Betula kusmisscheffii* Sucacz). У 67-й параллели появляются уже целые островки лиственничного редколесья с примесью березы и ели сибирской (*Picea obovata* Led.). Начинает прослеживаться вертикальная зональность в распределении растительного покрова, достаточно четко выраженная на



наиболее высоких горах. Верхняя граница лесотундры приближается к 200 м над ур. м., и лишь отдельные лиственницы встречаются в зарослях кустарниковой ольхи (*Alnus frutcosa* Rupr.) несколько выше 200 м. В верховье р. Сыни в древостое начинается встречаться кедр (*Pinus sibirica* Maug). Есть он и на Мужевском Урале. Постепенно отдельные островки леса сливаются в большие массивы и приобретают облик горной тайги. На южном пределе Приполярного Урала пояс горной тайги распространяется по склонам до 700 м над ур. м. (В. Б. Сочава, 1933) от подножия к вершинам выделяет здесь четыре пояса. Пояс темнохвойной тайги или мохового хвойного леса, возвышающийся от равнины до 400—450 м. В нем господствует ель и всегда есть примесь пихты (*Abies sibirica* Led.) и кедра. Встречается также и береза, но ни лиственницы, ни сосны, ни осины здесь еще нет. Из растительных группировок наиболее распространен ельник-черничник, несколько реже — ельник-брусничник. Второй пояс, занимающий высоты от 450—500 и до 700 м, В. Б. Сочава называет луговое-лесным. Здесь преобладают светлые с травянистым покровом рощицы березы, к которой единично примешаны пихта и ель, или же встречаются группки лиственницы, образующие лески, и все это чередуется с небольшими полянами и лужайками. Третий пояс — пояс ерника — состоит из густых насаждений карликовой березки (*Betula nana* L.), располагающейся по обильному моховому покрову из зеленых гипновых мхов, мхов-долгомошников или сфагнов. Четвертый пояс, по В. Б. Сочава, — альпийский, образуется чередованием нескольких тундровых группировок: мохово-лишайниковой и каменисто-лишайниковой. Н. В. Павлов (1948) не видит оснований для выделения части лесного пояса и считает, что верхняя граница последнего составлена преобладанием березовых и лиственничных лесов. Таким образом, по Павлову, вторым поясом является субальпийский кустарниковый и третьим — альпийский. Однако некоторые из авторов считают, что на севере Урала нет ни субальпийского, ни альпийского поясов (Алехин, Кудряшов, Говорухин, 1957), и выше границы горнотасажного выделяют подгольцовый и гольцовый пояса (Горчаковский, 1953, 1958; Игошина, 1964). Такого же деления придерживаемся и мы.

Самая большая из обследованных нами колоний пицхуа расположена несколько севернее Полярного круга, в среднем течении р. Соби, по ее левому берегу, на склонах горы Яр-Кеу (рис. 2). Общая протяженность склонов, где встречена пицхуа, немногим более 12 км. Поселения ее не носят характера сплошной, протянувшейся на всем этом расстоянии полосы, а размещены спорадически по склонам различной экспозиции и крутизны. Долина р. Соби здесь, а также западные, южные и отчасти восточные склоны горы Яр-Кеу и близлежащих гор облесены. Преобладают елово-лиственничные леса, местами перемежаемые березово-еловыми.

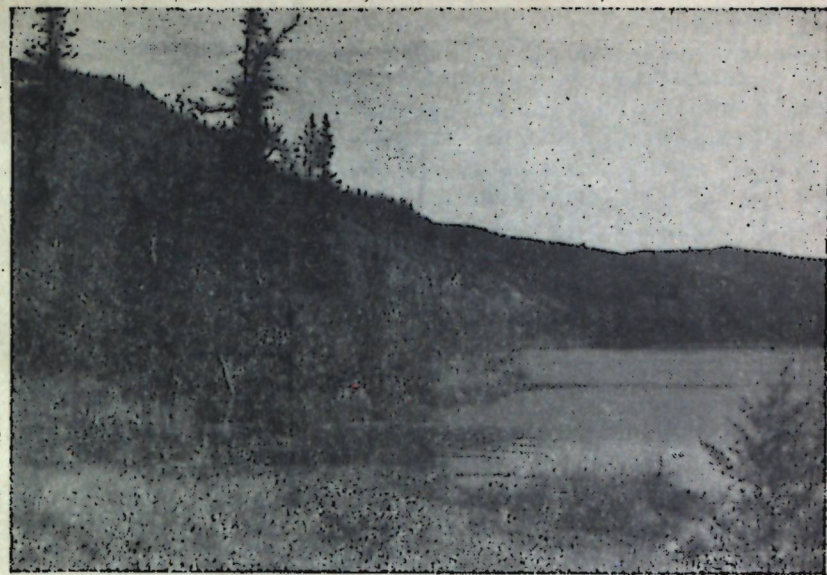


Рис. 2. Облесенный склон горы Яр-Кеу.

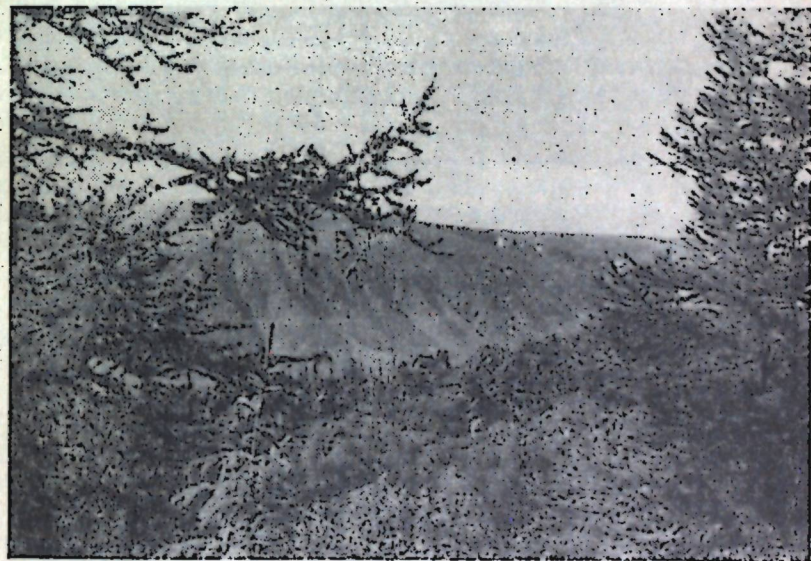


Рис. 3. Лиственница на склонах горы Яр-Кеу.

Основной лесообразующей породой является лиственница (рис. 3). Она же образует верхнюю границу леса, поднимаясь по склонам до 200 м. Отдельные деревья встречаются в подгольцовом поясе в зарослях кустарниковой ольхи, на высоте до 300 м. В горной



части леса редкие кустарники из ольхи и рябины (*Sorbus sibirica* Hedl.), можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burg.), ив (*Salix* sp.), шиповника (*Rosa acicularis* Linde) и карликовой березки. Изредка встречаются жимолость голубая (*Lonicera coerulea* L.), красная смородина (*Ribes acidum* Turcz.) и малина (*Rubus sachalinensis* Leveille), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), багульник (*Ledum palustre* L.), брусника (*Vaccinium vitis idaea* L.) и водяника (*Empetrum hermaphroditum* Lge.). Травянистый покров беден и, в основном, состоит из иван-чая (*Chamaenerion angustifolium* Scop.), моршквы (*Rubus chamaemorus* L.), княженики (*Rubus arcticus* L.), а также золотой розги (*Solidago virga aurea* L.), линнеи северной (*Linnaea borealis* Gron), седмичника (*Trientalis europea* L.), осок, злаков, папоротников и хвощей. Хорошо выражен мохово-лишайниковый покров.

На каменистых россыпях подгольцового пояса, кроме ольхи и рябины, встречается шиповник, а на задерненных участках — голубика, багульник, княженика, водяника, брусника, иван-чай, осоки и злаки. Выше 300 м подгольцовый пояс образован горными тундрами, состоящими из карликовой березки, ив, голубики, водяники, брусники, мхов и лишайников.

Поселения пищух располагаются на устойчивых россыпях из средней величины обломков габбро и гранитов по склонам юго-западной, западной и южной экспозиции. На склонах северных экспозиций поселений пищух нет. По-видимому, причиной этому — господствующие здесь северо-западные ветры, слабый прогрев склонов и в связи с этим почти полное отсутствие древесно-кустарниковой растительности, а также обедненный видовой состав травянистой растительности. Неустойчивые россыпи, россыпи из мелких обломков камня, как и заросшие мхом, пищухи не заселяют. Не заселяются также склоны, крутизна которых превышает 50°. Наиболее густо заселены россыпи у границы лесного и подгольцового поясов. В горах выше 300 м пищухи крайне редки, и отдельные небольшие поселения встречаются лишь там, где на россыпях растет хотя бы несколько кустиков рябины или ольхи. Поселяются пищухи чаще на участках, где зимой снежный покров наиболее глубокий и весной дольше не стает. В то же время они избегают глубоких впадин, по которым весной стекают с гор талые воды. Узкие гряды россыпей, спускающиеся по склонам и обрамленные древесно-кустарниковой растительностью, а также отдельные островки камней среди леса или зарослей кустарников (рис. 4) пищухи заселяют значительно чаще, нежели большие площади россыпей, где поселения встречаются редко и лишь по кромкам. Поселения пищух тяготеют к проточной воде. В связи с этим достаточно надежным индикатором мест поселений пищух на Урале может служить рябина, растущая по склонам на россыпях камней, под которыми течет вода. Даже на грядах камней с присутствием на них ели, лиственницы, березы, ольхи, ив, шиповника и прочих видов

древесно-кустарниковой растительности и, казалось бы, по всем условиям пригодных для поселений, пищуха встречается лишь при наличии на этих грядах хотя бы одного или нескольких кустов рябины. Поселения пищух на россыпях, непосредственно вклинившихся в лесной массив, также встречались нами только там, где росла рябина.



Рис. 4. Типичные места поселений пищух (склон горы Яр-Кей).

Гнезда пищухи устраивают в пустотах среди камней, чаще всего поблизости от кустов рябины, а иногда и под ними. Нередко со смежного с россыпью задерненного участка склона к гнездам прорыты норы. При содержании в вольере пищухи пользуются несколькими гнездами. По-видимому, в природных условиях они также устраивают несколько гнезд. Гнездовой участок по запасам корма, который пищухи складывают недалеко от гнезд, найти не сложно, однако отыскать само гнездо трудно, так как для этого потребовалось бы переместить массу тяжелых камней. Пустоты между камнями используются пищухами как своеобразные коридоры для передвижения от гнезд к «стожкам» и для скрытого выхода на кромку россыпей. При заготовке корма пищухи пользуются определенными лазами, что нам неоднократно удавалось наблюдать. Об этом же свидетельствуют проторенные ими дорожки, хорошо заметные на задерненных участках. Аналогичные дорожки нередко располагаются между смежными грядами камней.

Небольшая, самая северная из найденных нами колоний пищух расположена на левом берегу р. Хадата-Юган, в 20—25 км



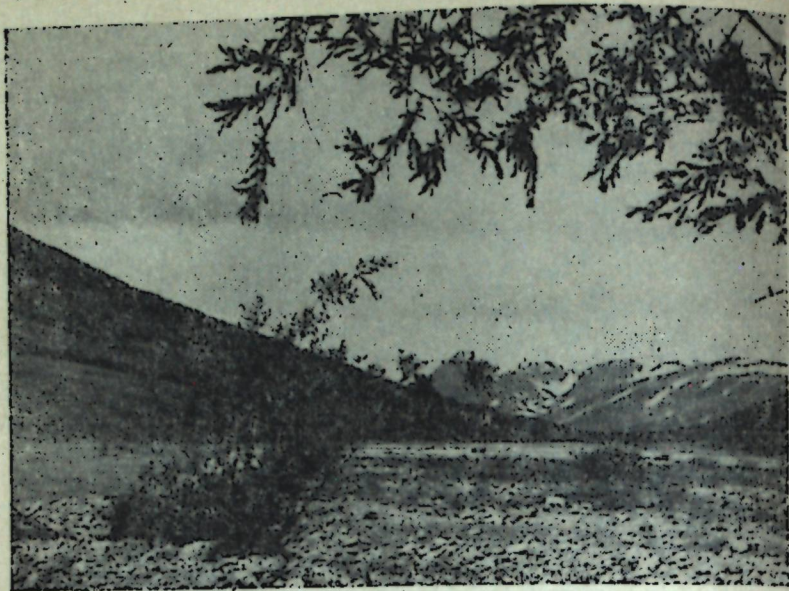


Рис. 5. Долина р. Хадата-Юган.

ниже большого Хадатинского озера, из которого она вытекает, на каменистых склонах западной и юго-западной экспозиций, образующих ее долину (рис. 5). Поселение приурочено к небольшой, защищенной от северных и северо-западных ветров складке, имеющей форму цирка. Пищухой заселены россыпи камней, небольшими островками выступающие среди зарослей преобладающей здесь кустарниковой ольхи (рис. 6). Кроме ольхи, лишь на склонах, где расположена колония, встречается рябина, а у основания склонов — береза извилистая. Из других кустарников наиболее обильна карликовая березка. Реже встречаются шиповник и можжевельник, а по увлажненным местам — ивы. Среди кустарников растут отдельные небольшие деревья лиственницы сибирской. Довольно хорошо развиты кустарнички, в основном представленные здесь голубикой, багульником, брусникой, водяникой и черникой, а также мхи и лишайники. Травянистый ярус беден. Злаки, княженика, иван-чай, золотая розга и хвощи чаще всего встречаются в кустарниках, среди камней и по кромкам их. Верхняя граница колонии, как и кусты рябины, лишь местами поднимается по склонам до 350 м. Нижняя граница располагается вдоль небольшого горного ручья на высоте 220—250 м. Склоны, на которых размещена колония, сложены преимущественно из обломков габбро и кварцитов. Величина отдельных глыб достигает 2 м<sup>3</sup>. Крутизна склонов от 10 до 45°. Помимо того, что колония эта расположена на северном пределе ареала пищух на Урале, она интересна еще и тем, что, будучи



Рис. 6. Колония пищух на склонах, образующих долину р. Хадата-Юган.

изолированной от других колоний многими десятками километров территории, абсолютно непригодной для поселений, несмотря на малочисленность, способна к длительному существованию и представляет идеальный образец замкнутой популяции.

Колония пищух, состоящая из двух, разделенных долиной безымянного ручья поселений, найдена нами на правом берегу р. Харбея, в среднем ее течении, несколько севернее 67-й параллели, между ручьями Парно-Юган и Парик-Вась-Шор. Одна из колоний расположена на левом берегу безымянного ручья, впадающего в р. Харбей, в редкостойном лиственничном лесу с подлеском из ольхи, рябины и березы извилистой, на склонах южной и юго-западной экспозиций. Склоны юго-западной экспозиции относительно крутые (до 50°), хорошо задернены и лишь у верхнего предела леса, примерно на высоте 200 м, на небольших участках камни обнажены, образуя вклинивающиеся в лес россыпи с растущими по их кромке шиповником и карликовой березкой. В кустарничковом покрове здесь преобладают черника, багульник, голубика, брусника. Травянистый ярус беден и состоит из иван-чая, злаков, княженики, моршкови и хвощей. Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус. Склон южной экспозиции более пологий. Крутизна его не превышает 30°. По составу древесно-кустарниковой растительности он похож на предыдущий, но лес на нем еще более редкий и верхняя граница его поднимается лишь немногим выше 150 м, так как верхняя, еще бо-





Рис. 7. Далеко восточный пищух в долине р. Харбен.

лес. Большая часть склона сильно увлажнена. Склон прорезан небольшими долинами стекающих по нему ручейков, а также вымытыми осыпями, карликовой березкой, явниками. Вдоль ручейков здесь преобладают багульник и голубика. Редко встречаются брусника, Vaccinium и черника. Травянистый ярус дополняется лишайной (*Cladonia rangiferina* L.) и диким (*Hylocomium splendens* Hedb.). Мхи и лишайники менее развиты у основания склона, однако по мере подъема над причудливостью преобладают сфагновые мхи.

На юго-западном склоне поселений пищух немного, и расположены они преимущественно у верхней границы леса. На склоне южной экспозиции севернее встречаются чаще, растущие по тропам извилистыми рядами, спускающимися от верхней границы леса и часто пологими, а также на выходящих из лесов ручьях на прирусловых террасах. В южных склонах предельно участки приурочены к россыпям камней, где растет довольно редкая и невысокая трава. Вторая колония расположена по правому берегу ручья Обманного у его истока, на склоне восточной экспозиции 25—30° крутизна. Здесь пищухой заселена трава камней, по ширине не превышающая 30 м, протянувшаяся вдоль склона на 300—400 м (рис. 7). Россыпи камней обильны, габбро-базальт примерно 2 м, заполняющими большую часть склона, по которому течет ручей. По обе стороны трава отнесительно пустой лишайниковый лес с подлеском из ольхи, рябины, а иногда и березы низкорослой. Верхний тра-



Рис. 8. Долина ручья Нырдовэн-Шор (в центре облесенный холм, на котором расположена колония пищух).

ница его проходит приблизительно в 200 м над ур. м.: В лесу, на небольших полянках, растет карликовая березка, на более влажных местах — ивы. Среди камней на задерненных участках и по кромке их встречаются шиповник, брусника и иван-чай. Кустарничков немного. Среди них преобладает голубика. Травянистый покров состоит преимущественно из злаков. Довольно много княженики и морошки. Мохово-лишайниковый покров слабый. Пищухами заселена самая кромка россыпей. Более охотно они поселяются на небольших участках камней, заходящих в лес.

Колония в долине ручья Нырдовэн-Шор интересна тем, что поселения пищух в ней встречаются и на склонах северной экспозиции. Расположена она по правому берегу р. Соби (в которую ручей впадает), на облесенных отрогах массива Рай-Из, в непосредственной близости от горы Яр-Кей, и по видовому составу растительного покрова в целом от нее почти не отличается. Колония небольшая, состоит из двух поселений: одно непосредственно у устья ручья на небольшом холме (рис. 8), другое — в глубине долины, в 5 км от устья, на юго-восточных склонах высоты 461 м (рис. 9). Оба поселения малочисленны.

По склонам юго-восточных отрогов массива Рай-Из, образующим долину р. Хара-Маталоу (правый приток р. Соби); расположена еще одна колония пищух. Небольшое поселение разместилось в непосредственной близости от воды по правому,



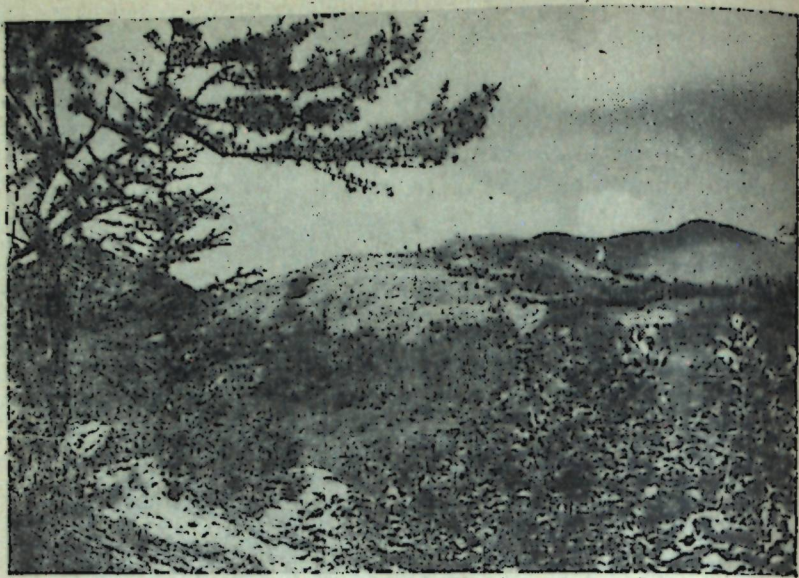


Рис. 9. Поселения пищух на отрогах массива Рай-Из. (Высота — 461 м).

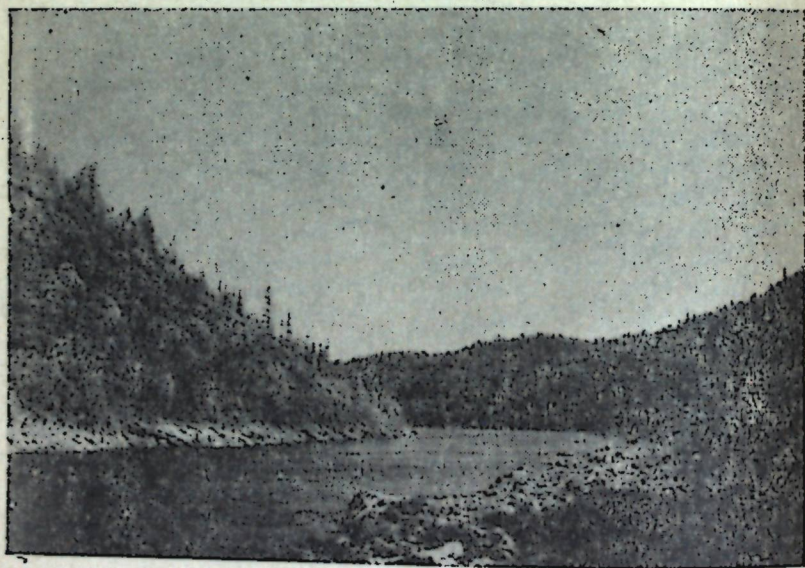


Рис. 10. Долина р. Хара-Маталоу. (Справа среди кустов на россыпях камней расположены поселения пищух).

наиболее отлогому берегу, обращенному на северо-восток, среди прибрежных зарослей ольхи, рябины и карликовой березки, в хорошо развитом березово-елово-лиственничном лесу (рис. 10).

Кроме ольхи и рябины, растут здесь также шиповник и можжевельник. Кустарничковый ярус развит хорошо. Много голубики, водяники, черники, багульника. Травянистый покров в общем беден, однако вдоль берега нередко можно встретить иван-чай, золотую розгу, злаки, хвощи. По склонам мест, пригодных для поселения, мало, так как немногочисленные здесь россыпи сложены преимущественно из мелких обломков камня, обильно поросли мхом и пустот для складывания «стожков» почти нет. В основном пищухи разместились вдоль берега в нагромождениях крупных каменных глыб или у подножия небольших скал.

На другом берегу реки нами найдено много старых заброшенных «стожков». Хотя места там для жизни пищух, на наш взгляд, более благоприятные, поселение оказалось вымершим.

В районе горы Педы (на Приполярном Урале) колония расположена в елово-кедровом зеленомошниковом лесу на склоне западной экспозиции. В древесном ярусе преобладает кедр. Встречаются также береза, лиственница и пихта. Кустарники состоят из рябины, ольхи и наиболее многочисленной карликовой березки. Много также черники и брусники. Голубики мало. Из травянистых растений, состав которых здесь беден, встречаются плаун (*Licopodium selago*), линнея северная, грушанка (*Pyrola rotundifolia* L.). Очень редки иван-чай и злаки. Пищухи живут в россыпях из обломков габбро, по склону, крутизна которого по мере подъема увеличивается с 10 до 60°. Размеры камней не превышают 2 м<sup>3</sup>. Верхняя граница этой немногочисленной колонии выходит за пределы лесного пояса.

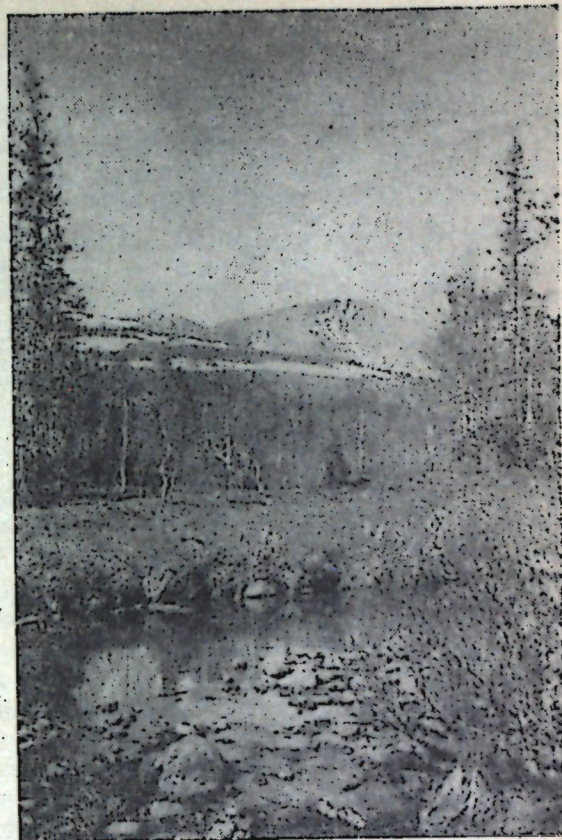


Рис. 11. Долина ручья Пындырма.



Большая вымершая колония найдена нами на Приполярном Урале, на территории Коми АССР, в долине ручья Пындырма, впадающего в р. Торговую, приток р. Шугора (рис. 11). Долина ручья сравнительно небольшая: Левый берег ручья, где располагалась колония, крутой и местами достигает 60°. Колония размещалась в елово-лиственничном лесу с примесью березы и кедра. Частично поселения заходили за верхнюю границу леса в подгольцовый пояс, на небольшие, разбросанные среди горных тундр островки камней, обрамленные кустиками ольхи и рябины. В хорошо развитом подлеске много рябины, ольхи, карликовой березки, красной смородины и шиповника. Травяно-кустарниковый покров развит хорошо, но имеет неравномерную сомкнутость. Здесь растут голубика, черника, водяника, толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi* Spreng), брусника, филлодоция (*Phyllodoce taxifolia* Salisb), иван-чай, золотая розга, пермская ветреница (*Anemone biarmiensis* Iuz.), седмичник, папоротники, злаки и целый ряд других видов. Хорошо выражен мохово-лишайниковый ярус. Россыпи состоят преимущественно из габбро и гранитов с примесью кварца. По следам деятельности пищух в этой колонии можно судить о былой их многочисленности.

Колония пищух в долине ручья Пындырма — самая южная из найденных нами. Однако поселения пищух на Урале встречаются и значительно южнее. По сведениям, предоставленным нам директором Печоро-Илычского заповедника К. О. Мегалинским, поселения пищух имеются в горной части названного заповедника, на склонах гор Сотчем-Ель-Из и Шука-Ель-Из. Вероятно, это южный предел современного ареала северной пищухи на Урале, так как в инвентарном списке млекопитающих бывшего заповедника «Денежкин Камень» (Черныяская, 1958), располагавшегося несколько южнее Печоро-Илычского заповедника, северной пищухи нет. Не встречена она там и нами при исследовании питания куньих (Гашев, 1965). Вместе с тем указание о находках полуископаемых остатков северной пищухи в пещере «Дыроватый Камень» на р. Чусовой (Виноградов, Громов, 1952) не исключает возможных находок поселений пищух южнее Печоро-Илычского заповедника. Таким образом, сведения о распространении северной пищухи на Урале позволяют считать, что в широтном направлении ареал ее ограничен 61—68° с. ш.

### Питание

Имеющиеся в литературе сведения о питании уральской северной пищухи крайне скудны и по существу исчерпываются указаниями на то, что питаются они исключительно растительной пищей (Флеров, 1927) и в течение лета деятельно заготавливают на зиму сено (Остроумов, 1949).

Проведенные нами исследования показали, что пищуха —

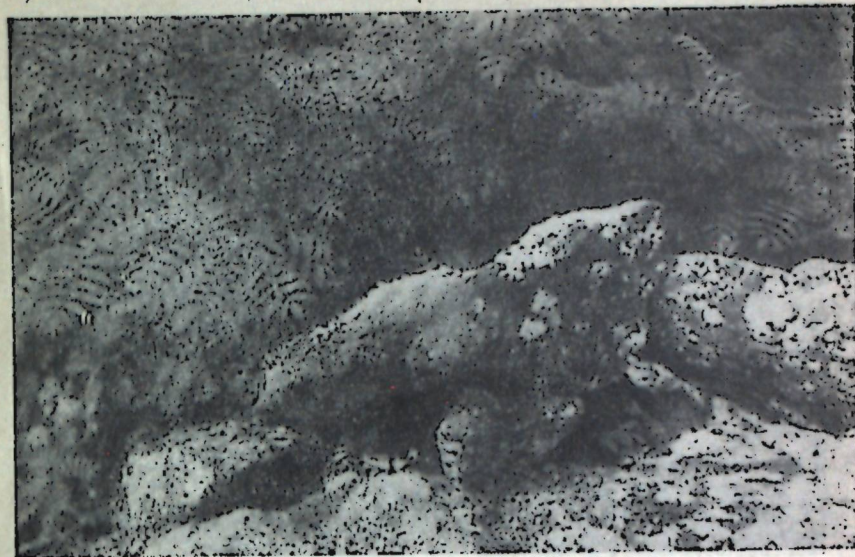


Рис. 12. Заготовленные пищухой веточки рябины.

типичный фитофаг. В выборе корма она неприхотлива и обычно довольствуется тем, что растет поблизости от ее жилья и наиболее доступно. В поисках корма редко удаляется от гнезда далее 100 м. Пищуха активна и зимой, а так как и без того скудная растительность каменистых россыпей зимой для нее в большинстве случаев недоступна, она вынуждена заготавливать себе корм с осени, складывая растения в своеобразные «стожки» в пустотах между камнями (рис. 12, 13), за что получила свое второе название — сеноставка.

Сроки начала заготовок, в зависимости от погодных условий, в разные годы колеблются. В 1963 г., например, первые заготовки в долине р. Соби на склонах горы Яр-Кеу отмечены нами 1 июля, тогда как в 1965 г. в нижнем течении р. Хара-Маталоу (что несколько южнее горы Яр-Кеу) заготовки начались лишь 14 июля, а в долине р. Нырдовмэн-Шор, по склонам массива Рай-Из, в непосредственной близости от горы Яр-Кеу — 18 июля. В 1966 г. в верхнем течении р. Хадата-Юган, на северном пределе ареала пищух, заготовки начались 15 июля. Небезынтересно отметить, что сроки начала заготовок совпадают с началом бутонизации, а массовые заготовки приходятся на период цветения и плодоношения целого ряда растений, заготавливаемых пищухой. В 1963 г. на горе Яр-Кеу заготовки наиболее часто встречаемых в «стожках» растений производились в следующей последовательности: в июле — рябина, иван-чай, черника, голубика, морошка, княженика, березка карликовая; в сентябре — брусника, рябина (опавшие листья), карликовая березка; в октябре — пре-





Рис. 13. Хвощ, заготовленный пищухой.

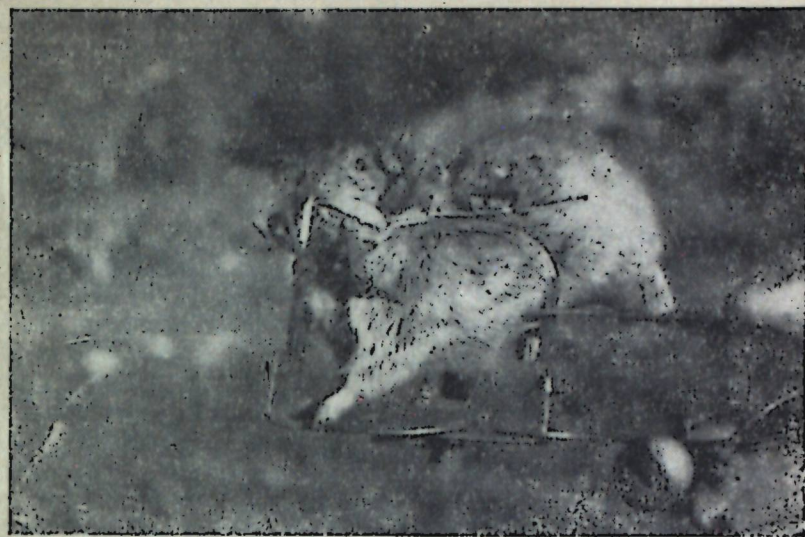


Рис. 14. Молодая пищуха (сеголетка), пойманная в момент заготовки корма.

имущественно опавшие листья рябины. Обычно в поселениях пищух «стожки» ежегодно устраиваются на одних и тех же местах, которые и весной легко обнаруживаются по остаткам сена и обилию на них помета. Иногда в пределах территории, занимаемой одной семьей, «стожки» устраиваются и на новых местах. Наиболее вероятными причинами этого могут быть: увеличение числа потребителей (равно и заготовителей) при значительном приросте семьи в благоприятные годы; уменьшение емкости используемых пустот, с годами заполняемых остатками перегнивших растений и пометом; повреждение укрытий для «стожков» и т. п. Одна семья устраивает несколько «стожков», размеры и количество которых зависят от наличия и объема подходящих для этих целей мест. Чем крупнее «стожки», тем их меньше, и наоборот. В долине р. Хара-Маталоу, например, где поселения пищух расположены среди крупных глыб камня, на одну семью приходится 2—3 «стожка», отдельные из которых по весу более 8 кг. В россыпях по склонам горы Яр-Кеу и в районе среднего течения р. Харбея на одну семью приходится до восьми «стожков» от 100 до 3100 г весом. В заготовках корма принимают участие и сеголетки. Сеголетки поздних пометов в большинстве случаев в первую зиму кормятся на тех же «стожках», что и их родители. В разные годы осенью, во время заготовок, нам неоднократно удавалось отлавливать и взрослых зверьков, и сеголеток на одних и тех же «стожках» (рис. 14). В мае — июне 1963 г. на горе Яр-Кеу на одном из группы «стожков», принадлежащих одной семье, добыто шесть пищух, что

также подтверждает вышесказанное. Заготовки корма, начинаемые отдельными семьями в июле, к августу приобретают массовый характер. В это время зверьки очень активны, и вблизи «стожков» нередко можно видеть пробегающих с веточками в зубах пищух, а оживленный пересвист их не прекращается в течение суток, лишь несколько затихая ночью и днем и вновь усиливаясь в утренние и вечерние часы. Некоторое затишье наступает также в ненастье. Началу заготовок предшествует расчистка старых «стожков», с которых пищухи сталкивают остатки растений прошлых лет заготовок и помет.

Обычно семья пищух начинает устраивать одновременно несколько «стожков» в разных местах, причем в большинстве случаев предварительно не просушивая растения, как это делают алтайская (Хмелевская, 1961) и некоторые северные пищухи (Остроумов, 1949), но соблюдая определенную последовательность в их устройстве. Сложив тонким слоем растения в один из «стожков», зверьки начинают таким же образом укладывать растения в следующий. К моменту, когда во всех подходящих для устройства «стожков» местах первый слой растений уложен, в первоначально сложенных «стожках» они успевают хорошо проявиться; а иногда и подсохнуть, так как устраиваются «стожки», как правило, в хорошо проветриваемых, но укрытых от осадков местах. Если большинство растений пищухи складывают в «стожки» без предварительной просушки, то веточки рябины иногда проявляются. Нам неоднократно приходилось видеть



Состав содержимого «стожков» северной пищухи  
(по данным анализа содержимого 218 осенних стожков и 140 весенних)

№ при- пака	Вид растений	Заготавливаемые части растений
1	Рябина — <i>Sorbus sibirica</i> Hedl	Листья зеленые и красные
2	Иван-чай — <i>Chamaenerion angustifolium</i> Scop.	Стебель с листьями, цветами, плодами
3	Голубика — <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	Веточки с листьями и плодами
4	Березка карликовая — <i>Betula nana</i> L.	Веточки с листьями и плодами
5	Брусника — <i>Vaccinium vitis idae</i> L.	Стебель с листьями и плодами
6	Черника — <i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Стебель с листьями и плодами
7	Княженика — <i>Rubus arcticus</i> L.	Листья, цветы
8	Морошка — <i>Rubus chamaemorus</i> L.	Листья
9	Ольха кустарниковая — <i>Alnus fruticosa</i> Rupr.	Листья
10	Шиповник — <i>Rosa acicularis</i> Lindl.	Веточки с листьями
11	Багульник — <i>Ledum palustre</i> L.	Веточки с листьями и цветами
12	Зеленые мхи	Все растение
13	Водяника — <i>Empetrum hermaphroditum</i> Lge.	Веточки с листьями
14	Малина — <i>Rubus idaeus</i> L.	Веточки с листьями
15	Золотая розга — <i>Solidago virga aurea</i>	Стебель с листьями и цветами
16	Хвощ — <i>Equisetum</i> sp.	Все растение
17	Береза извилистая — <i>Betula tortuosa</i> Led.	Листья
18	Ива мохнатая — <i>Salix lanata</i> L.	Стебель с листьями
19	Злаки — <i>Graminea</i> sp.	Стебель с листьями
20	Ива сизая — <i>Salix glauca</i> L.	Стебель с листьями
21	Спирея — <i>Spireae media</i> Schmidt	Веточки с листьями
22	Папоротник — <i>Dryopteris Linneana</i> Shrist	Листья
23	Папоротник пахучий — <i>Dryopteris fragrans</i> Schott	Листья.
24	Арктоус — <i>Arctous alpina</i> Nied.	Веточки с листьями
25	Толокнянка — <i>Arctostaphylos uva-urusi</i> Spr.	Веточки
26	Ель — <i>Picea obovata</i> Led.	Веточки
27	Лиственница — <i>Larix sibirica</i> Led.	Веточки
28	Лишайники	Все растение

В 1963 г. на склонах горы Яр-Кеу уже 8 мая ива сбросила чешуйки с цветочных почек; у водяники, толокнянки и ольхи набухли почки. 27 мая в районе поселений пищух нами найдены свежие погрызы багульника, папоротника и брусники, а 29 мая — свежие погрызы прорастающих злаков. В выставленный на погрызах капканчик была поймана пищуха. С появлением свежей зелени пищухи целиком переключаются на нее и перестают посещать «стожки», так как к этому времени запасов корма на них почти не остается. Иногда запасы сохраняются лишь на «стожках», хозяева которых зимой погибли. Несмотря на отно-

под кустами рябины массу разбросанных по земле «состриженных» пищухой веточек. При этом по наклонным кустам иногда ей удается забраться и «состричь» веточки рябины на высоте до полутора метров. Часть этих веточек пищуха укладывает в ближайшие «стожки» сразу же, другая часть в течение нескольких дней остается разбросанной по земле и успевает проявиться. Затаскивания растений в ненастную погоду и растрясывания их вновь для просушки при появлении солнца, о чем сообщает Н. А. Остроумов (1949), нам наблюдать не приходилось.

Содержимое «стожков» обычно отражает видовой состав растений, окружающих поселения пищух, однако при этом сказываются и индивидуальные вкусы зверьков. Довольно часто, при наличии нескольких видов растений, в заготовках разных семей преобладают те или иные виды. Иногда «стожки» целиком заполнены каким-нибудь одним видом растений, например рябиной (см. рис. 12), иван-чаем, черникой или карликовой березкой, а в 1966 г. в районе р. Харбей запасы корма одной из семей пищух состояли преимущественно из хвоща (см. рис. 13). Видовой состав заготавливаемых пищухой растений довольно разнообразен (табл. 3). Из таблицы видно, что в запасах преобладают вегетативные органы растений. Однако это вовсе не значит, что пищуха не ест цветов и плодов. Скорее поэтому их и нет в запасах, так как они поедаются в первую очередь. Во всяком случае, в вольере именно так и происходит. Весной растения в «стожках» встречаются в совершенно ином соотношении, чем осенью. Это и понятно, так как при относительной скудости видового состава растений пищуха не всегда имеет возможность обеспечить себя на зиму наиболее предпочитаемым кормом, а чтобы не погибнуть с голоду, вынуждена заготавливать и менее охотно поедаемые растения, часть из которых в ряде случаев и сохраняется к весне. При затяжной весне, исчерпав свои запасы, пищуха нередко восполняет их за счет опавших листьев рябины или ольхи, а иногда переходит на пищу, доступную и зимой — лишайники и мхи.

Большинство наиболее часто встречающихся в «стожках» растений (иван-чай, рябина, карликовая березка, голубика, черника) заготавливаются осенью, так как являются основным кормом пищух. Прочие виды растений служат в большинстве своем вспомогательным кормом и в общем объеме заготовок удельный вес их весьма мал.

Заготовки практически заканчиваются с наступлением устойчивых заморозков, т. е. в октябре, реже в начале ноября. Однако пищухи еще некоторое время появляются на поверхности, и лишь после того как снег ляжет в зиму, они полностью переходят на свои запасы. От гнезд к «стожкам» пищухи прокладывают в снегу множество ходов (рис. 15) и на поверхность не выходят до первых проталин, которые на южных склонах появляются в начале мая. Вегетация растений начинается в мае-июне.





Рис. 15. Вытаивающие весной ходы, проложенные пищухой зимой.

сительно высокую питательность отдельных заготавливаемых пищухой растений, в массе корма пищух малокалорийные, в связи с чем к моменту выхода из-под снега зверьки, за небольшим исключением, истощены и в некоторых случаях не имеют жировых отложений даже в области лопаток и в пахах, где осенью у подавляющего числа пищух обычно имеется хотя бы небольшая прослойка жира. Вес животных в это время равен примерно 94 г<sup>1</sup>, тогда как при уходе под снег осенью средний вес их достигает 99 г. Исключительно мало к весне и содержание витамина А в печени пищух. По нашим данным, за 1963 г. среднее количество его в печени пищух в мае было около 0,58 мг %. С переходом на зеленый корм содержание витамина А в печени повышается и к осени иногда превышает 2,7 мг %. Пищухи охотно поедают шляпочные грибы, а на Приполярном Урале, где в древостое, окружающем поселения пищух, значительная примесь кедрового, они пополняют свой рацион кедровыми орехами, в связи с чем бывают значительно упитаннее полярно-уральских. Вскрытие и исследование пищух, содержащихся в виварии при обилии корма, указывает на высокую потенцию зверьков к накоплению жира и витамина А, которая из-за тяжелых условий существования на Полярном Урале в природе почти никогда не реализуется. В вольере пищухи охотно поедали ряд кормов, не встречающихся в их запасах, а также некоторые совершенно необычные для них корма, как, например, капусту.

<sup>1</sup> Данные приведены по самцам, так как часть самок ранней весной уже беременны.

морковь, свеклу, яблоки, виноград, различные крупы, хлеб, пенья и пр. Пищухи поедали более или менее охотно все даваемые им растительные корма, и вполне естественно, что при наличии других видов растений диапазон их кормов значительно шире (Ким, 1956; Кривошеев, 1964; Шарашидзе, 1951). Наблюдения показали, что аналогично другим формам вида (Воронов, 1964; Капитонов, 1961; Реймерс, 1960; Тимофеева, 1963), поселения северной пищухи на Урале тяготеют к воде. При содержании в неволе, даже при кормлении сочными кормами, без воды зверьки не переживают и пяти дней. Кроме того, в вольере пищухи, как правило, испражняются в воду. Вполне вероятно, что то же самое происходит и в естественных условиях, и это, видимо, не случайно. Помет пищух не поедается капрофагами и сохраняется многие годы. Если бы он не выносился водой, то пищухи периодически вынуждены были бы покидать обжитые места и перемещаться на новые (чего за пять лет наблюдений нами ни разу не отмечено), так как в течение непродолжительного времени и без того небольшие семейные участки были бы буквально завалены пометом. При высоком дефиците благоприятных для поселений мест на Полярном Урале выработавшаяся у местных пищух потребность испражняться в воду, безусловно, выгодна для них и имеет определенное санитарное значение.

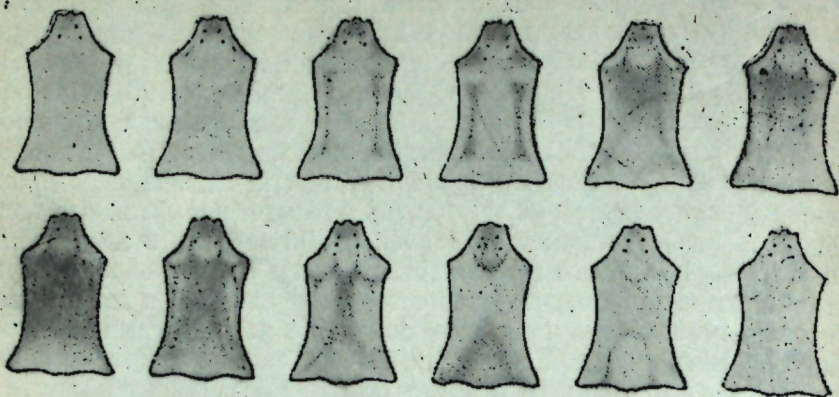
#### Морфология и изменчивость волосяного покрова

Кроме работы К. К. Флерова (1927), описавшего окраску меха уральской северной пищухи в летний период, сведений о ее волосяном покрове в литературе нет. Учитывая то, что многими систематиками окраска шкурок пищух используется в качестве таксономического признака, а также сообщения о меховых заготовках шкурок пищух (Виноградов, Аргиропуло, 1941), мы сочли целесообразным проведение более детального изучения их волосяного покрова.

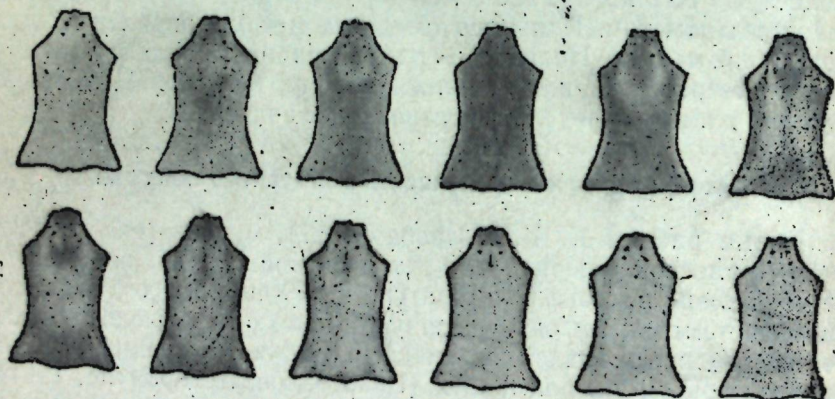
Исследования показали, что, как и у большинства пушных зверей, волосяной покров пищух состоит из волос пяти основных категорий: чувствующих (вибриссы), направляющих, остевых, пуховых и промежуточных. По внешней форме вибриссы и пуховые почти не отличаются от типичных (Кузнецов, 1952), тогда как направляющие, остевые и промежуточные при схожести их с типичными имеют и некоторые различия. Длина вибрисс варьирует в широких пределах, однако даже у взрослых пищух не превышает 52 мм. Достоверных различий в длине вибрисс у зверьков разного пола, как и у зверьков из различных популяций, не наблюдается. Максимальная толщина вибрисс не превышает 0,14 мм. Цвет их также варьирует от светло- до темно-коричневого, почти черного. Расположены вибриссы небольшими пучками только на голове: над бровями, на верхней губе, щеках и подбородке. Количество их не превышает 40 шт.



Весна



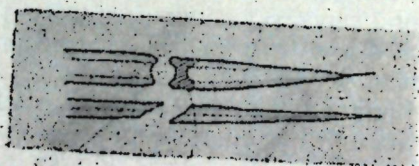
Осень



а



б



в

Рис. 16. Схема лиськи северной пищухи:  
а — по данным автора; б — наименование частей шкурки по Б. А. Кузнецову (1 — мордочка, 2 — межглазье, 3 — лоб, 4 — ухо, 5 — шея, 6 — душка, 7, 15 — лапа, 8 — лопатка, 9 — загривок, 10 — хребет, 11 — бок, 12 — черевцо, 13 — огузок, 14 — бедро); в — диагональный срез ланцетовидной части острого волоса.

Направляющие волосы, как остевые и промежуточные, состоят из двух частей: тонкой цилиндрической основной и более утолщенной верхней, имеющей форму уплощенного веретена. Направляющие волосы по всей длине окрашены в темный цвет, и лишь самая вершина их светлая. Направляющих волос относительно немного. Число их на  $1 \text{ см}^2$  шкурки летом доходит до 72 и зимой до 116 шт. Толщина не превышает  $0,01 \text{ мм}$ . Поперечный срез веретеновидной части направляющих, остевых и промежуточных волос имеет форму двутавровой балки (рис. 16, в). Такая форма этих волос при незначительной толщине обеспечивает им повышенную прочность. Основание стержня перечисленных выше волос овальное. Интересно, что поперечные срезы ланцетовидной части остевых волос некоторых животных, также имеющих тонкий волос, как, например, зайца-беляка (*Lepus timidus* Linnaeus), белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris* Linnaeus) и полевки (*Microtus middendorfi* Poljak) имеют такую же форму, тогда как у ондатры (*Ondatra zibethica* L.) и водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.), ведущих полуводный образ жизни, форма среза круглая. Основную массу кроющих волос составляют остевые. Они несколько короче и тоньше направляющих и имеют зональную окраску. Основание стержня примерно на  $\frac{3}{5}$  длины всего волоса имеет темно-серый цвет<sup>2</sup>. У основания веретеновидной части волос в ряде случаев перехвачен нешироким белым пояском, выше которого окрашен в охряный цвет различных оттенков, и лишь самый кончик его темно-коричневый, а иногда почти черный или, наоборот, белый. Промежуточный волос, как и пуховой, окрашен в темно-серый цвет на всем протяжении, но у вершины его окраска более темная, почти черная. Количество промежуточных волос зимой и летом, по усредненным данным, не превышает 1100 шт. на  $1 \text{ см}^2$ . Наиболее многочисленны пуховые волосы. Число их на отдельных участках зимних шкурок превышает 7 тыс. шт. на  $1 \text{ см}^2$ . Цвет пуховых волос темно-серый, однотонный по всей длине.

Расположены волосы на шкурке пищухи сплошными группами (по терминологии Б. А. Кузнецова, 1952), состоящими из пучков волос различных категорий. Каждый пучок состоит из одного острого или промежуточного волоса и двух-трех пуховых или только из пуховых. Пучки объединены в группы по 2—6, чаще по 5 шт., а группы эти, в свою очередь, располагаются на шкурках косыми к оси тела рядами, примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. Направляющие располагаются единично среди групп волос. «Потоки» волос на верхней части тушки направлены в сторону огузка. На душке, лопатках, боках и бедрах — назад и несколько вниз. На конечностях — сверху вниз.

<sup>2</sup> В данном случае и при последующем изложении названия цветов и оттенков даны по шкале цветов А. С. Бондарцева (1954):



Окраска меха почти не отличается от описанной К. К. Флеровым (1927). Общий тон окраски летнего меха взрослых пищух ржаво-рыжий. От шеи к огузку, вдоль хребта, окраска меха более темная, так как остевые волосы здесь имеют черно-бурые окончания. Лоб темнее спины. Между ушами и несколько впереди них — небольшие, вытянутые вдоль шеи, сероватого тона полоски, более светлые, чем середина шеи и хребет. Душка, особенно щеки, ржавого цвета, постепенно сменяющегося палевым на горле. Вокруг рта волосы более светлые. Мордка сверху бурая. Уши снаружи и изнутри черноватые, с белой каймой по краю (рис. 17, 18). Бока ржавые. Остевые волосы на них не имеют темных окончаний. Нижняя сторона тела палевая. Верх конечностей также палевый. Пальцы с рыжеватым оттенком. Подошвы буровато-серые. Голые места на них темно-бурые. Когти черно-бурые. Общий тон окраски зимнего меха серовато-буроватый. Верх головы, шея, хребет и огузок окрашены более темно, чем бока, и в окраске их наблюдается незначительная струйчатость в связи с темно- и светлоокрашенными кончиками некоторых волос. Бока, часть душки и лопатки палево-охристые. Низ тушки охристо-палевый. Ювенильный мех по окраске близок к зимнему, но более бледный, сероватый и тусклый.

Практика показывает, что пользование стандартной шкалой цветов при описании окраски шкурок не исключает элементов объективной оценки цветовой вариации, что затрудняет анализ изменчивости окраски волосяного покрова пищух, так как не дает точного представления о пределах ее варьирования. Поэтому для оценки размаха изменчивости окраски шкурок пищух мы воспользовались методом фотоколориметрирования (Покровский, Смирнов, Шварц, 1962), позволяющим количественно выразить яркость и оттенок меха. Колориметрированием установлено, что при показателе оттенка  $140,6 \pm 1,1$  белизна зимнего меха равна  $6,6 \pm 0,36$  единиц, а летнего, соответственно,  $147,5 \pm 1,0$  и  $7,0 \pm 0,33$ . Биометрический анализ полученных результатов показал, что, хотя в целом размах изменчивости окраски шкурок пищух по исследуемым признакам невелик, белизна варьирует в более широких пределах, чем показатель оттенка. Тогда как коэффициент вариации показателя оттенка летних шкурок составляет всего лишь 0,67, а зимних 0,78%, белизна, соответственно, равна 4,7 и 5,4%. Таким образом, выявлены достоверные сезонные различия в окраске шкурок пищух по показателю оттенка ( $t=4,6$ ). Сезонные же различия шкурок по белизне оказались недостоверными ( $t=0,81$ ).

Мех взрослых пищух претерпевает две линьки — весеннюю и осеннюю (рис. 16, а). Молодые животные в год своего рождения также линяют дважды. Ювенильный мех у них заменяется летним, сходным с мехом взрослых зверьков. Осенняя линька в основном протекает одинаково со взрослыми. Однако у поздно родившихся зверьков возрастная линька непосредственно пере-



Рис. 17. Линяющая пищуха (весна).



Рис. 18. Уральская северная пищуха



линьки в зависимости от продолжительности линьки половым различиями в их продолжительности.

В период линьки у пещерных мышей, баранов и количества волос на теле животного, особенно, отличаются от летнего их длиной и количеством. У пещерных мышей линька сопровождается сбыванием волос. По усредненным данным, на 1 см<sup>2</sup> поверхности животного насчитывается около

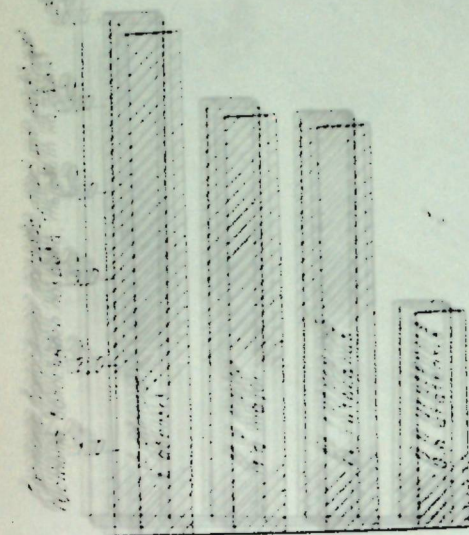


Рис. 19. Убыль волосности пещерных мышей, баранов различных районов на репродуктивных самках разных месяцев. (Данные по пещеркам — автор, остальные — С. С. Шеваров, 1963).

5, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120, 130, 140, 150, 160, 170, 180, 190, 200, 210, 220, 230, 240, 250, 260, 270, 280, 290, 300, 310, 320, 330, 340, 350, 360, 370, 380, 390, 400, 410, 420, 430, 440, 450, 460, 470, 480, 490, 500, 510, 520, 530, 540, 550, 560, 570, 580, 590, 600, 610, 620, 630, 640, 650, 660, 670, 680, 690, 700, 710, 720, 730, 740, 750, 760, 770, 780, 790, 800, 810, 820, 830, 840, 850, 860, 870, 880, 890, 900, 910, 920, 930, 940, 950, 960, 970, 980, 990, 1000.

в, 1000, 2000, 3000, 4000, 5000, 6000, 7000, 8000, 9000, 10000, 11000, 12000, 13000, 14000, 15000, 16000, 17000, 18000, 19000, 20000, 21000, 22000, 23000, 24000, 25000, 26000, 27000, 28000, 29000, 30000, 31000, 32000, 33000, 34000, 35000, 36000, 37000, 38000, 39000, 40000, 41000, 42000, 43000, 44000, 45000, 46000, 47000, 48000, 49000, 50000, 51000, 52000, 53000, 54000, 55000, 56000, 57000, 58000, 59000, 60000, 61000, 62000, 63000, 64000, 65000, 66000, 67000, 68000, 69000, 70000, 71000, 72000, 73000, 74000, 75000, 76000, 77000, 78000, 79000, 80000, 81000, 82000, 83000, 84000, 85000, 86000, 87000, 88000, 89000, 90000, 91000, 92000, 93000, 94000, 95000, 96000, 97000, 98000, 99000, 100000.

Очевидно, что низкие температуры способствуют сбыванию волос у пещерных мышей. В зависимости от температуры сбывание волос происходит в различные сроки. В зависимости от температуры сбывание волос происходит в различные сроки.

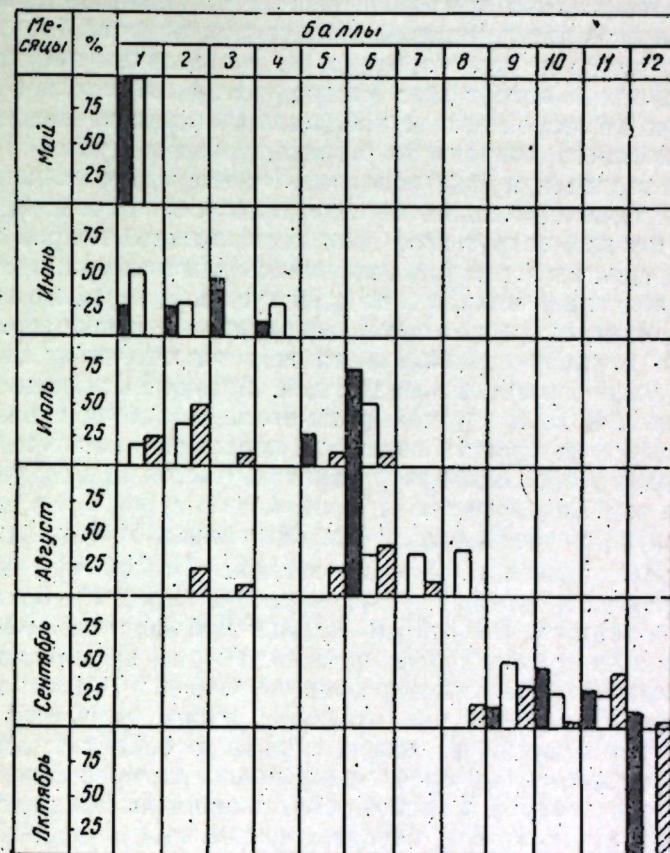
Из целого ряда взаимосвязанных факторов, обуславливающих сроки сезонной линьки пещух, важное значение имеют погодные условия и общее состояние животных. Обычно при затяжной холодной весне, с поздними возвратами холодов и снеготаями, задерживающими вегетацию растений, истощенные бактериями зверьки, испытывающие к тому же недостаток витаминизированного корма, приступают к размножению в более поздние сроки. Соответственно меняются и сроки линьки. В неблагоприятные для пещух годы средние даты линьки против средних многолетних могут сдвигаться более чем на 20 дней.

В период брачных игр (ранней весной) самцы и самки самок. Чаще появились из-под света, они более самок подвержены воздействию света, и, возможно, поэтому механизм линьки у них срабатывает раньше (Мельникова, Ларонов, 1944; Дубинин).

<sup>3</sup> Замеры температуры внутри пещеры автором Уральского государственного университета Е. С. Носовым прибором, им же сконструированным.

1950; Крыльцов, 1958). Не последнюю роль в отставании сроков линьки самок играет беременность. Нами замечено, что в момент беременности интенсивность линьки зверьков ослабевает.

В весеннюю линьку пещухи вступают относительно поздно, и в сравнении с осенней она более растянута (рис. 20). Растя-



1 — взрослые самцы, 2 — взрослые самки, 3 — молодые самцы и самки (Красный Камень, 1963 г.).

Рис. 20. Ход линьки пещух:

1 — взрослые самцы, 2 — взрослые самки, 3 — молодые самцы и самки (Красный Камень, 1963 г.).

нутость сроков весенней линьки вообще свойственна северным пещухам, так как наблюдается и в низовье р. Лены (Капитонов, 1961), и в Забайкалье (Павлов, 1949), на р. Туре, притоке Нижней Тунгуски (Наумов, 1934) и во многих других местах ее обитания. Интересно, что сроки сезонной линьки северных пещух, несмотря на обширность ареала, охватывающего различные географические зоны, очень близки, и крайние даты укладываются



в пределы внутрипопуляционной изменчивости сроков линьки. Если сроки смены волосяного покрова могут не совпадать в разные годы, последовательность линьки северной пищухи протекает обычно по единой для обоего пола схеме (см. рис. 16, а). В 1963 г., например, добытые в конце мая зверьки были в зимнем меху, без каких-либо признаков весенней линьки. В первой декаде июня внешних изменений в волосяном покрове большинства пищух также не было заметно, но у отдельных зверьков на мордке, душке и вокруг глаз мездра слегка потемнела и начал течь волос. Во второй декаде наблюдалось незначительное поредение волосяного покрова на мордке, боках и душке. Темные пятна на голове и душке усилились и еще более расплылись, однако потемнение мездры не захватило всей головы. К концу июня на мордке, вокруг глаз и щеках волосяной покров значительно поредел и в его окраске появились рыжевато-ржавые тона. Поредел волосяной покров и по всей тушке. К середине третьей декады линные пятна на мордке, вокруг глаз и душке еще более потемнели и распространились на всю голову, не захватывая лишь небольшие участки позади ушей. Появились темные полоски по бокам. К концу декады потемнение с боков и душки распространилось на область лопаток и переднюю часть хребта, но позади ушей мездра все еще оставалась чистой. В начале июля на душке мех по цвету слабо отличался от майского, однако мордка, щеки и часть душки уже очистились от зимних волос и приобрели рыжевато-ржавый оттенок. Потемнение мездры распространилось на весь хребет, череве и бедра. На боках она начала очищаться. Во второй декаде наблюдалась наиболее интенсивная текучесть волоса на всей шкурке, кроме головы, и общая окраска меха стала рыжевато-ржавой. Темная мездра сохранялась по всей шкурке, исключая огузок, часть шеи и уже очистившиеся участки на щеках, душке и боках. К середине второй декады внешние проявления линьки мало заметны. Зимний волосяной покров, кроме огузка, полностью заменился летним. На лопатках, хребте, бедрах и череве иногда еще сохранялось потемнение мездры. К концу декады потемнела мездра на огулке и шее. В начале третьей декады незначительное выпадение волоса наблюдалось в области огузка, где мездра еще не очистилась. К середине декады мездра чистая по всей площади шкурки, но иногда узкие темные полоски сохраняются на конечностях и небольшие пятна на огулке и шее. В конце третьей декады июля линька у многих зверьков закончилась, но еще встречались особи, преимущественно самки, в начальной стадии линьки. В августе весенняя линька пищух в основном закончилась и некоторые зверьки вступили в осень. В 1963 г., при средней дате весенней линьки 24 июня, средняя дата осенней линьки приходилась на 8 сентября. Уже в начале третьей декады августа наблюдалось потемнение мездры на мордке и вокруг глаз. Увеличилось и приобрело более темный цвет пятно на душке. Появи-

лись узкие темные полоски на душке и у основания передних конечностей. Во второй половине декады линное пятно появилось на мездре в области лопаток и, растекаясь по хребту, распространилось на огузок, а в передней части слилось с потемневшими участками головы. Некоторое время чистая мездра сохранялась на загривке и позади ушей. На мордке и щеках мех стал длиннее и гуще. В первой декаде сентября уже хорошо заметен подрост зимних волос. От головы до огузка мездра приобрела черный цвет, и потемнение ее распространилось на бока. К середине второй декады чистая мездра сохранялась лишь на череве, бедрах и конечностях. Длина волос заметно возросла. Мех стал гуще, и рыжевато-ржавые тона в его окраске постепенно сменились серовато-буроватыми. К концу декады потемнела мездра на череве и конечностях. Одновременно она посветлела вокруг ушей, на загривке и на лопатках. Посветление мездры от загривка и лопаток распространилось на бока. На части шкурок мездра очистилась на хребте и лопатках. К концу третьей декады большая часть шкурок полноволосые. На затылке и огулке линные пятна побледнели, и мездра почти полностью очистилась. Темный цвет ее сохранился лишь на душке, череве и бедрах и на конечностях. К началу октября линька полностью закончилась. Мездра очистилась, и только на душке сохранилось небольшое темное пятнышко, не исчезающее и зимой. В аналогичной последовательности протекает осенняя линька и у северной пищухи в низовье р. Лены (Капитонов, 1961). Таким образом, по типу линьки пищух ближе к цефалоцеркальному (Kryltzov, 1964). При сопоставлении весенней и осенней линьки видно, что смена волосяного покрова пищух осенью происходит не в обратном порядке, как принято считать (Наумов, 1934), а скорее повторяет последовательность весенней.

Последовательность смены ювенильного волосяного покрова во многом совпадает с весенней линькой взрослых особей, но протекает она значительно интенсивнее. В 1963 г. первые признаки ювенильной линьки появились 20/VII, а к 15/VIII молодые зверьки линьку уже закончили. Таким образом, весь процесс ювенильной линьки у сеголеток появляется в конце третьей декады августа, т. е. одновременно с появлением первых признаков осенней линьки у взрослых зверьков. Протекает она почти так же, как и у взрослых животных.

Вышеприведенная схема последовательности и сроков линьки пищух характеризует сезонные и возрастные изменения волосяного покрова популяции в целом. Линька же отдельных особей протекает в более сжатые сроки. Просмотр большой партии шкурок пищух (более 300) показал, что форма и расположение линных пятен на шкурках в пределах некоторых фаз неодинаковы. Таким образом, хотя процесс линьки осуществляется по определенной единой схеме, в мелких деталях он не однообразен.



Кожный покров пищух очень тонок (около 0,1 мм) и непрочен, из-за чего снять со зверька шкурку, не порвав ее, очень сложно. Теплоизоляционные свойства шкурок низкие. Из сказанного следует, что шкурка уральской северной пищухи как пушно-меховое сырье ценности для народного хозяйства не представляет.

### Размножение, рост, развитие

Биология размножения северной пищухи изучена слабо. До настоящего времени нет единого мнения даже относительно числа ежегодных выводков и количества рождающихся. Нередко для одних и тех же физико-географических районов приводятся различные данные. В. И. Капитонов (1961), проводивший наблюдения над северной пищухой в низовье р. Лены, считает, что она приносит в год один выводок, состоящий из двух-шести детенышей. По данным В. Г. Кривошеева (1964), в тайге Колымской низменности у пищух бывает два выводка по три-шесть зверьков. В полосе южной тайги и Средней Сибири, по сообщениям различных авторов, северная пищуха приносит два-три выводка (Реймерс, 1966), два (Шарашидзе, 1951; Шубин, 1963) и, наконец, один выводок (Воронов, 1964; Ревин, 1968). Биология размножения уральской географической формы северной пищухи не изучена совершенно. Единственное указание о том, что северная пищуха на Урале приносит один-два выводка по три-восемь детенышей в каждом (Остроумов, 1949), ничем не обосновано.

Как показали наши исследования, сроки размножения северной пищухи на Полярном и Приполярном Урале варьируют в зависимости от экологической обстановки в различные годы, однако их средние сроки за ряд лет почти не отличаются от сроков размножения некоторых более южных форм вида (Наумов, 1934; Воронов, 1964). Короткий период полярного лета вынуждает пищух первый этап размножения проводить под снегом. В благоприятные для пищух годы брачные игры начинаются в начале мая. В конце мая большинство самок оказываются беременными. В 1963 г. первая кормящая самка добыта 24 июня, а первые прибылые — 10 июля. Позднее 18 июля в этом году беременные самки нам не встречались. В 1965 г. беременная самка добыта лишь 12 июня, а первый прибылой — 6 августа. Беременные самки встречались вплоть до 3 августа. Анализ метеорологических данных за эти годы и данные фенологических наблюдений показывают, что зима 1962—1963 гг. была относительно мягкой и многоснежной<sup>4</sup>. Весна наступила рано. Уже во второй декаде мая снег стаял, и к концу месяца максимальная температура воздуха достигла 17,3°С. Зимой 1964—1965 гг. при глубине снежного покрова 12—16 см морозы достигали —44°С. Весна затянулась.

<sup>4</sup> Помимо собственных наблюдений, для общей характеристики погодных условий нами использованы материалы метеонаблюдений Салехардской гидрометеостанции, расположенной в 40—50 км от основных мест отлова пищух.

Снежный покров и отрицательные температуры на почве сохранялись в течение всего мая, а снегопады наблюдались еще и в июне. Очевидно, что неблагоприятные погодные условия в 1965 г. послужили одной из причин сдвига сроков размножения пищух. Наблюдения за ряд лет (1963—1967) показывают, что глубокое промерзание почвы при малоснежной морозной зиме, а также затяжная холодная весна с поздними возвратами холодов, задерживающих вегетацию растений, ведут к голоданию пищух, вынуждают переходить на непривычное им питание и обычно сопровождаются запаздыванием сроков размножения. Аналогичное явление отмечено и у других форм этого вида (Штильмарк, Хлебников, 1963), и некоторых других видов (Бернштейн, 1964; Шубин, 1965). Таким образом, погодные условия, определяющие состояние кормов, из-за специфических условий существования пищух оказывают большее влияние на сроки их размножения, нежели непосредственно свет, обычно стимулирующий развитие половых желез и обуславливающий ритмику размножения многих млекопитающих (Светозаров, Штрайх, 1940; Дементьев, Ларионов, 1944; Дубинин, 1950) и птиц (Кабак, Тереза, 1939). С другой стороны, сдвиги сроков размножения могут быть проявлением реакции популяции на неблагоприятные условия внешней среды и обусловлены перестройкой структуры популяции (Шварц, 1958, 1959, 1960).

Внешние проявления гона у пищух мало заметны. Ни дерущихся самцов, ни спующих среди камней зверьков или их свиста в период гона нам наблюдать не приходилось. Нет следов драк и на шкурках зверьков, отловленных весной. Однако в период гона самцы попадают в капканы чаще самок, что связано с несколько большей активностью их в это время. Исследования половых желез показали, что к моменту гона резко увеличиваются размеры и вес семенников пищух. Максимальная длина их достигает 16 мм, а вес — 0,328 г<sup>5</sup>. В сравнении со стадией покоя длина семенников возрастает более чем в 5 раз, а вес почти в 22 раза. Примерно в 8,5 раз увеличивается и вес яичников, максимальный вес которых в момент гона приближается к 0,017 г. Период размножения пищух растянут. Беременные самки встречаются с мая по июль, а в годы, когда сроки размножения запаздывают против обычных, встречаются и в августе. Таким образом, средняя продолжительность периода размножения пищух на севере Урала около двух месяцев. Растянутость периода размножения северной пищухи, обусловленная, по всей вероятности, генетической и генотипической разнокачественностью популяций, при низком воспроизводственном потенциале пищух в условиях Субарктики для поддержания их численности оказывается весьма полезным приспособлением. В благоприятные годы в размножении участвуют все перезимовавшие самки. Встреча-

<sup>5</sup> В данном случае, как и во всех последующих, приведен средний вес одного семенника без придатка. Для самок указан вес одного яичника.



ющиеся иногда в июне-июле единичные экземпляры, не имеющие признаков беременности или недавних родов, лишь подтверждают растянутость сроков гона, а не свидетельствуют о прохолостании части самок, так как они обычно бывают вполне подготовленными к размножению, а в мазках из влагалища у некоторых из них обнаруживается сперма. К августу при благоприятных условиях признаки участия в размножении наблюдаются уже у всех самок.

В течение года северная пищуха на Урале приносит один выводок. Однако единственная добытая за весь исследуемый период родившая самка со следами повторной беременности говорит о потенции пищух к неоднократному размножению в течение одного года, которая, очевидно, тормозится отсутствием в организме резервов для связанных с этим энергетических затрат. Массовый выход молодых, наблюдаемый в благоприятные для пищухи годы лишь в июле, также свидетельствует о наличии у пищух одного выводка в год. Если допустить, что пищуха в один сезон дает два приплода, то массового появления молодых следовало бы ожидать и в августе, причем в большем количестве, чем в июле, так как первые выводки в большинстве случаев бывают менее многочисленны в сравнении с повторными, появившимися при более благоприятных условиях (Асписов, 1936; Слудский, 1953; Шубин, 1965). В действительности этого не наблюдается.

Резкий спад половой активности у пищух в благоприятные годы происходит в июле. Семенники теряют упругость, становятся дряблыми, уменьшаются в размерах и вес их снижается. В августе в мазках из семенных канальцев у большинства пищух уже не обнаруживается зрелых сперматозондов. В годы, когда

размножение запаздывает, вес и размеры семенников в июле несколько выше обычного в это время. В 1963 г. вес семенников в июле колебался около  $0,069 \text{ г} (\pm 0,034)$ , тогда как в это же время в 1965 г. составлял  $0,158 \pm 0,021 \text{ г}$ . В этом же году в августе, как видно из табл. 4, встречались особи с функционирующими семенниками, содержащими большое количество зрелых сперматозондов в семенных канальцах. Аналогичное явление в эти годы наблюдалось и в весе яичников:

Таблица 4  
Изменение количества зрелых сперматозондов в мазках из семенных канальцев пищух в 1965 г., % от числа исследуемых зверьков

Месяц	Много	Мало	Нет
Июнь	100	—	—
Июль	50	50	—
Август	11,7	11,7	76,6

в июле 1963 г. средний вес последних приближался к весу их в состоянии покоя и был равен  $0,005 \pm 0,0005 \text{ г}$ , а в июле 1965 г. они весили почти вдвое больше —  $0,010 \pm 0,0016 \text{ г}$ . Во всех случаях достоверность сравниваемого цифрового материала подтверждена статистически.

Количество детенышей в выводке у пищухи непостоянно и в зависимости от индивидуальных особенностей родителей, условий внешней среды и целого ряда прочих причин колеблется от двух до пяти. Среднее число детенышей в выводке, исходя из числа эмбрионов, в 1963 г. составляло 3,6 экз., а в 1964, 1965, 1966 гг., соответственно, 3,2; 2,5; 2,0 экз. Соотношение числа резорбирующихся эмбрионов и общего числа их показывает, что эмбриональная смертность уральской северной пищухи, как и у пищух некоторых других видов (Бернштейн, 1964; Шубин, 1965), в благоприятные годы невысока; однако в годы с неблагоприятной экологической обстановкой, как показал анализ нашего материала, смертность может быть значительной. Судя по числу эмбрионов, подвергшихся резорбции, в 1963 г. эмбриональная смертность была в пределах 5,5%, тогда как в 1964 г., при менее благоприятной экологической обстановке, она возросла до 12,5% и, наконец, в 1966 г., когда условия существования для пищух складывались еще более неблагоприятно, эмбриональная смертность достигла 25%.

В целях установления сроков беременности, темпов роста и развития новорожденных пищух был поставлен и успешно осуществлен опыт разведения пищух в неволе (Гашев, 1968, 1968а). Установлено, что беременность уральской северной пищухи, как и близкой к ней *O. princeps* Richard (Severald, 1950), длится примерно месяц (в нашем опыте 28 дней). Наблюдения над новорожденными позволили установить, что в противоположность малой пищухе, детеныши которой появляются на свет голыми (Шубин, 1965); у исследуемой нами детеныши при рождении имели относительно густой, но короткий волосяной покров на голове, спине, боках и огулке. В то же время мордка, душка, череве и нижняя часть конечностей были покрыты редкими белыми волосками, через которые просвечивалось розовое тело (рис. 21). При появлении на свет щенки весили 8 и 8,5 г. У них были прорезавшиеся резцы и предкоренные зубы, на пальцах черные коготки. Глаза и слуховые проходы закрыты. Щенки могли быстро ползать и слабо пищали. Уже на третьи сутки общая окраска их тела значительно посветлела и приобрела палевый оттенок. На пятые сутки у щенят открылись слуховые проходы, на седьмые-восьмые они прозрели и уже пытались кусаться, когда их брали в руки. На четырнадцатые сутки молодые впервые появились на поверхности. На пятнадцатые бегали по вольеру, ели траву, грызли веточки, подолгу грелись на солнце, пробовали пить воду, однако постоянно находились под наблюдением матери. На шестнадцатые сутки они уже проявляли полную самостоятельность. К этому времени каждый из них занял для себя определенное гнездо. На девятнадцатые сутки щенки по размерам и весу не уступали молодым пищухам, впервые появляющимся из гнезд в природных условиях (табл. 5). Анализ табл. 5 показывает, что, как и у подавляющего большин-



состояние млекопитающих, у которых размеры уже в раннем возрасте колонируются, у млекопитающих размеров взрослых. Переход на питание крупными животными осуществляется вскоре после рождения обусловлено развитием зубного ряда, развитием ланцетной части черепа. До мере увеличения объема

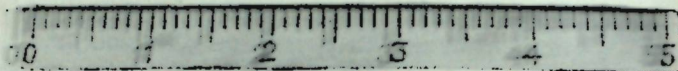
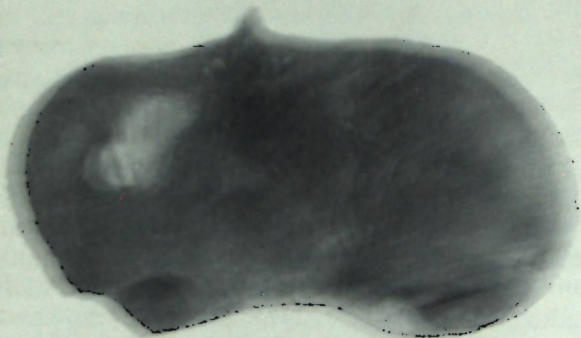


Рис. 21. Эмбрион пищухи накануне рождения.

Таблица 5

Изменение веса (г) и размеров тела (мм) пищух в процессе роста

Дата измерения	Вес тела		Длина тела		Длина задней ступни		Длина уха		Максимальная длина хвоста	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
31/VII	8,5	8,0	51,0	50,0	9,0	8,0	4,0	3,5	—	—
5/VIII	16,5	14,5	70,0	58,0	16,0	14,0	5,0	4,8	12,0	11,0
10/VIII	21,1	23,7	83,0	76,0	19,0	18,0	7,0	6,0	17,0	15,0
15/VIII	32,3	31,5	100,0	98,0	20,5	20,0	9,3	8,9	23,6	22,1
18/VIII	37,0	37,5	109,0	111,0	21,2	21,0	12,1	12,0	29,2	27,0
21/VIII	42,5	48,0	113,0	117,0	22,0	22,0	13,0	12,5	34,0	32,0
24/VIII	48,0	51,5	116,0	121,0	22,0	22,0	13,0	13,0	37,0	36,0
23/VIII	52,5	60,0	119,0	131,0	22,0	22,0	13,0	13,0	42,0	42,0
2/IX	61,0	67,0	122,0	138,0	22,0	22,0	13,0	13,0	44,0	47,0
7/IX	68,5	75,5	132,0	140,0	22,0	22,0	13,0	13,0	50,0	52,0
12/IX	70,0	80,5	132,0	140,0	23,0	22,0	13,0	13,0	50,0	52,0
17/IX	80,0	82,5	134,0	142,0	23,0	23,0	13,0	14,0	49,0	47,0
22/IX	91,3	102,2	135,0	144,0	23,0	23,0	13,0	14,0	47,0	45,0
27/IX	92,0	104,5	137,0	145,0	24,0	24,0	13,0	14,0	47,0	40,0
2/Х	94,0	111,0	140,0	145,0	24,0	24,0	13,0	14,0	42,0	36,0
10/Х	99,0	116,0	142,0	145,0	24,0	24,0	13,0	14,0	32,0	32,0

Примечание: В таблице приведены данные измерений пищух (1 и 2), родившихся в июле 31/7 1967 г.

размеров черепа и отдельных его частей ширина межглазничного промежутка и высота черепа, достигнув определенной величины, на ранних стадиях роста стабилизируются. При этом череп, уплощаясь, как бы разворачивается от основания наружу. Анализ данных промеров тела животных, добытых осенью и ранней весной следующего года, позволил установить, что даже при благоприятной экологической обстановке не все пищухи заканчивают рост в год своего рождения. По нашим измерениям, средняя длина тела животных, добытых осенью 1963 г. ( $n=41$ ), была  $150 \pm 1,3$  мм. Весной 1964 г. средняя длина пойманных на этих же участках зверьков ( $n=18$ ) составила лишь  $136 \pm 1,8$  мм. Выяв-

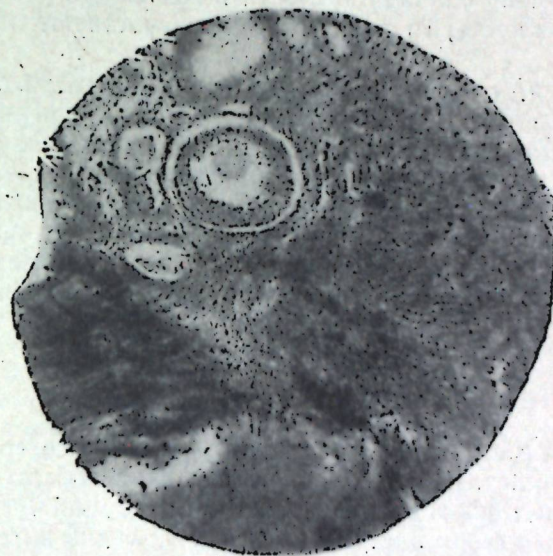


Рис. 22. Гистологический срез яичника пищухи-сеголетки (экз. добыт 13/IX 1963 г.).

ленная разница в размерах тела пищух весной и осенью статистически достоверна. Если иметь в виду более высокую смертность зимой среди «старых»<sup>6</sup> особей (уже закончивших рост и поэтому наиболее крупных), то снижение среднего показателя длины тела пищух к весне за счет изменившегося в популяции соотношения возрастных групп в пользу «молодых» животных очевидно. Пищухи, рост которых в год рождения полностью не закончился, весной следующего года продолжают расти, однако на фоне постепенно отмирающих наиболее старых особей рост их с мая по июль мало заметен. К концу периода размножения смертность среди наиболее старых особей возрастает, на что указывает увеличение числа приходящихся на одну самку прибы-

<sup>6</sup> В данном случае под «старыми» подразумеваются особи, уже зимовавшие, под «молодыми» — зимующие впервые.



ных, уже в августе (4,3) превышенного среднего количества (3,5) эмбрионов. В сентябре на каждую пойманную самку приходится 7,2 приплода. Число приплода в данном случае даже несколько снижено, так как не учтена выборочность отлова на спящих, причем вероятность поимки взрослого зверька выше, чем приплода.

Найболее сформировавшиеся фолликулы у самок в возрасте трех-четырех месяцев (рис. 22), найденных нами при гистологическом исследовании яичников мышух, свидетельствует о том, что рано родившиеся мышухи уральской географической формы, как и мышухи некоторых других форм вида (Кривошеев, 1964), достигают половой зрелости в год своего рождения, но в противоположность им в размножении участвуют лишь на следующем году.

Подводя итог сказанному, следует особо отметить, что специфические условия существования уральской северной мышухи, сглаживающие громадные колебания элементов климата Полярного Урала и обеспечивающие относительно стабильность микроклимата мест обитания, наложили определенный отпечаток на ее жизнеспособность, в силу чего небольшое число детенышей в помете и лишь один выводок в году обеспечивают нормальное существование мышух, несмотря на суровые условия Субарктики.

### Структура популяции

Сведений о структуре популяций уральской северной мышухи в литературе нет. Вместе с тем исследование структуры популяций различных форм животных, в том числе и мышухи, представляет не только теоретический, но и практический интерес, так как способствует выявлению механизмов, обеспечивающих существование популяций как единого биологического комплекса при изменяющихся условиях среды.

### Топографическая структура

Топографическая (Шварц, 1960), или пространственная, структура поселений уральской северной мышухи определяется не только или не столько биологической спецификой вида, сколько наличием пригодных для поселения каменистых россыпей, вкрапленных в горный ландшафт Полярного и Приполярного Урала отдельными изолированными пятнами, в связи с чем ареал мышухи приобрел характер «сложного кружева».

Живут мышухи обособленными колониями, нередко разбросанными между собой многими десятками километров территории, для поселений непригодной, а также естественными преградами (реки, открытые пространства тундр, сплошные массивы горной тайги и пр.), в связи с чем вероятность взаимообмена

между такими колониями ничтожно мала, и их можно рассматривать как замкнутые популяции. Вместе с тем встречаются колонии, между которыми имеются вполне пригодные для поселений, но не занятые пищухой участки, однако и эти колонии также оказываются обособленными, хотя взаимообмен особями между ними не исключен.

Большие колонии пищух на Урале встречаются редко и обычно тяготеют к середине ареала. Наиболее крупные колонии найдены К. К. Флеровым (1927) в верховьях рек Сыни и Ляпина. Самая большая из обследованных нами колоний (гора Яр-Кеу) занимает площадь около 20 га. На северном пределе ареала, в долине р. Хадата-Юган, площадь каменистых россыпей, на которых расположена колония, не превышает 5 га. На юге ареала отдельные колонии занимают площадь всего лишь около 1 га (г. Педы). Высоко в горы поселения пищух не заходят, и большинство их приурочено к верхней границе леса. Колония складывается из отдельных семей, состоящих, как и у алтайской пищухи (Хмелевская, 1961), из родительской пары зверьков и их потомства. Каждая семья заселяет одну или несколько гряд каменистых россыпей, чаще соединенных между собой небольшими перешейками камней, но иногда и разобщенных узкими полосками кустарничков или кустарников. Занимаемые семейей участки невелики. Размер их в большинстве случаев определяется площадью самих россыпей, наличием для устройства «стожков» пустот и колеблется в пределах 400—600 м<sup>2</sup>. Количество семей в различных колониях в зависимости от обстановки может исчисляться единицами или несколькими десятками. Число семейных участков на территории отдельно взятых уже сложившихся колоний почти не изменяется по годам, хотя численность зверьков в них в разные годы неодинакова. В колонии пищух, расположенной в долине р. Хадата-Юган, например, на площади 5 га нами выявлено всего лишь 6 семейных участков (в среднем 1,2 участка на 1 га территории колонии), тогда как в колонии на горе Яр-Кеу их насчитывается не менее 25 (1,25 участка на 1 га). В 1963 г. при интенсивном отлове с мая по октябрь в этой колонии добыто 153 пищухи, т. е. свыше 6 экз. на каждый семейный участок. Наибольшая плотность семейных участков отмечена нами в одной из харбейских колоний, где на площади 2,5 га располагается их не менее 10 или в среднем по 4 участка на каждом гектаре. Однако в 1966 г. в августе — месяце, наиболее удобном для отлова, там поймано всего 20 пищух, или в среднем по 2 экз. на семейный участок, несмотря на то, что колония до этого не облавливалась. В течение пяти лет (1963—1967) наблюдений над колонией пищух, расположенной на склонах горы Яр-Кеу, нам лишь один раз (в 1964 г.) удалось найти вновь устраиваемый «стожок» на еще «не обжитом» месте. Причиной этого мог быть особенно интенсивный облов колонии в предшествовавшем году.



Обилие экскрементов, а также многолетние остатки полу-осгнивших растений на «стожках» и около них свидетельствуют о привязанности пищух к определенным местам. Поимка взрослых зверьков разного пола весной и в период массового появления молодняка в непосредственной близости от гнезд, а иногда на одних и тех же «стожках» указывает на то, что самцы не покидают семейных участков даже в период размножения, как это наблюдается у степной пищухи (Шубин, 1963). Явно выраженных миграций за все время наблюдений нами не отмечено даже в конце летнего периода, когда большая часть зверьков покидает родительские гнезда и разбивается на пары. Наблюдения, проведенные нами над пищухами в естественных условиях и в вольере, показали, что молодежь покидает родительские гнезда вскоре после перехода на питание растительной пищей, в возрасте около 20 дней. Поселяются молодые зверьки рядом с родителями на одной и той же гряде камней, и лишь в случаях, когда площадка каменистых россыпей, на которых расположен участок родителей, слишком мала и мест, пригодных для устройства «стожков», нет, или она уже занята другими парами, молодежь вынуждена выселяться на другие гряды камней. Аналогичное же явление происходит в период формирования пар при несоответствии числа особей противоположного пола. Зверьки поздних пометов вынуждены вместе с родителями, кормясь на их «стожках», в устройстве которых сами принимают непосредственное участие. Основная масса пищух разбивается на пары осенью. Это хорошо прослеживается в период массовой заготовки ими корма. Дневные наблюдения за ходом заготовок в это время на сравнительно небольших участках позволяют выявить несколько групп «стожков», устраиваемых определенными парами. При отлове и исследовании этих пар в большинстве случаев зверьки оказываются противоположного пола. Косвенным подтверждением формирования пар осенью может служить также отсутствие следов драк на шкурках зверьков в период гона и имеющиеся в литературе сведения относительно некоторых других видов пищух (Бернштейн, 1964). Семейные участки пищух обособлены друг от друга. Даже при наличии между ними гряд камней, по тем же условиям пригодных для поселения, они всегда остаются разобщенными. Расстояние между ближайшими «стожками» семейных участков, по нашим наблюдениям, не менее 120 м. Кроме того, заметных на камнях следов мочи, маркировка занятых пищухой участков осуществляется также голосом. Для выяснения взаимоотношений между зверьками в колонии нами проделан следующий опыт. В сообщившиеся между собой клетки с искусственными гнездами было помещено шесть пищух (одни самцы и пять самок), отловленных на одном из семейных участков. Из-за скученности, драк между ними не происходило. Для контроля можно было наблюдать гонящихся друг за другом зверьков. При вскрытии павших зверьков следов драк

на их шкурках не обнаружено. Чрезмерная упитанность всех зверьков также свидетельствовала об относительно мирном их сосуществовании. Противоположная картина наблюдалась при совместном содержании пищух, отловленных в одной колонии, но на разных участках (3 самца, 3 самки, у двух пол не определен). Сразу же после выпуска их в вольер между ними начались жестокие драки, в результате которых в живых остались лишь два наиболее крупных зверька (самец и самка). На тушках погибших зверьков были глубокие раны от покусываний, и они были сильно истощены. Проведенный опыт позволяет предположить, что в природе семейные участки не только маркируются, но и активно защищаются от пришельцев с других участков, в то время как индивидуальные участки пищух, располагающихся на одних и тех же семейных участках, могут перекрываться, не вызывая особых осложнений во взаимоотношениях между зверьками.

### Возрастная структура

Анализ возрастной структуры популяций немислим без установления возраста составляющих их отдельных особей или выявления возрастных групп. Однако надежных методов определения возраста большинства видов диких животных до сих пор не существует. Нет общепринятой методики и для определения возраста пищух, хотя необходимость в этом в связи с углублением экологических исследований семейства *Ochotonidae* очевидна. Еще в 1935—1937 гг. П. В. Юргенсон (1939), считая неприемлемым разработанный на грызунах метод определения возраста по строению и стертости зубов (Серебренников, 1931; Наумов, 1934), ввиду их постоянного роста у пищух, определял возраст последних по числу бороздок на когте второго снаружи пальца передней лапы. Предпринимались попытки определить возраст пищух по состоянию меха (Тарасов, 1950), по размерам гребней для прикрепления мышц на нижней челюсти (Хмелевская, 1961; Бернштейн, 1964). В. И. Капитонов (1961) определял возраст пищух по состоянию половой системы, молочных желез, сосков; В. Г. Кривошеев (1964) — по комплексу черепных признаков. Оригинальный метод определения возраста красной и большеухой пищух (по числу линий склеивания в периостальной зоне нижней челюсти) предложили А. Д. Бернштейн и Г. А. Клевель (1965).

Изучая возрастную изменчивость уральской северной пищухи, мы попытались выяснить надежность каждого из упомянутых методов. Использованный для этого материал позволял проследить весь ход размножения, последовательность линьки и возрастные изменения зверьков. Для контроля были использованы материалы обработки пищух, содержащихся в виварии и вольере.

От попытки определить возраст пищух по бороздкам на



когда пришлось сразу же определять, так как, несмотря на наличие поперечных бороздок у отдельных животных, признак этот в целом выражен очень слабо, и не всегда позволяет с уверенностью говорить о наличии или его отсутствии. К тому же анализные бороздки встречаются и у сеголеток.

Определить возраст по состоянию волосяного покрова также не представлялось возможным, так как в августе, по окончании основной линьки, шерстинки по этому признаку от зимовавших зверьков почти не отличаются, а широкий диапазон индивидуальной изменчивости волосяного покрова и растопутые спики линьки осложняют заутрачивают возможные различия.

Не удалось при определении возраста по состоянию гребней или приращивания мышц нижней челюсти. В четырехмесячном возрасте гребни на челюстях молодых зверьков не отличаются от таковых у взрослых, а у отдельных особей их шесть месяцев жизни даже превышают размеры.

С уверенностью установить возраст по состоянию молочных систем также не удалось. Массы и соотношение размеров и соотношению матки, или по весу семенников молодых зверьков от взрослых не отличаются. К этому времени становится возможным молочные железы и поджелудочная железа различаются, а плацентарные шилла, которые освобождаются от плаценты до октября, у большинства животных их сеголетки не различимы.

При определении окостенения черепа и развития скелетного аппарата в большинстве случаев сравнительно легко удается отличить более старых из перезимовавших пищух от сеголеток по характерному возрасту. Однако уже в августе, когда ввозрасте зверьков приближается к трем месяцам, отличить их от особей предыдущего года рождения практически невозможно. К пяти месяцам жизни, при наличии большинства сеголеток совершенно не отличимы от зимовавших зверьков.

Специальные исследования, проведенные в институте зоологии и ветеринарии, позволили определить возраст пищух по длине скелетных элементов (Гашев, 1966; Гашев, Бахмута, 1968). Этот метод является чрезвычайно удобным при работе с высушенными и смальтированными зверьками, так как нужное число линий скелетных элементов всегда легко удается отыскать. Наибольшую трудность составляет лишь при работе с материалами, где не удается установить возраст, особенно когда на серии в 10-12 зверьков обнаруживается от одной до нескольких скелетных элементов. Поэтому от определения возраста по длине скелетных элементов нам также пришлось отказаться.

Вполне удовлетворительные результаты при определении возраста пищух нам удалось получить лишь при анализе комплекса данных, полученных при исследовании

растные изменения этих зверьков, а именно: веса и размеров тела, сердца, почек, тимуса, нижней челюсти, семенников, размеров рога матки и наличия на них плацентарных пятен, степени окостенения черепа и развития сагиттального гребня. Обычно у зимовавших особей при одинаковых размерах тела вес сердца и почек больше, чем у сеголеток. Вес тимуса из числа добытых в одни и те же сроки животных оказывается большим у сеголеток: При равных размерах нижних челюстей вес их в воздушно-сухом состоянии у сеголеток меньше, чем у перезимовавших особей. Анализ данных возрастных изменений комплекса экстерьер-

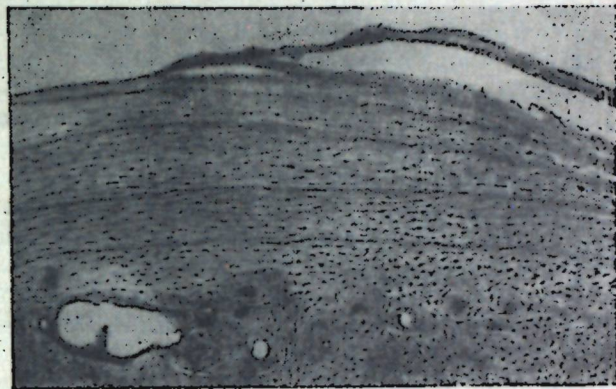


Рис. 23. Гистологический срез с нижней челюсти пищухи, на уровне коренных зубов.

ных, краниологических и интерьерных признаков требует много времени и определенного навыка, но результаты его позволяют с достаточной степенью надежности отличать сеголеток от перезимовавших зверьков.

Проделанная работа показала, что надежных результатов при определении возраста пищух старше года ни одним из рассмотренных методов получить нельзя. Одновременно выявлена возможность значительно менее трудоемким, но достаточно надежным способом, основанным на сроках смены зубов и возрастных изменениях микроструктуры нижней челюсти, выделить три возрастные группы, облегчающие анализ возрастной структуры популяции пищух (Гашев, 1966). На основе этого метода нами составлена табл. 6, характеризующая соотношение возрастных групп пищух в разные годы и сезоны. Напомним, что первую возрастную группу составляют сеголетки, не закончившие смену молочных зубов, вторую — сеголетки, смену молочных зубов закончившие и отличающиеся, кроме того, от зверьков предыдущей возрастной группы менее рыхлой костной тканью нижней челюсти. В третью группу включены все хотя бы раз зимо-



бавшие зверьки. Нижняя челюсть у них наиболее плотная и характеризуется отсутствием полостей, хорошо видимых на срезах челюстей пищух предыдущих возрастных групп.

Из табл. 6 видно, что прибылых зверьков в течение первых трех лет отловлено значительно больше, чем за три последующих года. Относительное число сеголетов от 1961 к 1963 г. заметно возрастает, тогда как в 1964—1966 гг. сохраняется крайне низким. Если на одного перезимовавшего зверька в 1961 г. приходился один прибылой, то в 1962 г. их было уже 1,17, а в 1963—1,97. В 1964, 1965, 1966 гг. на одного перезимовавшего зверька приходилось, соответственно, лишь 0,2; 0,03 и 0,18 прибылых. Соотношение прибылых и взрослых особей, обычно отражающее общее состояние естественных популяций животных (Смирнов, Шварц, 1959; Смирнов, 1967), говорит о более благоприятной экологической обстановке, складывающейся для пищух с 1961 по 1963 г., нежели в последующие три года, что согласуется с данными метео- и фенонаблюдений за это время. Об этом же свидетельствуют незначительный процент эмбрионов, подвергшихся резорбции ( $M=5,5$ ), и относительно высокий показатель количества эмбрионов ( $M=3,6$ ), приходящихся на одну беременную самку в 1963 г., а также возросшая эмбриональная смертность и снижение среднего числа эмбрионов, приходящихся на одну беременную самку в 1964—1966 гг., что уже отмечалось нами. Тесная зависимость структуры популяций животных от условий существования (Шварц, 1960) позволяет считать, что, соответствующим образом перестраиваясь по мере улучшения экологической обстановки, возрастная структура исследуемой популяции пищух в 1963 г. была близка к оптимальной.

В течение пяти лет наблюдений над пищухами, содержащимися в неволе, нами не отмечено случаев переживания или более двух зим даже при максимальном приближении условий к естественным, обеспечивающим нормальное размножение. Поскольку в неволе потенция выживаемости животных реализуется в большей степени, вполне естественно, что средняя продолжительность жизни пищух в природе не превышает двух лет. Поэтому возрастная структура популяций северной пищух на Урале предельно проста. С весны, до появления молодых животных состоит лишь из зверьков третьей возрастной группы, основную массу которых в типичных условиях составляют пищухи предыдущего года рождения, а также перезимовавшие две зимы. В исключительных случаях, возможно, сохраняются единичные особи, пережившие три зимы, но в силу малочисленности не возмущают структуру серьезного влияния они не оказывают. Основу популяции составляют прибылые зверьки и первая возрастная группа, а также взрослые животные (третья группа). В этот период популяции омолаживаются за счет прибылых, которые при оптимальных условиях бывает больше, чем взрослых, и

Таблица 6

Распределение пищух по возрастным группам, полу и времени отлова

Год	Сроки добычи Месяц	I возрастная группа			II возрастная группа			III возрастная группа			I, II, III возрастные группы		
		♂	♀	Всего экз.	♂	♀	Всего экз.	♂	♀	Всего экз.	♂	♀	Всего экз.
1961	Август . . . . .	1	—	1	3	—	3	4	1	5	8	1	9
	Сентябрь . . . . .	—	—	—	1	1	2	1	—	1	2	1	3
	Всего . . . . .	1	—	1	4	1	5	5	1	6	10	2	12
1962	Август . . . . .	1	—	1	6	2	8	9	6	15	16	8	24
	Сентябрь . . . . .	—	1	1	5	6	11	1	2	3	6	9	15
	Всего . . . . .	1	1	2	11	8	19	10	8	18	22	17	39
1963	Май . . . . .	—	—	—	—	—	0/1*	8	4	12/1	8	4	12/2
	Июнь . . . . .	—	—	—	—	—	—	11	5	16/2	11	5	16/2
	Июль . . . . .	17	6	23	—	—	—	5	9	14	22	15	37
	Август . . . . .	7	3	10/4	8	2	10/1	3	6	9	18	11	29/5
	Сентябрь . . . . .	1	—	1/6	10	12	22	7	4	11/1	18	16	34/7
	Октябрь . . . . .	—	—	—	1	2	3	2	4	6	3	6	9
Всего . . . . .	25	9	34/10	19	16	35/2	36	32	68/4	80	57	137/16	
1964	Январь . . . . .	—	—	—	—	—	—	3	3	6/2	3	3	6/2
	Февраль . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	1	2
	Март . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1
	Май . . . . .	—	—	—	—	—	—	2	5	7	2	5	7
	Июнь . . . . .	—	—	—	—	—	—	7	4	11	7	4	11
	Сентябрь . . . . .	—	1	1	—	—	—	1	2	3	1	3	4
Октябрь . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	1	2	
Всего . . . . .	—	1	1	—	—	—	15	17	32/2	15	18	33/2	
1965	Июнь . . . . .	—	—	—	—	—	—	7	6	13	7	6	13
	Июль . . . . .	—	—	—	—	—	—	9	3	12	9	3	12
	Август . . . . .	—	—	—	—	—	—	17	10	27	17	11	28
	Сентябрь . . . . .	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	1	2
Всего . . . . .	—	—	—	—	—	—	34	20	54	34	21	55	
1966	Июнь . . . . .	—	—	—	—	—	—	2	2	—	2	2	4
	Июль . . . . .	—	—	—	—	—	—	3	1	4	3	1	4
	Август . . . . .	—	1	1	—	1	1	6	4	10	6	6	12
	Сентябрь . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1
Всего . . . . .	—	1	1	—	1	1	9	8	17	9	10	19	
Итого 1961—1966 гг. . . . .		27	13	40/10	34	26	60/2	109	86	195/6	170	125	295/18

\* В знаменателе показано число животных, пол которых не установлен.



гибели наиболее старых особей. В течение трех лет популяции полностью обновляются. Ведущая роль в воспроизводстве, естественно, принадлежит зверькам, зимовавшим впервые, как более жизнестойким, и от их жизнеспособности во многом зависит благополучие популяций. Аналогичная же картина наблюдается у северной пищухи в Якутии (Ревин, 1968). Исследования структуры популяций пищух показали, что смертность среди наиболее старых особей в позднесенний период значительно ниже, чем сразу же после периода размножения (с июля по сентябрь), что обусловлено, по-видимому, большим расходом энергии в период размножения и возрастающими энергетическими затратами, вызванными осенней перестройкой организма и повышенной двигательной активностью пищух в период заготовки корма. В сентябре, когда заготовки корма заканчиваются и заметно снижается активность пищух, возрастная структура их более или менее стабилизируется. В зимний период при наличии достаточных запасов корма и невысокой численности ее основных врагов — горностая и ласки — смертность среди пищух, особенно зимующих впервые, невелика. Обусловлено это спецификой мест обитания пищух, исключающих резкие колебания микроклимата, что, в свою очередь, благоприятно отражается на их энергетическом балансе. Вместе с тем опосредованное воздействие погоды, обуславливающей состояние кормов, может вызвать значительные отклонения структуры популяций от оптимальной и привести к бедствию, наносящему громадный урон поголовью пищух. В годы высокой численности горностая и ласки популяциям пищух также может быть причинен значительный ущерб. Поскольку в условиях Полярного и Приполярного Урала влияние антропогенного фактора на структуру популяций пищух сведено к минимуму, основными факторами среды, обуславливающими благополучие популяций, являются климатический и биотический. Наиболее неблагоприятно на состояние популяций пищух влияют затяжные дожди в период заготовок корма, а также глубокое промерзание почвы в течение зимы и поздние возвраты холодов весной, задерживающие вегетацию растений. Неоднократное наложение неблагоприятных условий, как это наблюдалось в 1964—1966 гг., ввиду замедленного воспроизводства пищух, ведет к значительному снижению их численности и даже гибели отдельных популяций. Подтверждением сказанному могут служить вымершие колонии, найденные нами на левом берегу р. Хара-Маталоу, в ее нижнем течении и в долине ручья Пындырма (Приполярный Урал).

### Половая структура

Половая структура популяций уральской северной пищухи, как и возрастная структура, подвижна. Она претерпевает значительные изменения не только в различные годы (табл. 6), но

и в одни и те же месяцы разных лет. В то же время, по данным многолетних наблюдений (1961—1968 гг.), соотношение полов в популяциях пищух на северном Урале близко 1:1, хотя, как и у многих диких млекопитающих (Теплов, 1954; Кубанцев, 1964), а также некоторых видов пищух (Берштейн, 1964), в благоприятные годы проявляется тенденция к преобладанию самцов, особенно на ранней стадии постнатального развития. Как видно из табл. 6, в 1963 г. в первой возрастной группе преобладают самцы. Во второй и третьей группах их немного больше, чем самок, но статистически различия эти не подтверждаются и могут быть случайными. Произведя соответствующие вычисления, допустив при этом стопроцентную выживаемость прибылых самок, мы установили, что в 1963 г. смертность среди самцов первой возрастной группы относительно их числа во второй группе могла достигать 57,9%. Фактически же она выше (в связи с определенным отходом самок сеголеток).

Еще в 1954 г., основываясь на данных Д. И. Асписова (1940) по размножению зайца-беляка в Татарии и собственных наблюдений над целым рядом млекопитающих, В. П. Теплов высказал предположение, что в годы, благоприятные для размножения животных, самцов рождается больше, чем самок, а в неблагоприятные годы среди новорожденных преобладают самки. Предположение это неоднократно подтверждено последующими работами многих авторов (Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Кубанцев, 1964). Не исключено, что аналогичная закономерность проявляется и у исследуемой нами пищухи, хотя утверждать это (ввиду малого числа прибылых, добытых при неблагоприятных условиях) мы не можем.

### Морфофизиологическая характеристика

Учитывая зависимость целого ряда интрьерных особенностей животных от условий существования (Калабухов, 1950; Шварц, 1954, 1956, 1958, 1960а, 1966; Большаков, 1965; Гашев, 1966; Hesse, 1921; Rensch, 1943; Delost, 1966), можно ожидать, что морфофизиологические характеристики пищух различных географических форм далеко не тождественны. Однако детальные исследования этого явления, представляющего несомненный интерес как для систематики пищух, так и для изучения путей приспособления животных к различным условиям среды, затруднены из-за отсутствия в литературе соответствующих данных. Поэтому в настоящей работе мы ограничиваемся лишь выявлением «нормы изменчивости» (Шварц и др., 1968) ведущих морфофизиологических показателей (сердца, печени, почек, надпочечников, тимуса) и установлением биологической специфики северных пищух уральской географической формы.

Прежде чем рассматривать внутренние органы, целесообразно хотя бы в общих чертах охарактеризовать изменчивость раз-



меров тела исследуемых пищух, в большинстве случаев тесно связанных с интерьерными показателями. Анализ табл. 7 показывает, что в изменении значения коэффициентов вариации (С), веса и длины тела у пищух обоего пола не проявляется определенной направленности, хотя в пределах возрастных групп значение С у самок почти всегда выше, чем у самцов. Это свиде-

Таблица 7

Размеры и вес тела северных пищух уральской географической формы\*

Возрастные группы	Пол	n	M ± m	C	Лимиты
Длина тела, мм					
I	Самцы	24	123 ± 1,74	7,1	104—138
	Самки	13	128 ± 3,13	8,8	102—146
II	Самцы	29	139 ± 3,18	8,4	117—158
	Самки	25	139 ± 2,79	10,0	102—161
III	Самцы	102	151 ± 1,14	7,6	126—174
	Самки	74	149 ± 1,45	8,5	123—175
Вес тела, г					
I	Самцы	24	48,2 ± 1,38	14,1	38,5—62,0
	Самки	13	53,0 ± 2,60	17,7	34,5—74,0
II	Самцы	30	77,2 ± 2,21	15,6	55,1—101,9
	Самки	25	80,5 ± 1,85	11,5	60,5—94,9
III	Самцы	104	89,9 ± 0,83	9,3	67,5—106,7
	Самки	77	91,1 ± 0,13	12,9	72,3—124,5

\* Длина и вес тела зверьков младшей возрастной группы, как и вес их внутренних органов в последующих таблицах, характеризующих уральскую географическую форму северных пищух в целом, взяты с момента первых выходов молодняка из гнезд.

тельствует о более высокой изменчивости рассматриваемых признаков у самок, что связано с их биологическими особенностями. Из этой же таблицы видно, что на ранних стадиях постнатального развития длина и вес самок оказываются большими, чем у самцов, однако с возрастом различия сглаживаются, и взрослые животные по рассматриваемым признакам не различаются. В направлении сезонных изменений веса тела взрослых пищух обоего пола проявляется общая закономерность. С мая по август вес тела у них снижается, после чего следует быстрое его нарастание к сентябрю, и в октябре он стабилизируется. В июне и июле вес самок в связи с беременностью выше, чем самцов.

## Сердце

Сердце различных возрастных групп северных пищух уральской географической формы в целом характеризуется данными табл. 8. При анализе этой таблицы прежде всего обращает на себя внимание незначительное варьирование среднего веса сердца. Если иметь в виду, что таблица объединяет результаты обработки весьма неоднородного материала (сборы за семь лет из различных популяций и в различные сезоны), то небольшая изменчивость рассматриваемого признака тем более очевидна. У взрослых животных значение коэффициента вариации веса сердца наименьшее, что обусловлено стабилизацией его возрастных изменений, а наиболее высокий показатель (С) взрослых самок объясняется наличием в выборке беременных. Снижение индекса сердца молодых пищух, наблюдаемое на фоне увеличения его абсолютного веса, что свойственно многим животным (Шварц, 1956), указывает на отставание нарастания массы сердца от массы тела. Наложение лимитов абсолютного веса сердца младшей и старшей возрастных групп пищух свидетельствует об относительно крупных его размерах уже в раннем периоде постнатального развития. Обусловлено это тем, что рассматриваемая нами младшая возрастная группа состоит из животных; уже вышедших из гнезд и перешедших на самостоятельное кормление. Повышение уровня метаболизма при этом, вызванное возросшей двигательной активностью (Шварц, Большаков, Пястолова, 1964) и потреблением грубых кормов, составляющих основу рациона пищух, послужило одной из причин гипертрофии сердечной мышцы.

Несмотря на относительную активность пищух, при сравнении среднего относительного веса их сердца с индексом сердца животных сопоставимых размеров, обитающих в пределах одних и тех же географических зон, у пищух он оказывается небольшим, в чем проявляется одна из особенностей, связанная с условиями их существования.

Известно, что характеристика животных, не отражающая их морфофизиологических особенностей в динамике, оказывается далеко не полной и нередко влечет к ошибкам. В этом легко убедиться хотя бы на таких простых примерах. При анализе табл. 7 достоверных различий между взрослыми пищухами противоположного пола по среднему весу тела не обнаруживается, тогда как в динамике различия между ними (сезонные) проявляются весьма отчетливо, особенно в период беременности. Сезонные различия между самцами и самками по весу сердца также хорошо заметны.

На пищухах-сеголетках хорошо прослеживается, что в процессе роста абсолютный вес сердца у них находится в прямой, а относительный — в обратной зависимости от веса тела, независимо от пола животных. У перезимовавших зверьков в отдель-



Вес внутренних органов северных птиц уральской географической формы

Возраст- ные группы	Пол	Абсолютный вес, г			Относительный вес, %				
		n	M ± m	S	Лимиты	n	M ± m	S	Лимиты
Сердце									
I	Самцы	24	0,299 ± 0,008	15,0	0,186—0,369	24	6,22 ± 0,14	11,4	4,64—8,02
	Самки	12	0,300 ± 0,016	18,3	0,204—0,394	12	5,78 ± 0,24	14,7	4,47—7,97
II	Самцы	28	0,425 ± 0,010	13,4	0,325—0,521	28	5,46 ± 0,12	11,5	4,22—7,26
	Самки	23	0,431 ± 0,013	14,3	0,350—0,567	22	5,45 ± 0,13	11,1	4,18—6,62
III	Самцы	102	0,481 ± 0,010	11,7	0,350—0,653	100	5,35 ± 0,06	11,6	4,04—6,85
	Самки	70	0,487 ± 0,010	13,6	0,347—0,654	73	5,89 ± 0,11	16,5	3,47—7,40
Печень									
I	Самцы	20	2,50 ± 0,11	20,0	1,60—3,50	20	51,4 ± 1,10	9,5	41,6—63,4
	Самки	10	2,70 ± 0,14	17,0	1,90—3,60	10	51,9 ± 1,50	13,2	39,6—60,0
II	Самцы	28	4,10 ± 0,11	14,4	3,05—5,50	28	52,6 ± 1,12	11,2	43,1—68,3
	Самки	25	4,04 ± 0,10	12,6	2,80—5,20	24	50,5 ± 0,81	8,6	43,2—64,1
III	Самцы	104	4,69 ± 0,06	13,9	3,30—6,50	103	51,9 ± 0,75	13,7	35,4—72,9
	Самки	72	4,91 ± 0,10	17,6	3,40—7,00	66	53,7 ± 0,95	14,5	38,3—71,2
Почки									
I	Самцы	23	0,436 ± 0,010	12,3	0,327—0,488	23	8,90 ± 0,21	11,4	8,10—10,61
	Самки	11	0,449 ± 0,017	12,6	0,368—0,525	11	8,77 ± 0,29	11,4	7,11—10,53

Возраст- ные группы	Пол	Абсолютный вес, г			Относительный вес, %				
		n	M ± m	S	Лимиты	n	M ± m	S	Лимиты
Надпочечник									
II	Самцы	30	0,601 ± 0,016	15,5	0,420—0,850	28	7,87 ± 0,18	12,4	6,14—9,99
	Самки	25	0,572 ± 0,016	12,2	0,480—0,750	25	7,14 ± 0,14	9,9	6,07—8,41
III	Самцы	105	0,712 ± 0,006	9,7	0,550—0,810	95	7,81 ± 0,08	10,3	6,52—11,10
	Самки	67	0,682 ± 0,010	13,7	0,510—0,950	75	7,40 ± 0,14	17,0	5,63—11,25
Тимус									
I	Самцы	23	0,008 ± 0,0004	25,0	0,005—0,015	23	0,179 ± 0,009	26,0	0,081—0,257
	Самки	23	0,008 ± 0,0005	30,0	0,005—0,015	23	0,179 ± 0,010	27,0	0,081—0,257
II	Самцы	29	0,012 ± 0,0007	29,1	0,007—0,020	29	0,161 ± 0,010	35,4	0,080—0,292
	Самки	29	0,012 ± 0,0006	30,0	0,008—0,020	29	0,160 ± 0,010	36,6	0,080—0,292
III	Самцы	101	0,013 ± 0,0004	32,3	0,005—0,024	104	0,149 ± 0,005	35,2	0,052—0,327
	Самки	80	0,017 ± 0,0006	35,8	0,005—0,031	77	0,193 ± 0,007	31,4	0,065—0,347
I	Самцы	24	0,126 ± 0,006	23,8	0,067—0,174	24	2,61 ± 0,097	18,7	1,48—3,85
	Самки	11	0,133 ± 0,015	39,9	0,069—0,250	11	2,40 ± 0,260	35,7	1,64—2,95
II	Самцы	29	0,142 ± 0,010	40,6	0,0—0,262	29	1,87 ± 0,190	43,6	0,0—3,69
	Самки	22	0,138 ± 0,009	30,2	0,021—0,218	22	1,69 ± 0,130	36,3	0,33—3,40
III	Самцы	72	0,101 ± 0,006	53,3	0,0—0,222	71	1,10 ± 0,067	52,1	0,0—3,02
	Самки	49	0,081 ± 0,006	56,4	0,017—0,224	49	0,97 ± 0,080	59,0	0,07—2,44



ные периоды также отчетливо проявляется обратная зависимость относительного веса сердца от веса тела, тогда как корреляция абсолютного веса сердца и веса тела, наблюдаемая в мае, уже в июле, даже в пределах отдельно взятой популяции, перестает прослеживаться. Поскольку молодые животные равных со взрослыми размеров тела имеют меньший средний вес сердца, очевидно, что корреляция весовых размеров сердца и тела пищух, ослабевающая с мая по июнь, обусловлена продолжающимся весной и постепенно стабилизирующимся ростом зверьков поздних пометов предыдущего года рождения и в меньшей степени зависит от наличия в выборке «старых» животных, размеры и вес сердца которых близки к максимальным. В связи с последней корреляция между весом сердца и тела у них если и имеется, то ничтожно мала, и на фоне нарастающего веса тела продолжающих рост зверьков обнаружить ее доступными нам методами не удается.

Общее направление сезонных изменений абсолютного веса сердца у пищух обоего пола во многом сходно. Весной вес сердца у них снижается, в течение лета нарастает и к осени вновь снижается. Вместе с тем сезонные изменения веса сердца самок имеют свои особенности. В мае, июле и августе средний вес их сердца выше, чем у самцов, и одинаков с ними в июне и октябре. Весной вес сердца у самок выше, чем осенью, тогда как у самцов в эти периоды вес его сохраняется.

Таблица 9

Хронологическая изменчивость относительного веса сердца взрослых самок (Красный Камень, август)

Год	$M \pm m$	Вероятность различий, %
1962	$5,44 \pm 0,15$	} 90,0 } } 78,0
1963	$6,23 \pm 0,17$	
1965	$4,94 \pm 0,15$	

Сравнительная характеристика взрослых самцов изолированных популяций по относительному весу сердца (июнь, июль, 1965 г.)

Место сбора	$M \pm m$	Вероятность различий
Хара-Мата-лоу	$4,92 \pm 0,17$	} 75,0 } } 87,7
Красный Камень	$5,23 \pm 0,19$	
Хадата-Юган	$5,57 \pm 0,32$	

Таблица 10

Сравнение взрослых пищух одинаковых размеров тела, добытых из одной популяции в августе разных лет, в ряде случаев показывает значительные различия сердечного индекса (табл. 9), тогда как при сопоставлении аналогичного материала, взятого из далеко отстоящих друг от друга изолированных популяций, различия эти оказываются менее существенными (табл. 10). Отмеченные факты свидетельствуют о том, что фенотипические особенности отдельных популяций могут быть менее стабильны, чем признаки, фиксированные в очень узких рамках изменчиво-

сти (Шварц, 1966а). Это связано с относительной стабильностью условий среды и стабильностью реакций животных на ее изменения.

## Печень

Установлено, что печень, будучи своеобразной «химической лабораторией тела» (Строганов, 1962), одновременно служит и энергетическим депо. Ее размеры тесно связаны с обменом веществ, причем в общем комплексе факторов, определяющих размеры печени, характер питания не является ведущим (Шварц, 1960).

Из табл. 8 видно, что изменчивость среднего веса печени пищухи и сопоставима с изменчивостью среднего веса ее сердца. Размах изменчивости с возрастом снижается, однако у взрослых самок, по понятным причинам, он относительно высок. Какой-либо закономерности в направлении и масштабах изменчивости коэффициента вариации индексов печени на нашем материале не прослеживается. Из этой же таблицы видно, что разница в абсолютном весе печени, хорошо заметная между зверьками младшей и средней возрастных групп, между средней и старшей группами мало заметна. По индексу печени все возрастные группы существенно не различаются. Очевидно, что нарастание веса печени, более быстрое в ранний период постэмбрионального развития, с возрастом замедляется. К моменту рождения индекс печени пищух относительно высок (5,8%). Пока щенки питаются молоком, значение индекса печени у них снижается и начинает возрастать с переходом на самостоятельное кормление. Увеличивается индекс печени новорожденных вплоть до полной смены ими молочных зубов и достижения веса, близкого к среднему весу взрослых животных, после чего значение его снижается. Необходимость этого в какой-то мере определяется усилившимся влиянием внешней среды на организм только что вышедших из гнезд и перешедших на самостоятельное кормление, но еще не в полной мере адаптированных в новых условиях молодых животных, в связи с чем возрастает роль печени как энергетического депо. По мере приближения молодых пищух к размерам взрослых животных возрастные изменения печени стабилизируются, и увеличение ее начинает отставать от нарастания массы тела. Из сказанного понятны причины снижения индекса печени пищух с момента рождения и до перехода на самостоятельное кормление. В этот период новорожденные, находясь в более или менее стабильных микроклиматических условиях, воздействие наружной среды испытывают лишь опосредованно, через организм матери. Зверьки быстро растут, а так как почти все необходимые для роста тела компоненты они получают с молоком в легко усвояемой форме, печень их, испытывая меньшую нагрузку в это время, отстает от нарастания массы



тела, и индекс ее снижается. Кроме того, быстро растущими зверьками расходуются запасы гликогена, образовавшиеся в эмбриональный период. Наибольший вес печени взрослые зверьки имеют ранней весной по выходе из-под снега (май). С мая по июль у самцов и к июню у самок он снижается. С июля по октябрь у самцов вес печени постепенно увеличивается. У самок, после подъема в июле, в августе вес печени вновь снижается, затем постепенно нарастает к октябрю. Обращает на себя внимание более высокий показатель абсолютного веса печени пищевых в мае (по выходе из-под снега после зимовки), чем в октябре (т. е. к началу следующей зимы). Вероятно, увеличение веса печени пищевых к весне — результат экономного расходования энергии в связи со стабильными условиями зимовки. Повышение веса печени самок в июле хорошо увязывается с данными, согласно которым вес печени самок не только млекопитающих, но и других позвоночных в период размножения повышается (Шварц, 1960а; Гашев, 1966б). Хорошо выраженная зависимость веса печени от веса тела растущих животных делает понятным нарастание веса печени с июля по октябрь у молодых пищевых.

При выяснении межпопуляционной изменчивости по исследуемому признаку оказалось, что зверьки из самой северной популяции (р. Хадата-Юган), наиболее южной (р. Хара-Маталоу) и расположенной между ними (гора Яр-Кеу) популяций в июне-июле 1965 г. имели индекс печени, соответственно, 55,4, 58,4 и 54,6%. Средние же значения индексов печени Краснокаменской популяции (гора Яр-Кеу) в августе 1962, 1963 и 1965 гг. были, соответственно, 56,4; 47,2 и 49,4%. Сопоставление этих данных показывает, что различия в изменчивости индексов печени пищевых между изолированными популяциями менее существенны, нежели изменчивость хронографическая в пределах одной популяции.

### Почки

Как и вес печени, вес почек взрослых пищевых относительно высок, однако изменчивость их веса в пределах уральской географической формы северных пищевых невелика (табл. 8). Нами уже отмечалось, что громадные колебания элементов климата Полярного и Приполярного Урала, сглаживаемые стабильностью микроклимата мест обитания пищевых, существенно не отражаются на их энергетическом балансе. Об этом свидетельствует и отсутствие резких сезонных изменений морфофизиологических признаков, указывающих на интенсивность обмена веществ. Все это дает основание полагать, что сравнительно высокий показатель индекса почки взрослых пищевых в большей мере зависит от характера питания. Известно, что основу питания пищевых составляют растительные, преимущественно грубые корма (Ким, 1957; Капитонов, 1961). При этом большую часть го-

да они питаются высушенными веточками кустарничков и кустарников. Питание грубыми кормами определяет значительный объем их, что обусловило мощное развитие кишечника у пищевых, примерно в 10,9 раза превышающего длину тела: 122% длины тела составляет слепая кишка. Большое количество поступающей в организм грубой пищи требует напряженной работы органов пищеварения, а также почек, основное назначение которых — удалять из организма отработанные продукты обмена. Естественно, что это не могло не отразиться на их размерах у взрослых пищевых. В начальной стадии постэмбриогенеза в связи с интенсификацией обменных реакций, обусловленной быстрым ростом и развитием щенят, вес почек резко возрастает. Уже на 15—17-й день, при переходе щенят на питание растительными кормами, вес тела у них больше, чем при рождении, примерно в четыре раза, а индекс почек достигает максимума, после чего закономерно снижается, тогда как абсолютный вес их продолжает нарастать. Увеличение абсолютного веса почек на фоне снижения их индекса указывает на четкую зависимость весовых размеров почек и тела в период роста животных, проявляющуюся и у взрослых пищевых.

Как и следовало ожидать, исходя из результатов исследования сезонной изменчивости веса сердца и печени взрослых самцов, вес почек их также не претерпевает резких подъемов и спадов по сезонам года. Изменение веса почек взрослых самок отличается от сезонной изменчивости веса почек самцов лишь большими масштабами. Это обусловлено более высокой нагрузкой на организм их в связи с рождением и выкармливанием молодняка.

Исследования географической и внутривидовой изменчивости относительного веса почек показали большие различия этого признака внутри популяции в разные годы, чем между обособленными популяциями.

### Надпочечники

На грызунах, насекомоядных, копытных и других видах животных установлено, что увеличение размеров надпочечников связано с общим напряжением организма (стресс-фактор). Наиболее подробно это изучено на грызунах (Шварц, 1958, 1959а, 1960; Оленев, 1961, 1964; Christian, Davis, 1956). Установлены следующие конкретные проявления данной закономерности: 1) у самок, как правило, надпочечники больше, чем у самцов (исключение — нутрия и перенаселенные популяции); 2) во время беременности и лактации вес надпочечников резко увеличивается (иногда в 10 раз); 3) в период осеннего похолодания наблюдается повышение веса надпочечников, которое в отдельных случаях превышает весеннее, связанное с размножением.



Общая характеристика веса надпочечников и их изменчивости у пищух в различных возрастных группах отражена в табл. 8. Из этой таблицы видно, что вес надпочечников подвержен большей изменчивости, чем вес уже рассмотренных внутренних органов. Как и у большинства видов грызунов, взрослые самки имеют больший вес надпочечников, чем самцы. Увеличение их веса в мае—июне совпадает с периодом размножения. Наибольшего веса надпочечники самок достигают в июле, в период лактации, тогда как у самцов к этому времени вес их снижается. В августе снижается вес надпочечников и у самок. После кратковременного спада (у самцов — в августе, а у самок — в сентябре) надпочечники вновь увеличиваются. К зиме у особей обоего пола вес их снижается. Увеличение веса надпочечников весной непосредственно связано с размножением и возросшей в связи с этим напряженностью энергетического баланса. Это подтверждается более ранним снижением веса надпочечников у самцов. В то время как у самцов к началу июня период размножения в основном уже заканчивается и напряженность энергетического баланса снижается, у самок она увеличивается, так как, помимо поддержания жизненного уровня собственного организма, много энергии они вынуждены расходовать на развивающийся молодой. Снижение веса надпочечников и у самок, и у самцов после периода размножения еще раз указывает на его связь с энергетическим балансом организма.

Повторный подъем веса надпочечников у взрослых особей может быть объяснен осенней перестройкой организма в связи с предстоящей зимовкой и повышенной двигательной активностью пищух в период заготовки корма.

Осенне-зимнее снижение веса надпочечников наблюдается у особей обоего пола и выходит за рамки установленной для целого ряда видов грызунов закономерности (Гашев, 1966а).

Сравнение сезонных изменений веса надпочечников пищух с изменением его у животных субарктических популяций широко распространенных видов и типичных субарктов показывает, что, в отличие от них, у пищух относительный вес надпочечников по сезонам колеблется в узких пределах, тогда как у сравниваемых с ней видов эти колебания более значительны.

### Тимус

Тимус, или вилочковая железа, играет важную роль в период развития животных. На цыплятах (Делль, 1953) и млекопитающих (Миллер, Дукор, 1967) было показано, что во время роста организма любые плохие условия, стимулируя систему гипофиз—надпочечник, ведут к снижению веса или даже атрофии тимуса.

Исследованиями В. Г. Оленева (1961) на полевых мышах установлено, что у перезимовавших особей в период возобнов-

ления роста тела весной возобновляется и рост тимуса, но он меньше, чем у молодых. Эти и другие исследования указывают на прямую связь между размерами тимуса и жизнеспособностью молодых животных (Делль, 1953; Зубарева, Снитковская, 1958). У взрослых особей тимус инволюирует. Таким образом, тимус можно рассматривать как показатель роста молодых (Шварц, 1959а). Характеристика уральской северной пищухи по весовым размерам тимуса дана в табл. 8.

Исследования сезонных изменений веса тимуса показали, что в течение первого года жизни вес его нарастает, лишь несколько замедляясь к осени. Весной абсолютно у всех вышедших из-под снега пищух тимус мал, однако с возобновлением роста перезимовавших особей он начинает увеличиваться, причем размеры этих изменений неизмеримо выше, чем наблюдаемые на грызунах (Оленев, 1961). Наш материал показывает, что перезимовавшие самцы и самки в большинстве своем сохраняют способность к нарастанию тимуса, и подтверждает наблюдения ряда авторов, что участие в размножении молодых животных не ведет к инволюции тимуса. Возрастные изменения тимуса пищух отличаются рядом специфических особенностей (Гашев, 1966б). В отличие от грызунов тимус у пищух сохраняется в развитом состоянии по крайней мере в течение двух лет, т. е. большей части их жизни. В первый год закономерно нарастает вес тимуса вплоть до августа, после чего наблюдается падение его веса, сменяющееся нарастанием весной следующего года. Быстрый рост пищух сопровождается непропорциональным увеличением веса тимуса молодых животных. У поздно родившихся зверьков тимус растет медленнее, чем у животных ранневесенних пометов. Наблюдающееся в середине лета последовательное нарастание и снижение веса тимуса отражает изменения в возрастной структуре популяций.

### Роль пищухи в биоценозах горной лесотундры

В то время как некоторые формы северной пищухи при повышенной плотности популяций могут оказаться вредителями леса (Штильмарк, Хлебников, 1963; Лоскутов, 1966; Ревин, 1968) или имеют эпидемиологическое значение, являясь переносчиками различных болезней (Шарашидзе, 1951; Дубинин, Дубинина, 1951; Гвоздев, 1956), а также служат одним из важных объектов в питании хищных пушных зверей (Воронов, 1964; Хлебников, Штильмарк, 1965), роль северной пищухи в биоценозах горной лесотундры Урала относительно невелика.

Поселения пищух, в большинстве своем располагающиеся на значительном удалении друг от друга (5, 40, 80 км и более), за редким исключением малочисленны. За период наших исследований (1961—1968 гг.) численность пищух свыше 10 экз. на 1 га площади поселений нам наблюдать не приходилось, тогда



как у других форм вида 15—20 (Ким, 1957), 30 (Капитонов, 1961) или даже 50—75 особей на 1 га территории колонии (Ревин, 1968) — явление обычное.

Естественно, что при такой низкой численности зверьков и относительно высокой продуктивности горных биоценозов пищи в избытке обеспечены необходимыми им растительными кормами и заметного вреда растительному покрову не причиняют. Во всяком случае, в естественных условиях нам ни разу не приходилось видеть поврежденных пищухами деревьев даже в неблагоприятные для них в пищевом отношении периоды, хотя зимой замечены в условиях неволи погрызы пищухой кустарников. Не довелось нам видеть и «угнетенной» пищухой растительности (Ревин, 1968). Напротив, места поселений пищух среди окружающей растительности отличаются большим разнообразием, что в первую очередь обусловлено, конечно, выбором пищухами мест для колоний.

В условиях Приполярного и Полярного Урала пищуха практически не имеет пищевых конкурентов. В этом отношении роль зайцев как конкурентов (Штильмарк, Хлебников, 1963) ничтожна, так как кормятся они обычно вне поселений пищух и в каменистые россыпи поднимаются лишь на лежку. Ввиду обилия ягод нельзя считать конкурентом белую и тундряную куропаток, в бесснежный период, как и пищуха, потребляющих ягоды. При высокой численности часто значительный вред причиняют пищухам полевки, преимущественно красно-серая (*Clethrionomys rufocanus* Sind) и красная (*Cl. rutilus* Pallas), которые не заготавливают для себя корм, а в течение всей зимы кормятся ее запасами. Очень показателен такой пример. В 1963 г. с 15 мая по 19 июня на одних и тех же «стожках» нами поймано 23 пищухи и 28 полевок. Если иметь в виду, что капканчики для отлова пищух выставлялись сравнительно крупные и большая часть кормившихся на «стожках» полевок в них не попала, то вред, наносимый пищухе полевыми, очевиден. Интересно, что с появлением свежей зелени полевок, как и пищухи, перестают посещать «стожки» и вновь на них появляются с началом заготовок. Поэтому, на наш взгляд, этих полевок правильнее называть не конкурентами пищухи, а ее «нахлебниками».

Врагов у пищухи мало, и из хищных млекопитающих состав их по существу исчерпывается несколькими видами семейства куньих, среди которых наиболее опасные ласка и горностаи, при низкой численности мелких мышевидных грызунов причиняющие пищухам большой урон. На южном пределе ареала пищух некоторое влияние на ее численность могут оказывать куница и соболь (Шарашидзе, 1951; Филонов, 1960). Лисица, россомаха, рысь, хищные птицы (Ревин, 1968), как и медведь (Флеров, 1927), в условиях Полярного и Приполярного Урала не причиняют вреда пищухам. Некоторую пользу приносят пищухам соседствующие с ней землеройки, поедая павших зверьков. Причем

делают они это настолько быстро, что при незначительной задержке с проверкой капканов попавшие в них зверьки оказываются наполовину или полностью съеденными, и в капкане остается лишь их скелет.

Если пищуха, обладая небольшой массой тела и будучи малочисленной, не оказывает существенного влияния на энергетический баланс биоценозов горной лесотундры Урала, ее роль в поддержании природных очагов различных инфекций при наметившемся уже сейчас интенсивном освоении Уральского Севера может быть весьма значительной и, как показали наши исследования, заслуживает более тщательного изучения специалистами-эпидемиологами.

По нашим далеко не полным данным, паразитофауна уральской северной пищухи состоит из пяти форм гельминтов (*Cephaluris andrejevi* Schultz., 1948; *Labiostrongylus vesicularis* Gvosdev, 1956; *Euglenuris schumakovitschi* Schultz, 1948; *Alveococcus multilacularis* Leuckart, 1863; *Taenia tenuicollis* Rudolphi, 1819) и пяти видов блох (*Amphipsylla runatus* J. et R., 1923; *Amphipsylla sibirica* Wagn., 1908; *Ceratophyllus rectangulatus*; *Ceratophyllus garei*; *Rhadinopsylla integella casta* Jord, 1923). Из гельминтов наиболее многочисленны *C. andrejevi*. В 1965 г. ими было заражено 49,1% обследованных пищух, при интенсивности инвазии 1—72 экз. в одном хозяине. *C. andrejevi* впервые найдены у *O. alpina* из Горно-Алтайской области (Шульц, 1948). Позднее этот вид обнаружен у *O. alpina* и *O. daurica* в юго-восточном Забайкалье (Дубинин, Дубинина, 1951), а также у *O. alpina* Южного Алтая, *O. pricei* Центрального Казахстана (Гвоздев, 1956) и у *O. hyperborea* в низовьях р. Лены (Капитонов, 1961). Не менее многочисленными оказались нематоды *E. schumakovitschi*<sup>7</sup>. В 1966 г. зараженность ими обследованных пищух достигала 41,5% при интенсивности инвазии 1—20 экз. *E. schumakovitschi* встречается в Забайкалье у алтайской и даурской пищух (Дубинин, Дубинина, 1951), у алтайской и монгольской — в Центральном Казахстане (Гвоздев, 1956). Несколько реже предыдущих нематод уральской северной пищухи встречаются *L. vesicularis*, описанные Е. В. Гвоздевым (1956) для монгольской пищухи Центрального Казахстана. В 1965 г. в одном хозяине более 16 экз. их находить не удавалось.

Наиболее высокая зараженность пищух цестодами наблюдалась в 1963 г. При интенсивности инвазии от 1 до 20 цестод на хозяина ими было заражено 32,7% зверьков. В 1965 г. в момент наименьшей численности пищух зараженность их цестодами снизилась до 16,7%.

Из блох для уральской северной пищухи обычна *A. runatus*. Она же и более многочисленна. Вид этот является специфичным для даурской пищухи юго-восточного Забайкалья (Дарская, 1957) и одним из основных видов блох монгольской пищухи,

<sup>7</sup> В. Б. Дубинин и М. Н. Дубинина (1951) считают *E. schumakovitschi* синонимом рода *Dermatoxys* Schneider, 1864.



обеспечивающих сохранение инфекции в природных очагах чумы в зимнее время на северо-западе Монгольской Народной Республики (Вашенко, 1962). Прочие виды блох, найденные на пищухе, но ей не свойственные, могли перейти на нее с других животных, что в природе наблюдается достаточно часто. В данном случае примером может служить *S. qarei*, найденная в Забайкалье одновременно на узкошерстной полевке, даурском суслике, даурском еже и алтайской пищухе (Дубинин, Дубинина, 1951).

Уральская северная пищуха подвержена стойким глистным инвазиям и, являясь переносчиком паразитов,— потенциальных носителей всевозможных инфекций, может оказывать серьезное влияние на структуру биоценозов горной лесотундры Урала. Однако, ввиду отсутствия в литературе достаточных для обобщения сведений о паразитофауне Полярного и Приполярного Урала, утверждать это мы считаем преждевременным.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что обособившаяся на севере Урала пищуха — одна из наиболее мелких форм.

Подтверждено большое сходство ее с чукотской северной пищухой по абсолютному большинству таксономических признаков при незначительной разнице в скульптуре черепа.

Уральская северная пищуха — горный зверек. Ее излюбленные станции — небольшие россыпи камней, располагающиеся поблизости от воды по склонам возвышенных грив и горных массивов среди зарослей кустарников у верхней границы заходящего на склоны леса. Современный ареал ограничен 61—68° с. ш.

Основные биологические особенности северной пищухи на Урале связаны не столько с общими климатическими условиями, сколько с микроклиматическими.

Наиболее существенные экологические и морфофизиологические особенности ее сводятся к следующему. Размножение начинается в начале мая, а разгар его совпадает с появлением первых проталин. Плодовитость значительно ниже, чем у родственных ей форм. Даже при благоприятной экологической обстановке среднее число детенышей в помете не превышает 3—5. Заканчивается размножение в июле-августе. Таким образом, фенология размножения исследуемых пищух такая же, как и у других форм вида. Молодые ранних пометов заканчивают рост к моменту ухода под снег, не достигнув размеров взрослых животных. Весной следующего года рост этих зверьков возобновляется. Максимальных размеров тела пищухи достигают в возрасте 5—11 месяцев. Закономерности роста животных оказываются связанными с размерами тимуса (весенний скачок веса тимуса).

Половой зрелости рано родившиеся зверьки достигают в год своего рождения, однако в размножении участвуют лишь на следующий год. Различий в интенсивности размножения зверьков в возрасте до года и старше нами не установлено. Весной при благоприятной экологической обстановке в размножении участвуют все животные.

По характеру питания пищух следует отнести к наиболее специализированным травоядным животным, способным поддерживать нормальную жизнедеятельность на кормах низкой калорийности, чему способствует развитие кишечника, длина которого в 10,9 раза превосходит длину их тела. Слепая кишка составляет 122% длины тела. Описаны корма, кормовой режим и поведение пищух, связанное с заготовкой кормов.

Определение густоты волосяного покрова и теплопроводности шкурки указывает на отсутствие у уральской северной пищухи специальных приспособлений, направленных на сохранение тепла.

Пространственная структура этой пищухи своеобразна. Она живет небольшими колониями, вкрапленными в горный ландшафт Урала отдельными пятнами. Несмотря на то, что колонии нередко разобщены многими десятками километров, абсолютной изоляции между ними нет. Об этом свидетельствует поимка пищух вне колоний в биотопах, где они обычно не встречаются. Колебания численности не достигают такого размаха, как у полевок, но различия в численности в разные годы в зависимости от экологических условий могут быть существенными. Особенно неблагоприятно на численности пищух отражаются плохие погодные условия, определяющие состояния кормов. Соотношение полов близко 1:1.

Уральская северная пищуха представляет типичную горную жизненную форму. Ее обитание на Крайнем Севере почти не разнилось на ее экологических и морфофизиологических особенностях. Помимо внешних проявлений жизнедеятельности, об этом свидетельствует и развитие основных морфофизиологических показателей. Ни участие в размножении, ни сезонная периодичность жизнедеятельности (в том числе такие энергоемкие процессы, как линька) не связаны с заметными изменениями морфофизиологических показателей. В этом отношении пищуха является поистине уникальным зверьком. Даже в период размножения вес печени самок существенно не отличается от веса печени самцов. Характерное для большинства млекопитающих повышение веса надпочечников в период размножения выражено слабо. Тогда как у большинства млекопитающих при похолодании вес надпочечников увеличивается, у пищух осенью происходит снижение их веса. Обращает на себя внимание ничтожное варьирование интэрьерных показателей (значительно ниже, чем у других млекопитающих), что свидетельствует об однородности условий существования. Различий между отдельными



ми популяциями по интерьерным показателям практически нет, тогда как в разные годы даже в пределах одной и той же популяции они могут быть.

Единственной биологической особенностью уральской северной пищухи, которая может быть взаимосвязана с ее ареалом, является пониженная плодовитость и соответственное снижение затрат энергии, что в условиях Субарктики имеет существенное значение.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В., Кудряшов В. С., Говорухин В. С. География растений с основами ботаники. М., Учпедгиз, 1957.
- Аргиропуло А. И. Определитель грызунов Уральской области. М.—Л., Сельхозгиз, 1931.
- Аргиропуло А. И. Обзор рецентных видов семейства Lagomyidae (Lagomorpha Mammalia). Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. 7, вып. 3.
- Асписов Д. И. Заяц-беляк.— Материалы по экологии и промыслу в Волжско-Камском крае (Казань), 1936, вып. 4.
- Асписов Д. И. Биология размножения зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) — Труды о-ва естествоисп. при Казанск. ин-те, 1940, т. 56, вып. 3—4.
- Банников А. Г. Зайцы и пищухи Монголии.— Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, 1951, вып. 1.
- Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Термиология. М., «Высшая школа», 1963.
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, вып. 2.
- Бернштейн А. Д. Размножение красной пищухи (*Ochotona rutila* Sev.) в Заилийском Алатау.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 3.
- Бернштейн А. Д., Клевезаль Г. А. Определение возраста красной и большеухой пищух.— Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 5.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Просвещение», 1965.
- Большаков В. Н., Шварц С. С. К таксономической характеристике *Clethrionomus rutilus* из субарктических районов Северной Америки.— Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, 1962, вып. 29.
- Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок.— Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 38.
- Бондарцев А. С. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Вашенок В. С. О чумных эпизоотиях среди монгольских пищух на северо-западе Монгольской Народной Республики.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 10.
- Виноградов Б. С. Млекопитающие СССР. Грызуны. Л., Изд-во АН СССР, 1933.
- Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. Фауна СССР.— Определитель грызунов. Нов. сер., 1941, № 29.
- Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. Определитель. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Воронов Г. А. О биологии северной пищухи Верхнеленской тайги.— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 4.
- Гашев Н. С. Питание кунных рода *Martes* на Северном Урале.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 3.
- Гашев Н. С. Уральская пищуха.— Природа, 1966, № 1.

- Гашев Н. С. О напряженности энергетического баланса уральской популяции северной пищухи.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966а (Ин-т биологии УФАИ СССР).
- Гашев Н. С. О развитии тимуса северной пищухи уральской популяции.— Там же, 1966б.
- Гашев Н. С. К определению возраста северной пищухи.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1966в, т. 71, вып. 6.
- Гашев Н. С. О находках северной пищухи на Урале.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 4.
- Гашев Н. С. Размножение уральской пищухи (*Ochotona hyperborea uralensis* Flerov) в неволе. Предварительное сообщение.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968а, т. 73, вып. 3.
- Гашев Н. С. Размножение уральской северной пищухи в неволе. Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1968б (Ин-т экологии растений и животных УФАИ СССР).
- Гашев Н. С., Бахмутов В. А. Подготовка замороженных срезов костной ткани на саниом микротоме.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 6.
- Гвоздев Е. В. К гельминтофауне пищух (*Ochotona* sp. sp.) Казахстана.— Труды Ин-та зоол. АН Казахской ССР, Алма-Ата, 1956, т. 5.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Горчаковский П. Л. История развития растительности. Свердл. кн. изд-во, 1953.
- Горчаковский П. Л. Растительность хребта Сабля на Приполярном Урале.— Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Григорьев А. А. Субарктика. М., Географгиз, 1956.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. Млекопитающие фауны СССР, ч. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Гуреев А. А. Зайцеобразные (Lagomorpha).— Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, вып. 10. М.—Л., «Наука», 1964.
- Дарская Н. Ф. Блохи даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pallas). Фауна и экология грызунов. М., Изд-во МГУ, 1957, вып. 5.
- Делль Т. Р. Зависимость между жизненностью цыплят и строением зобных желез.— Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 1953, вып. 33.
- Деметьев Г. П., Ларионов В. Ф. Исследования по окраске позвоночных животных. О возникновении географических вариаций окраски.— Зоол. ж., 1944, т. 23, вып. 5.
- Дубинин В. Б. Процессы линьки у наземных позвоночных.— Зоол. ж., 1950, т. 29, вып. 3.
- Дубинин В. Б., Дубинина М. Н. Паразитофауна млекопитающих Даурской степи. Фауна и экология грызунов.— Материалы по грызунам, 1957, вып. 4.
- Зубарева Л. А., Снитковская З. М. Некоторые особенности интерьера помесных кур.— Труды Ин-та генетики АН СССР, 1958, № 24.
- Игошина К. Н. Растительность Урала.— Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III, вып. 16, Геоботаника. М.—Л., «Наука», 1964.
- Игошина К. Н. Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л., «Наука», 1966.
- Кабак Я. Н., Тереза С. И. Роль температуры и света в регуляции сезонных изменений половой системы.— Труды по динамике развития, т. 11. М., Госмедгиз, 1939.
- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Изд-во Харьковского гос. ун-та, 1950.
- Капитонов В. И. Экологические наблюдения над пищухой (*Ochotona hyperborea* Pallas) в низовьях Лены.— Зоол. ж., 1961, т. 40, вып. 6.



- Ким Т. А. Заметки по экологии северной пищухи Восточных и Северных Саян.— Уч. зап. Красноярского гос. пед. ин-та, 1956, т. 5.
- Ким Т. А. К экологии северной пищухи Кизыр-Казырского междуречья.— Уч. зап. Красноярского гос. пед. ин-та, 1957, т. 10.
- Ким Т. А. К экологии северной пищухи Восточного Саяна.— Уч. зап. Красноярского пед. ин-та, 1959, т. 15.
- Кривошеев В. Г. Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности. М., «Наука», 1964.
- Крыльцов А. И. Материалы по линьке мышевидных грызунов. I. Линька массовых видов полевков Северного Казахстана.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.
- Кубанцев Б. С. Условия существования и пол млекопитающих.— Уч. зап. Волгоградского пед. ин-та, 1964, вып. 16.
- Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М., Гос. изд-во технической и экономической литературы по вопросам заготовок, 1952.
- Кузнецов С. С. По горам и равнинам. М., Учпедгиз, 1957.
- Ласкутов Р. Н. Северная пищуха — вредитель культур кедров.— Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 12.
- Миллер Д., Дукор П. Биология тимуса. М., «Мир», 1967.
- Насимович А. А. Жизнь животных на больших высотах (Гималаи, Килиманджаро, Анды). Обзор зарубежных данных.— Бюлл. МОИП, 1964, т. 69, вып. 5.
- Наумов Н. П. Млекопитающие Тунгусского округа.— Труды Полярной комиссии АН СССР, 1934, вып. 17.
- Наумов Н. П. Определение возраста белки (*Sciurus vulgaris*).— Уч. зап. МГУ, зоол. сер., 1934, вып. 2.
- Огнев С. И. Грызуны.— Звери СССР и прилежащих стран, т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Оленев В. Г. Сезонные и возрастные изменения зубной железы у грызунов.— Первое Всесоюз. совещание по млекопитающим. Тезисы докл. М. (МГУ), 1961, ч. 2.
- Оленев В. Г. Сезонные изменения морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964 (УФАН СССР).
- Остроумов Н. А. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1949.
- Павлов Н. В. Ботаническая география СССР. Алма-Ата, Изд-во АН Казахской ССР, 1948.
- Павлов Е. И. Промысловые звери Читинской области. Чита, 1949.
- Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- Ревин Ю. В. О биологии северной пищухи (*Ochotona alpina*) на Олекмо-Чарском нагорье (Якутия).— Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. 7.
- Реймерс Н. Ф. Бурундук и северная пищуха в кедровой тайге Прибайкалья.— Труды Вост.-Сиб. фил. СО АН СССР, сер. биол., 1960, вып. 23.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М., «Наука», 1966.
- Светозаров Е., Штрайх Г. Свет и половая периодичность у животных.— Усп. совр. биол., 1940, т. 12.
- Серебрянников М. К. Возрастная изменчивость и процесс роста черепа у белки.— Ежегод. Зоол. музея АН СССР, 1931, т. 32.
- Слудский А. А. Ст. в сб. «Звери Казахстана». Алма-Ата, 1953.
- Смирнов В. С. О механизмах, регулирующих численность естественных популяций животных.— Экономические основы адаптации животных. М., «Наука», 1967.
- Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 19.
- Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала.— Труды Бот. музея АН СССР, 1933, вып. 2.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб, т. 1. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Тарасов П. П. К экологии монгольской пищухи.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1950, т. 54, вып. 6.
- Теплов В. П. К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих.— Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 1.
- Тимофеева А. А. Северная пищуха на о. Сахалине.— Докл. Иркутского противочум. ин-та, 1963, вып. 5.
- Туров С. С. Материалы по млекопитающим северо-восточного побережья Байкала и Баргузинского хребта.— Сборник трудов Гос. зоол. музея (при МГУ), 1936, вып. 3.
- Филонов К. П. Материалы по млекопитающим Баргузинского заповедника.— Труды Баргузинского гос. заповедника, 1960, вып. 2. (Улан-Удэ).
- Флеров К. К. Пищуха Северного Урала.— Ежегод. Зоол. музея АН СССР, 1927, т. 28, вып. 1.
- Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирнов В. М. Млекопитающие СССР. М., «Мысль», 1965.
- Хлебников А. И., Штильмарк Ф. Р. Лесохозяйственное значение северной пищухи в Западном Саяне.— Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., «Наука», 1965.
- Хмелевская Н. В. О биологии алтайской пищухи.— Зоол. ж., 1961, т. 40, вып. 10.
- Чернявская С. И. Млекопитающие заповедника «Денежкин Камень». Инвентаризационный список.— Труды гос. заповедника «Денежкин Камень», 1958, вып. 1.
- Шаршидзе В. А. К экологии северной пищухи, или сеноставки, в Красноярском крае.— Природа, 1951, № 11.
- Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных.— Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 3.
- Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных.— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 6.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике.— Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Труды Салехардского стационара УФАН СССР, 1959а, т. 1, вып. 1 (Тюмень).
- Шварц С. С. О роли желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования. Труды Урал. отд. МОИП, 1959б, вып. 2 (Свердловск).
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных показателей особенностей наземных позвоночных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960а, вып. 14.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 21 (Свердловск).
- Шварц С. С. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии.— Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 9.
- Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса (постановка проблемы).— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966а (Ин-т биологии УФАН СССР).
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. О закономерностях накопления аксерофтола у ондатры в природных условиях.— Докл. АН СССР, 1956, т. 109, № 1.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания.— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 4.



- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, 1968, вып. 58.
- Шведов А. П. Распределение и численность мелких млекопитающих Среднего Приангарья и верховьев Подкаменной Тунгуски. — Вопросы зоологии. Материалы к 3-му совещанию зоологов Сибири. Томск, изд-во Томского гос. ун-та, 1966.
- Штильмарк Ф. Р., Хлебников А. И. Северная пищуха — вредитель леса. — Природа, 1963, № 8.
- Шубин Н. С. Северная пищуха Кузнецкого Ала-Тау. — Докл. IV научн. конференции Новокузнецкого пед. ин-та по биол. наукам. Новокузнецк, 1963.
- Шубин И. Г. Ареал малой пищухи и факторы, его определяющие. — Зоогеография суши. Ташкент, 1963.
- Шубин И. Г. Размножение малой пищухи. — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 6.
- Шульц Р. С. Новые нематоды от алтайских и монгольских грызунов (*Ochotona* — пищухи). — Докл. АН СССР, нов. сер., 1948, т. 59, № 1.
- Юргенсон П. Б. К экологии сеноставки *Ochotona alpina* Pallas на Восточном Алтае. — Научно-метод. зап. Главн. упр. по заповедникам, 1939, вып. 5.
- Christian J. J. a. Davis D. E. The relationship between adrenal weight and population status of urban norway rats. — J. Mammal, 1956, vol. 37, № 4.
- Delost P. Reproduction et cycles endocriniens de l'ecureuil (*Sciurus vulgaris*). — Arch. sci. physiol., 1966, vol 20, № 4.
- Hesse R. Das erzwiecht der Wirbeltiere. — Zool. Jb., Abt. Physiol, 1921, Bd 38.
- Kryltzov A. I. Moults topography of Mycrotinae, other rodents and lagomorphs. — Zs. säugetierkunde, 1964, Bd. 29, № 1.
- Rensch B. Die paläontologischen Evolutionsregeln in Zoologischer Betrachtung. — Biol. generalis, 1943, Bd 27, № 11.
- Severald I. H. The gestation period of the pika (*Ochotona princeps*). — J. Mammal., 1950, vol. 31, № 3.

В. Н. ПАВЛИНИН

## ЗАЯЦ-БЕЛЯК (*LEPUS TIMIDUS* L., 1758)

### Систематические заметки

Местные названия зайца-беляка: у ненцев — нява, теуси; у коми — кыч, коч; у селькупов — нюма; у хантов — шовыр.

Положение зайцев Полярного Урала и Ямала в систематике не ясно (Колюшев, 1936; Огнев, 1940; Виноградов, Громов, 1952; Гуреев, 1964; Бобринский, Кузнецов, Кузьякин, 1965, и др.). И. И. Колюшев (1936), назвавший новый подвид беляка с Гыданского п-ова «беляком Бегичева» (С. И. Огнев (1940) именует его таймырским), допускал, что западная граница его ареала достигает по крайней мере Северного Урала. Характеристика ареала этого подвида И. И. Колюшевым дана очень схематично, а такие выражения, как «встречается в Обской губе» (стр. 305), не помогают уяснению вопроса.

В районах низовий р. Оби Б. С. Виноградовым и И. М. Громовым (1952) также был замечен беляк Бегичева.

Наши данные показывают, что беляки Полярного Урала и Ямала по ряду признаков хорошо различаются: первые мельче. Поэтому из современного подвидового подразделения зайца-беляка следует, что на Полярном Урале обитает номинальная раса *L. t. timidus* L., а в тундрах Ямала — *L. t. begitschevi* Koljushev.

### Распространение

Данные о распространении зайца на п-ове Ямал весьма скудны. Б. М. Житков (1913) в свое время отмечал, что зайцы малочисленны в тундре, их следы были встречены на р. Хадыта и вблизи оз. Кейте (Кей-то); севернее всюду, по словам ненцев, зайца нет вовсе. В летнее время В. И. Осмоловская (1948) останки зайца нашла в гнезде зимняка севернее оз. Ярро-то. Г. Е. Рахманин (1959) отмечает, что заяц почти вовсе не встречается в арктической тундре Ямала. Л. М. Цецевинский (устное сообще-



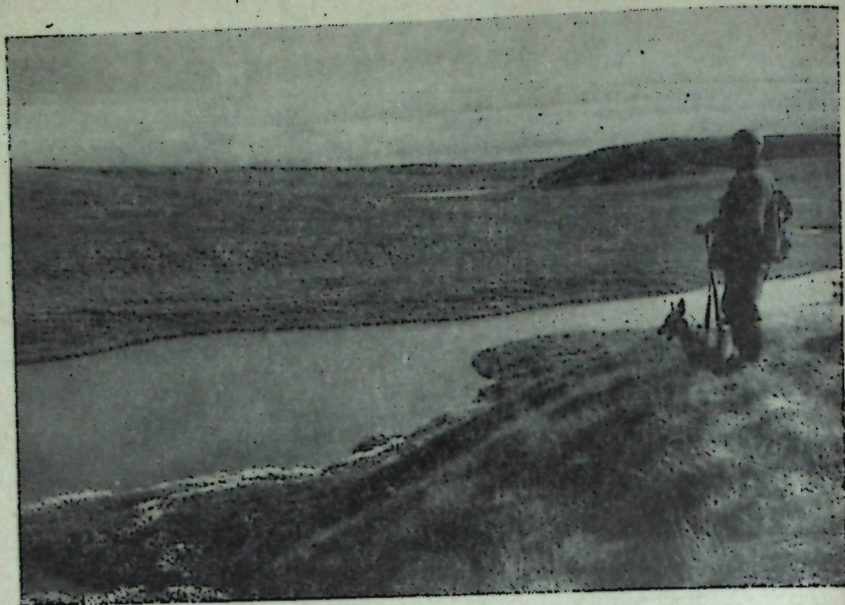


Рис. 1. П-ов Ямал, р. Се-Яха, тундра. Фото Л. Н. Добринского.

ние)<sup>1</sup> в районе фактории Тамбей ни зайцев, ни их следов зимой 1931 г. не видел. В. А. Бахмутов зайцев встречал зимой в районе пос. Сеяха (рис. 1). Касаясь распространения зайца на Полярном Урале, К. К. Флеров (1933) пишет, что он встречается везде в небольшом количестве, причем на Урале реже, чем в тайге.

Все имеющиеся данные свидетельствуют о том, что северная граница ареала зайца-беляка проходит в районе 70—71° с. ш.

### Морфологическая характеристика

Литературный материал по характеристике беляков Полярного Урала и Ямала до самых последних лет почти отсутствовал, а то, что было опубликовано, являлось результатом случайных наблюдений. Описания волосяного покрова, размеров и окраски шкурок зайцев в государственном стандарте пушно-мехового сырья касаются больших территорий страны и поэтому не всегда охватывают фенотипические особенности зайцев мелких районов. Некоторые работы дают новые и более полные данные о беляках рассматриваемого региона (Шварц, 1963; Шварц и др., 1965).

<sup>1</sup> В статье использованы устные сообщения зоологов и охотников Л. М. Цецевинского, В. А. Бахмутова, Л. Н. Добринского, В. Г. Оленева, И. А. Паракецова, Ф. И. Бойковой, В. Н. Бойкова, В. М. Макридина и В. Ф. Сокина, а также ботаника С. Г. Шнятова.

### Размеры, вес

Длина тела зайцев из района Красного Камня равнялась: у самцов ( $n=24$ ) — 55,6 (50,0—63,0) см, у самок — 55,0 (50—64,0) см, длина уха, соответственно, 86 (77—107) мм и 90 (60—110) мм, задней ступни 168 (150—210) мм и 171 (150—190) мм, хвоста 64 (53—81) мм и 60 (50—89) мм. У некоторых особей с р. Куновата уши, загнутые вперед, выступали за конец морды. Общий вес тела субарктических беляков: в апреле-мае у самцов  $3748 \pm 162,3$  г, самок  $4140,0 \pm 122,6$  г; в июле — соответственно  $3750 \pm 76,7$  и  $4171,9 \pm 120,7$  г, в октябре —  $3349,5 \pm 112,7$  и  $3749,0 \pm 105,9$  г. Как видно, общий вес тела у самцов и самок существенно не изменяется по сезонам года. Несколько меньший вес тела зайцев осенью может быть объяснен присутствием в выборке молодняка, не достигшего к октябрю веса взрослых.

С. А. Куклин (1938) указывает, что средний вес тундровых зайцев-беляков<sup>2</sup> составляет несколько более 4 кг, а отдельные особи достигают 5 кг.

Длина тела взрослых зайцев (в июле) с р. Куновата равнялась: самцов ( $n=3$ ) 520, 555 и 570 мм (измеренная по спине — 610, 630 и 645 мм), у самок ( $n=3$ ) — 540, 570 и 577 мм (по спине — 565, 656 и 610 мм). Вес тела тех же зайцев: самцов ( $n=4$ ) — в среднем 2742 г, при колебаниях от 2545 до 2895 г, самок ( $n=5$ ) — 3460 (2890—3823) г. При общей оценке упитанности особей обоего пола как «тощие», при одинаковом содержании витамина А в печени (см. ниже) и с вычетом веса эмбрионов и млечных желез, вес которых достигает 175 г, самки были заметно тяжелее самцов. Обращает на себя внимание тот факт, что и среди взрослых самок встречались исключительно мелкие особи. Также видно, что субарктические беляки крупнее североазиатских

### Волосяной покров

Литературные данные по этому вопросу скудны. А. А. Дунин-Горкавич (1904) указывает лишь, что у зайцев, обитающих за Полярным кругом, мездра толще, а шерсть пушистее. Позднее это же упоминают С. И. Орлов (1930) и А. Н. Дубровский (1940), добавляя, что ямальский заяц имеет и более крупные размеры. Материалов же по характеристике летних шкурок не было вовсе, хотя, как известно, подвидовая систематика беляка основывается прежде всего на описании волосяного покрова зайцев летом. На основе просмотра 33 летних шкурок беляков обоего пола с Полярного Урала (гора Красный Камень) и Южного Ямала (р. Хадыта), имеющихся в коллекции нашей лаборатории, ниже дается их краткая характеристика. У большинства на морде (у носа) разви-

<sup>2</sup> По сообщению Л. М. Цецевинского, эти данные относятся к зайцам из района Салехарда.



ты желто-ржавые тона, лоб бурый, со светлыми кончиками волос. Вокруг глаз светлое кольцо из грязно-белых волос. Губные вибриссы белые или белые у основания и темные на остальной части. По наружному краю ушей проходит четко выраженная белая полоса. Наружно-внутренний край в основании (до половины уха) бурый, с небольшой рябью, образованной желтыми кончиками волос, верхняя половина темно-бурая без пестрин. Тыльная сторона ушей светлее, из смеси серых и коричневых волос. Спинная часть шкурки светло-буроватая с рябью за счет желтых кончиков волос. В центре спины имеется сгущение окраски в виде неширокого «ремня», причем в самом центре шкурки темно-коричневое пятно без ряби. В задней части спины участок серых, черноватых или черных волос, которые переходят (рис. 2)



Рис. 2. Хвост северного зайца-беляка летом.

и на верхнюю часть хвоста<sup>3</sup>; низ, а также конечная треть или половина хвоста белые. Бока окрашены светлее, здесь преобладает сероватый цвет; брюхо белое. Бедрa также светлее спины, в верхней их части появляются охристые тона. По всему телу

<sup>3</sup> Фотография сделана с летней шкурки беляка с р. Куновата, но подобное подобное встречается у зайцев и более северных районов.

Нечто аналогичное, только отчетливее выраженное, есть у калифорнийского, мексиканского желтоватого зайцев и зайца Гайлларда, у которых на средней части огузка имеется черная линия, переходящая на верхнюю сторону хвоста (Гуреев, 1964).

торчат длинные белые зимние волосы (длина их на спине до 50, на боках до 75 мм), далеко выступающие над более коротким летним мехом. На разрезе шкурки в ее центре хорошо видна структура волосяного покрова. Курчавые волосы имеют три зоны окраски: нижняя — грязно-серая (примерно 50% длины волоса), срединная — темно-бурая (примерно 25%) и кончики волос светло-охристые (тоже примерно 25%, при общей длине летних волос на этом участке шкурки 22 мм). Волосы на животе обычно развиты хорошо, исключением является шкурка зайчихи с горы Красный Камень: у нее был редкий и короткий мех, видна кожа и крупные соски. Мех стирался, видимо, зайчатами, что в условиях громадного количества «гноса» плохо сказывается на самках, а через нее, возможно, и на молодяке.

Волосяной покров сравнительно плотный и упругий.

Здесь дана характеристика наиболее типичных шкурок, но есть, конечно, и исключения. Так, у некоторых нет «ремня» на спине, другие окрашены светлее (тут наблюдается такая зависимость: светлее окраска — нет и «ремня»). Есть особи, у которых тыльная сторона ушей белая, а в задней половине спины, перед черноватым пятном у хвоста, имеется участок со светлыми концами волос (он светлее соседних участков), у некоторых бока желто-серые. Встречаются, наконец, шкурки с окраской, близкой к окраске дикого кролика. Таким образом, окраска летних шкурок субарктических беляков полиморфна. Это дало основание С. С. Шварцу (1963) сделать вывод, что среди указанных зайцев можно подобрать экземпляры, по окраске подходящие под диагноз любых подвидов.

Летние шкурки взрослых зайцев (4 самцов и 5 самок) с р. Куновата имели следующие признаки: они заметно светлее субарктических зайцев, но фенотипического единообразия нет и здесь, хотя диапазон изменчивости меньше, чем у первых. Все шкурки имеют волосы первого яруса, со светлыми, желтоватыми или серожелтоватыми вершинками. Вокруг глаз — кольцо из беловатых волос. Подбородок и горло белые, на шее — пятно грязно-серобелых волос. «Ремня» нет. В силу того, что шкурки светлее, чернота на огулке у них развита слабее. На основании хвоста, примерно на  $\frac{2}{3}$  его длины, имеется расплывчатая темная полоса. Серое есть по бокам тела и на огулке. На передней поверхности всех лап растут желто-палевые волосы. Волосы на подошвах густые и окрашены в грязно-коричневый цвет на всю свою длину, видимо, от мокрого торфа, по которому зайцы бегают по берегам северных рек. На брюшке, чаще в задней его части и в пахах, густой и высокий чисто-белый мех, он заметно длиннее, чем на спине, у некоторых — ключьями. По всему телу или преимущественно на боках и бедрах торчат отдельные длинные белые волосы.

Зимние шкурки ямальских зайцев отличаются сравнительно высокими товарными качествами; особенно густой и плотный мех



Длина (мм) и толщина (мк) волос субарктических зайцев-беляков

Место и время добычи	Пол	n	Остевые				Пуховые		
			Длина	Толщина		Истинная длина	Кoeffици- цент извитости	Толщина в середине волоса	Тол- щина у корня
				в самой широкой части	в самой тонкой части				
Река Ха- дыта, июль	Самцы	5	27,7	84,0	59,3	76,7	57,2	13,3	3,5
	Самки	5	25,9	83,6	60,0	75,0	51,9	1,25	3,3
Район г. Салехар- да, зима	Самцы	2	36,8—	71,1—	48,7—	65,6—	47,3	11,1—	3,5
	Самки	—	41,4	72,6	53,7	66,7	57,7	11,2—	3,5

на крупе. Мездра тонкая и эластичная. Встречаются особи с пигментированным пухом, признаком, не свойственным, согласно литературным источникам, зайцам субарктических районов Урала. Вот, к примеру, как выглядела шкурка беляка (самца), добытого в ноябре 1967 г. в районе ст. Лабитнанги (вблизи Салехарда). На ней от области лопаток и до конца при раздувании волос был заметен пух, окрашенный в винный цвет слабой концентрации (заяц с пигментированным пухом добыт и на р. Сыни). Данный экземпляр имел и другую особенность — темноокрашенную переднюю поверхность обеих ушей (примерно на 85% их длины)<sup>4</sup>. Снаружи окраска ушей была грязно-серая, волосы же, длиной 15 мм, имели три зоны: верхинки белые, далее шла узкая желтоватая полоска, а большая часть волоса окрашена в светлый, серо-голубоватый цвет; кроме того, имелись отдельные темные волосы. Черные концы ушей были составлены из волос двух сортов: на самом кончике — сплошь черные, нижние — с черными верхинками и желто-коричневыми основаниями.

Темные пятна на ушах этого беляка не были остатками летних волос, так как

<sup>4</sup> Аналогичное явление, а также участки темных волос и на других частях тела нередко стали встречаться и у беляков Южного Зауралья.

во-первых, шкурка была в зимнем меху, а во-вторых, волосы на этом участке имели белые верхинки, чего летом не бывает.

В табл. 1 показаны данные измерения волос субарктических зайцев (в каждой пробе 25—50 волос, пробы взяты из задней части спины). Видно, что разницы в длине и толщине волос у самцов и самок беляков летом практически не наблюдается, у зимних шкурок остевые и пуховые волосы длиннее летних, но одновременно и тоньше, коэффициенты извитости выше, что все вместе увеличивает теплоизоляционные свойства волосяного покрова. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что длина остевых волос зимой незначительно превышает длину летних. Это следует объяснить тем, что исследованные пробы волос от зайцев из района г. Салехарда принадлежали особям северного кряжа, у которых, по характеристике Б. А. Кузнецова (1952), длина остевых волос вдоль позвоночника меньше тех, что покрывают боковые части шкурки.

И еще одно замечание: наши данные по длине и толщине летних волос у зайцев с р. Куновата в общем сходны с приведенными выше (особенно по самкам, у самцов же длиннее и тоньше остевые). Вес летних сухих шкурок взрослых зайцев с р. Хадыта равнялся: самцов ( $n=11$ ) 79 (70—100) г, самок ( $n=10$ ) 94 (70—110) г, а с р. Куновата: самцов ( $n=4$ ) 75 (70—90) г, самок ( $n=5$ ) 87 (65—110) г. Вес зимних сухих шкурок из района Салехарда ( $n=4$ ) 118 (70—150) г, с р. Хадыта (конец февраля) у самца 130, самок ( $n=4$ ) 136 (120—150) г.

#### Краниологические признаки

В табл. 2 и 3 сведены данные промеров черепов беляка северных популяций. Так как половой диморфизм по рассматриваемым признакам практически отсутствует (различия почти по всем признакам статистически не достоверны), мы сочли возможным не разбивать выборку с р. Хадыта по полам.

Данные по ямальскому беляку практически сходны с данными, приводимыми С. П. Наумовым (1931) для гыданского беляка, а затем И. И. Колюшевым (1956) при описании беляка Бегичева. Но заяц с Полярного Урала мельче южноямальского (различия между ними достоверны). Хиатус между зайцами Полярного Урала и Южного Ямала более существен, чем между первыми и зайцами северной тайги Заобья (р. Куноват), хотя пространственно они и более разобщены.

Если между популяциями беляка Полярного Урала и Южного Ямала широкого и постоянного контакта, возможно, и нет, а имеет место лишь ограниченное панмиксии, ведущее к сохранению относительной генетической монолитности, то отсутствие панмиксии между уральскими и куноватскими популяциями абсолютно бесспорно.



Таблица 2

## Промеры черепов зайцев-беляков с Полярного Урала (гора Красный Камень\*)

Признаки	$M \pm m$	Лимит	$\alpha$	$\sigma$
Общая длина черепа . . . . .	95,6±1,08	92,5—104,0	4,58	4,8
	97,3±0,55	92,7—102,0	3,09	3,2
Кондилобазальная длина . . . . .	86,5±0,84	83,9—93,0	3,57	4,1
	88,2±0,70	83,3—93,5	3,90	4,4
Скуловая ширина . . . . .	48,9±0,61	42,4—54,0	2,44	5,0
	50,2±0,51	45,6—55,0	2,44	4,9
Межглазничная ширина . . . . .	15,2±0,33	13,5—17,9	1,41	9,3
	16,4±0,21	14,2—17,7	1,0	6,1
Длина нижнего ряда зубов . . . . .	19,9±0,19	18,9—21,6	0,83	4,1
	21,2±0,29	19,0—24,3	1,41	6,7
Длина нижней диастемы . . . . .	21,8±0,23	20,1—23,8	1,0	4,6
	22,0±0,23	20,0—24,3	1,1	5,0

\* В числителе — самки (n=23), в знаменателе — самцы (n=18).

Таблица 3

## Промеры черепов зайцев-беляков с Полярного Урала и Южного Ямала

Признаки	$M \pm m$	Лимит	$\alpha$	$\sigma$
<b>Полярный Урал</b>				
Общая длина черепа . . . . .	96,7±0,54	92,5—104,0	3,76	3,9
Кондилобазальная длина . . . . .	87,6±0,49	83,2—94,2	3,47	3,7
Скуловая ширина . . . . .	49,8±0,36	42,4—55,0	2,55	5,1
Межглазничная ширина . . . . .	15,8±0,16	13,5—17,9	1,0	6,3
Длина нижнего ряда зубов . . . . .	19,8±0,12	18,9—24,3	0,75	3,8
Длина нижней диастемы . . . . .	21,8±0,16	20,0—24,3	1,0	4,6
<b>Южный Ямал</b>				
Общая длина черепа . . . . .	99,4±0,67	95,0—105,6	2,76	2,8
Кондилобазальная длина . . . . .	90,5±0,52	86,6—94,1	2,21	2,4
Скуловая ширина . . . . .	51,6±0,66	49,0—53,0	1,98	3,8
Межглазничная ширина . . . . .	16,2±0,31	13,6—18,4	1,40	8,6
Длина нижнего ряда зубов . . . . .	20,8±0,19	19,9—22,8	0,87	4,2
Длина нижней диастемы . . . . .	23,2±0,24	21,9—25,5	0,28	4,3

## Интерьерные признаки

Материалы по интерьерной характеристике северных зайцев показаны в табл. 4. К ним следует добавить данные о длине кишечника, они равны: у самцов (n=8) 512 (438—616) см, индекс  $25,88 \pm 0,86$  (19,8—30,7), у самок (n=8) 556 (513—596) см, индекс  $26,31 \pm 0,91$  (21,0—30,2), а также о длине слепого отдела кишечника, который у самцов 62,1 (56,0—68,0) см, индекс 8,0 (7,3—8,7), у самок 57,7 (50,0—68,0) см, индекс  $8,3 \pm 0,16$  (7,9—8,6). Биологическая интерпретация конкретных значений интерьерных показателей субарктических зайцев дана в статье С. С. Шварца с соавторами (1965), поэтому здесь мы ограничимся лишь следующими замечаниями.

Таблица 4

## Сезонная изменчивость индексов внутренних органов у зайцев-беляков субарктических популяций

Органы	n	Апрель-май	n	Июль	n	Октябрь
Сердце . . . . .	8*	10,14±0,24	14	10,91±0,36	11	10,79±0,41
	13	10,38±0,35	16	10,0±0,3	10	9,77±0,26
Печень . . . . .	8	35,2±2,31	14	21,51±0,84	10	34,97±1,89
	13	32,3±1,9	16	25,65±1,47	10	35,38±1,5
Почка . . . . .	8	3,22±0,15	14	2,84±0,08	10	3,35±0,15
	12	3,17±0,18	16	2,93±0,18	10	2,97±0,08
Надпочечник . . . . .	7	0,04±0,0	14	0,01	11	0,047±0,005
	11	0,07±0,01	16	0,01	10	0,046±0,005
Тимус . . . . .	7	0,76±0,09	—	—	9	0,43±0,05
	10	0,59±0,09	—	—	9	0,39±0,05

\* В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

По большинству интерьерных показателей между зайцами, добытыми весной и осенью, разницы нет. Лишь тимус как у самцов, так и у самок весной больше, а у самок к тому же в мае обнаруживается увеличение надпочечника; относительный вес сердца у обоих полов по сезонам не изменяется: у самок индекс почки не испытывает сезонной изменчивости; а у самцов этот показатель в июле ниже, чем весной и осенью; наивысшего значения относительный вес надпочечника у самцов и самок достигает в июле; самый низкий индекс печени характерен для зайцев, отловленных в июле. Стоит обратить



внимание на тот факт, что гипертрофия надпочечников у самок и самок летом совпадает с пиком численности комаров. Для всех северных зверей, а для зайцев в особенности, массовое появление этих насекомых является во многих отношениях наиболее напряженным периодом. Отрицательное действие кровососы оказывают как косвенным, так и прямым путем. В первом случае нарушается кормовой режим, что, в свою очередь, приводит к нарушению энергетического баланса организма зайцев. Во втором — укусы тысяч комаров наносят сильные травмы зверькам. Становится понятной причина резкого увеличения надпочечников у зайцев в летний период. Более резко выраженная в это время гипертрофия надпочечников у самок может объясняться дополнительными энергетическими нагрузками, связанными с выкармливанием молодняка.

Стабилизация всех показателей, в том числе и индекса надпочечников, у зайцев в октябре указывает на их способность заканчивать весь цикл сезонной изменчивости раньше, чем другие северные животные, у которых в этот период еще происходит перестройка организма на зимний тонус.

#### Подное число жира

Это число определялось у проб, взятых из области почек у беляков, добытых 18—28 февраля на р. Хадыта. Оно равнялось у самца 40,8, у самок ( $n=6$ ) 37—42,8.

#### Места обитания

В типичной тундре зайцы обитают в местах произрастания кустарников, чаще в долинах рек, а вдали от рек, по Б. С. Виноградову (1935), они относительно более многочисленны на высоких обрывистых ярах. Чем обусловлено такое распределение зайцев, будет показано ниже.

В бассейне р. Яха-Яхода-Яха большое количество помета зайцев было рассеяно в 1965 г. как по берегам реки, заросшим густым и высоким ольховником и (меньше) толстым и корявым ивняком, так и на вершинах оврагов и возвышенных участках тундры. Заяц обычен по большим островам крупных рек, на ряде которых, например на нижней Оби, имеются громадные запасы ивняков.

В. М. Сдобников (1937) отмечает, что ивовые рощи, в особенности несколько разреженные, представляют любимую стацию беляка в лесотундре. Летом для беляка более типичны долинные ивняки. На междуречья беляк выходит лишь там, где имеются обширные по площади разреженные и высокие заросли разнотравных ивняков, не слишком удаленные к тому же от ре-

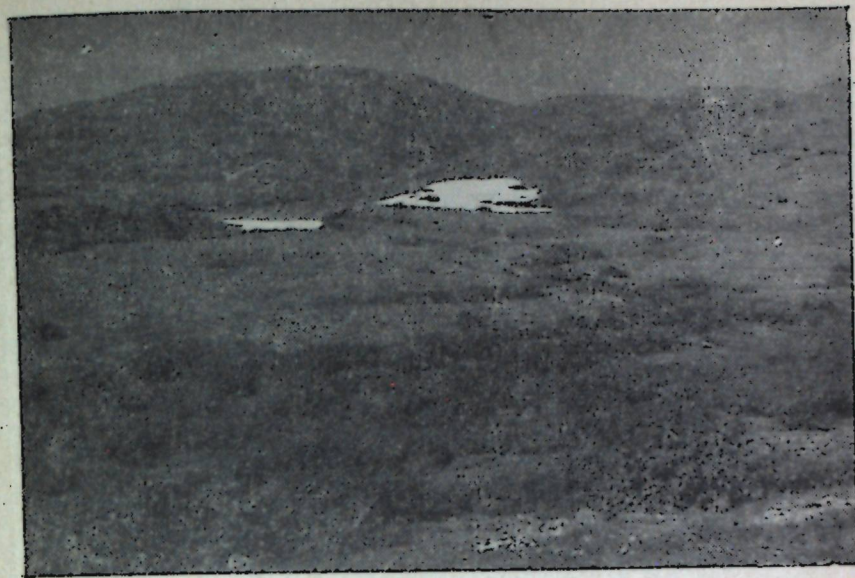


Рис. 3. Полярный Урал. 10 июля 1961 г. Ольховник и ивняк.  
Фото С. Г. Шиятова.

ки. Зато с выпадением снега и в продолжение зимы следы его нередко встречаются даже в зарослях ерника около озер и в чистой тундре. По словам ненцев, заяц выбегает зимой в чистую тундру с целью разыскивания лишайника, носящего у них название «заячьего». Вполне понятно, заключает В. М. Сдобников, что покидать долину рек зимой зайца заставляют накапливающиеся здесь глубокие снега, затрудняющие передвижение и добывание корма.

В более или менее обширных зарослях кустистой березы (*Betula tortuosa*) всегда можно, по сообщению В. М. Сдобникова, обнаружить помет беляка.

На Полярном Урале летом и в начале осени (июнь — сентябрь) зайцы обитают, по наблюдениям С. Г. Шиятова, выше границы леса в зарослях кустарников (ивняки, ольховник, ерники, рис. 3). Тут ниже температура, сильнее сказывается дуновение ветра, а в итоге — меньше кровососущих насекомых. Часть зайцев живет и ниже границы леса, где численность их увеличивается осенью за счет расселяющихся особей из вышележащих мест. С наступлением зимы и углублением снежного покрова зверьки вынуждены подниматься выше в горы, в те участки, где снег сдут настолько, что растения, которыми питаются зайцы, им доступны. Конечно, места кормежек и дневок могут быть и отделены, но наличие поблизости кормовых участков совершенно естественно. Зимой на Полярном Урале складывается своеобраз-



разная обстановка, определяющая жизнь зайцев. Ветры переносят снег, оголяя одни участки и заноса другие. По данным С. Г. Шиятова (1968), подробно изучавшего снежный покров на верхней границе леса и его влияние на древесную растительность на Полярном Урале, с участков, имеющих положительные формы рельефа, в частности расположенных непосредственно над границей леса, снег почти полностью сдувается. Мощность его здесь не превышает 10—40 см, но ниже, на безлесных участках, расположенных между лесными полосами и у подветренных опушек одиночно находящихся островков леса, отлагаются более мощные сугробы снега (до 4—6 м). Снег стаивает обычно между 5—15 июля (рис. 4), хотя у береговых обрывов снежинки

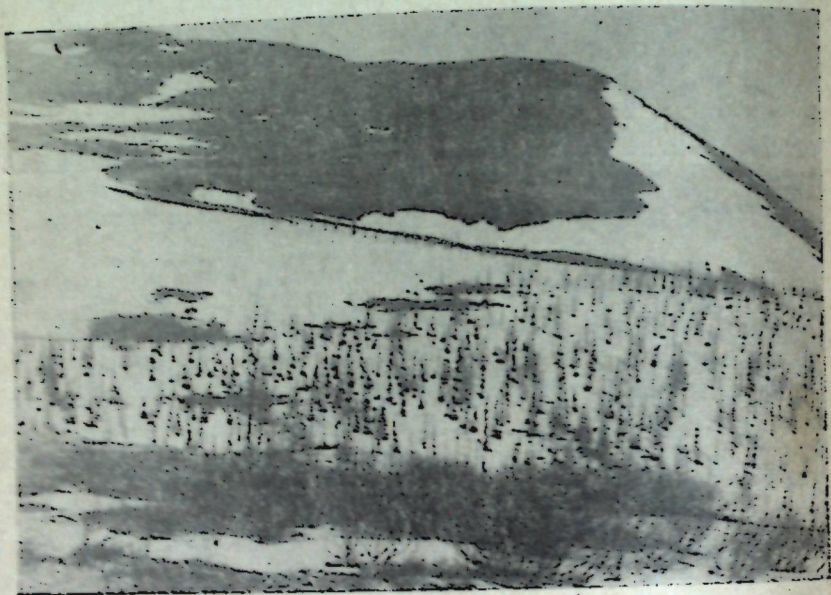


Рис. 4. Полярный Урал. Верхняя граница леса. Середина июля.  
Фото С. Г. Шиятова.

держатся до конца июля — начала августа, а на подветренных склонах невысоких предгорных сопок — до конца августа.

Севернее и в предгорьях, где древесная растительность отсутствует, распределение снега бывает иным. Там вынужденное переселение зайцев из низин на высоты бывает выражено резко. Конечно, в тех местах, где растут сравнительно высокие ивняки или ольховники, которые снегом полностью не заносятся, зайцы живут и зимой. Так, на р. Хадыта зимние погрызы из зайцами встречались на высоте не менее 2 м от поверхности земли. На одном из островов р. Сыня зайцы в начале октября днем прята-

лись в завалах стволов деревьев, нанесенных на берега вешними водами, несмотря на то, что на острове был березняк, ивняк, единично ель и густой травянистый покров. На этом острове, площадь которого равнялась примерно 10 га (длина 1000, ширина 100 м), было отловлено 12 зайцев (11 сеголеток и 1 взрослая самка) и еще видели двух зверьков.

И. А. Паракецов и В. А. Бахмутов днюющих осенью зайцев встречали у берегов рек на участках, где произрастал майник тростниковидный, причем зверьки здесь же кормились этим растением. Такая картина, когда зайцы ложатся на дневку прямо там же, где и кормятся, бывает, по-видимому, только в местах, где их не беспокоят. В районе г. Салехарда (лесотундра) зайцы весной обитают на незатопляемых островах с ивняком, на материковых берегах с еловым, лиственничным и березовым редколесьем, а также по краям болот и берегам озер с ивняком.

Распределение зайцев летом в тундрах, да и вообще на Севере, очень сильно зависит от гнуса. Он выгоняет животных на открытые места, а наибольшая концентрация зайцев в период массового присутствия кровососущих насекомых — это берега рек и узкая прибрежная полоса вдоль них, бровки оврагов, мыски с низкой травой и иные открытые участки. В качестве защитной реакции в поведении зайцев выработался ряд целесообразных адаптаций. Часть зайцев в песчаных наносах на обдуваемых ветром участках рек роют наклонные норы такой длины и глубины, что у лежащего в ней зверька снаружи видна лишь голова. Некоторые же особи ложатся на песке открыто. На одном таком «пляже» по р. Хадыта одновременно лежало по нескольку зайцев, близко подпуская к себе нашу моторную лодку. Там же, где нор зверьков не было, на песке часто встречались их следы и помет. За июльский день, плывя на лодке по реке, можно было встретить 30—40 зайцев. Некоторые из них, вскочив, долго бежали вдоль реки по открытым местам, а не скрывались, как следовало ожидать, в ближайших кустах (боясь, видимо, днюющих там комаров, которых особенно много в ивниках). Защищаясь от комаров, зайцы, по наблюдениям В. А. Бахмутова, отряхиваются от насекомых, совершают резкие перебежки, прыжки, валяются на песке. Если на лежке в песчаной норе днем зверьки как-то спасаются от комаров, то ночью, в период кормежки, они становятся жертвой бесчисленного числа этих кровососущих насекомых. О том, что приходится выносить зайцам летом, говорят сильные кровоподтеки на их шкурках; у некоторых животных бывает сильно искутана тыльная сторона задних лап. Такие условия вынуждают зайцев изменять часы кормежек, о чем будет сказано ниже.

Как сообщают В. Ф. Сосин и В. А. Бахмутов, в тундре на северных отрогах Полярного Урала летом у основания холмов, по берегам ручьев часто встречаются норы с одним отнорком, которые, судя по следам, посещаются зайцами, спасающимися от



гнуса<sup>5</sup>; иногда такие норы встречаются и на вершинах холмов. Из таких земляных нор в летнее время было спугнуто несколько зайцев.

В низовьях р. Оби, у кромки северной тайги, встречена другая форма защитного поведения — лежки непосредственно у самого уреза воды, чаще по захламленным валежником относительно высоким берегам рек. Здесь верхний дерновинный слой (под ним мерзлота!), обычно с торфяной «подушкой», сползает, и под ним образуются пустоты, где создается особый микроклимат, не благоприятный для гнуса (не только потому, что здесь прохладнее, чем в лесу, но, по-видимому, и в силу специфических свойств сырого торфа). Другое преимущество подобных мест состоит в том, что на склонах берегов меньше растений, на которых концентрируются массы комаров. В реках, где течение сравнительно быстрое, комары обычно не размножаются, удобными местами выплода для них здесь служат многочисленные замкнутые водоемы самых разных размеров за береговым увалом. По склонам (длина их от уреза воды до бровки берега 5—10 м) зайцы живут летом длительное время, о чем можно судить, например, по встречающимся тут маленьким зайчатам. (У встреченных со 2 по 5 июля на берегах р. Куноват зайцев (не менее 50) было около десятка зайчат.)

Если зайцам и приходится подниматься на берег, в лес, то, по всей вероятности, они это делают днем, когда активность комаров меньше, чем ночью. То, что у зайцев, добытых в конце дня, желудки были наполнены, подтверждает это предположение. Правда, на севере светло и ночью, но днем солнечные лучи и ветер подавляют активную деятельность насекомых.

Спасаясь от гнуса, часть зайцев располагается на бровке берегов рек, где ветер сгоняет насекомых. Здесь (в разрыве между деревьями) часто встречались площадки утрамбованной и почти голой земли; это говорило о том, что ими постоянно пользуются. Не раз, плывя по реке днем, мы видели вскакивающих отсюда зайцев. А однажды заяц здесь устроился и совсем необычно: на узкой полоске песка у уреза воды лежал, опершись на корни, ствол выброшенного на берег старого и обмытого дерева на высоте примерно 80 см над землей. Зверек лежал в тени, которую отбрасывал ствол этого дерева, меняя, видимо, свое положение по мере движения тени.

Из изложенного хорошо видна высокая способность зайцев целесообразно использовать благоприятные условия, имеющиеся в стациях.

В середине августа или во второй половине исчезают комары, резко сокращается и концентрация зайцев по берегам рек. Их



Рис. 5. Спелая нора зайца-беляка. Фото В. А. Бахмутова.

распределение теперь становится более сосредоточенным. Там, где по берегам имеется бордюры из древесной растительности, зверьки теперь нередко встречаются и у границы леса и тундры. В это же время или вскоре начинаются и осенние перемещения зайцев.

Зимой, в полутемное время, стоят морозы, чем, видимо, надо объяснить повышенную активность зайцев. Суточный ход их в это время значительно длиннее, чем осенью, и ближе к весне. Тропять таких зайцев практически бессмысленно, так как не хватает времени (а чаще — терпения).

По наблюдениям В. Ф. Сосина, зимой в районе пос. Яры, Приуральского района, зайцы чаще днюют в наносах снега вдоль ручьев, впадающих в море, а в глубине тундры — в снежных наносах по рекам и ручьям. В. А. Бахмутов сообщает, что лежки зайцев зимой всегда располагаются в снежных норах. Норы в сугробах почти всегда идут горизонтально, а под нависающими стволами деревьев и на ровном месте — с уклоном вниз, но прямо (рис. 5). Угол наклона нор может достигать до 40—45°, он зависит от плотности снега — в плотном уклон незначительный. Глубина нор достигает до 1 м, но чаще 50—60 см. Вспугнутый из норы заяц вторично ложится прямо на снегу, нору уже не делает. Лежки вне нор — явление редкое, они бывают, как правило, при малом снежном покрове и в теплые зимние дни.

<sup>5</sup> Наблюдений о том, чтобы зайцы на п-ове Ямал в земляных норах выводили молодых, нет. На Таймыре это установлено А. Ф. Чирковой (1940).



Местами, например в густых зарослях ивняка, под снегом образуются пустоты, где зайцы скрываются. Отмечен случай, когда заяц выскочил из-под снега примерно в 25 м от норы (около нее стоял человек), через которую он вошел. В норах иногда встречается помет беляка. Это говорит о том, что в снежных норах зайцы Севера не только устраивают лежки, но и кормятся<sup>6</sup>. (У лесостепных и лесных зайцев, как известно, лежка всегда чистая, а сами они, как правило, располагаются в отдалении от мест жировки.) Лежки в снежных норах у беляка наблюдаются и в других частях ареала, к примеру, в Зауральской лесостепи, но там это скорее исключение, в то время как в Субарктике — это правило.

О жизни зайцев зимой некоторое представление может дать следующее сообщение (устное) Н. С. Гашева — директора Салехардского стационара УФАН СССР, который 17—27 февраля 1970 г. с группой товарищей посетил р. Хадыта, в 60 км от ее устья.

В пойме этой реки растут очень густые заросли из ив, ольхи, березы, лиственницы, елочек, голубой жимолости, красной смородины. В зарослях было много снега (зима многоснежная вообще, к тому же снег наметен ветрами к реке). Снег плотный, но тяжесть человека не выдерживал.

С 16 на 17 февраля была пурга, днем снегопад прекратился, но ветер дул. 18 февраля был замечен след только одного зайца, на другой день — один жировочный след у кромки зарослей; поставлены проволочные петли. С каждым днем следов становилось больше, но троп не образовалось. Интересная деталь: хотя следов зайцев было и много, но они не покидали зарослей, ни одного следа в тундре не замечено. Даже попытки выгнать их оттуда ни к чему не привели.

На ограниченной площади за несколько дней удалось добыть 13 зайцев. Не раз наблюдалось, как зверки останавливались перед петлей, а затем обходили ее стороной. Здесь, на далеком севере, зайцы, надо полагать, мало знакомы с петлями, поэтому такое их поведение надо объяснить проявлением обычного инстинкта самосохранения. Кроме зайцев, в районе фактории Хадыта в массе держались белые куропатки (тундряные — единичны). Из других птиц замечены: один ворон, одна сорока и какой-то дневной хищник.

### Питание

По питанию субарктических зайцев имеются лишь фрагментарные сведения. Видовой состав кустарниковой и травянистой растительности, а в лесотундре и древесной, в Субарктике до-

<sup>6</sup> В Варламовском бору (лесостепь Зауралья) отмечен случай, когда под снегом зайцем были вырыты норы, где он поедал траву.

статочно велик, поэтому о недостатке кормов летом не может быть и речи. По исследованиям Г. В. Троценко, флора района стационара «Харп» Института экологии растений и животных УФАН СССР (вблизи Салехарда), характеризующая флору растений плюс значительное количество видов мхов и лишайников. Наиболее богаты видами такие семейства, как осоковые (17 видов), злаковые (14 видов), сложноцветные (10 видов) и ивовые (10 видов), т. е. такие, которые могут служить кормом для зайцев. Ивовые представлены такими видами, как: *Salix phylicifolia* (финиколистная), *S. lanata* (пушистая), *S. reticulata* (сетчатая), *S. myrtilloides* (черничная), *S. arctica* (арктическая), *S. hastata* (красивая), *S. nummularia* (копеечная), *S. glauca* (сизая), *S. polarus* (полярная) и гибридами между ними. В пойме Оби и других рек Севера местами практически нетронутые запасы ив колоссальны, способны прокормить несметное количество зайцев. Ивы — не только зимний корм зайцев: весной цветы их служат для зайцев, равно как и для многих других животных Севера, первым свежим зеленым и высокоценным кормом. Живший у нас на катере зайчонок, когда ему давали корм из смеси зеленых растений, первыми съедал цветы ивы. К зимним кормам зайцев следует добавить ерник (*Betula nana*), березу извилистую (*B. fortunei*) и ольху кустарниковую (*Alnus fruticosa*), густые заросли которой по берегам тундровых рек, например Яха-Яходы-Яха, местами тянутся на многие километры.

По наблюдениям В. А. Бахмутова, зайцы после первого снега охотно пасутся на островках зеленой травы, преимущественно на осоках в пойме рек. В начале осени он часто встречал на песчаных берегах рек шишки кедр, погрызенные зайцами.

В. Н. Бойков сообщает, что в низовьях р. Полуя места зимовий зайцев приурочены к малочисленным, обдуваемым ветром лугам поймы, где они поедают травянистые растения. На другом участке поймы, где в момент наблюдений обитало два зайца, основными местами их жировок были молодые ивняки на вышем приустьевом склоне, в меньшей степени — пойменные березняки. Главная «ходовая» тропа зайцев здесь проходила вдоль границы кустарников и пойменного луга. Большую роль в питании ряда северных животных, в том числе и зайца, играют травянистые растения, которые, будучи законсервированы ранними морозами, надолго сохраняются в зеленом виде. То же следует сказать и о ягодах, которые, как указывают Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941), многочисленны в тундре, а ягоды водяники (*Empetrum nigrum*), толокнянки (*Arcious alpina*) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) сохраняются до следующего урожая. Ввиду того, что древесные корма на Севере служат основой кормового рациона зайцев на протяжении 7—8 месяцев, следует заметить следующее. Изучение химического состава древесных кормов показало, что в растениях, произрастающих на Севере,



содержится больше клетчатки, proteins и значительно меньше жира (Соколов, Рязанова, 1952; Лабутин, 1956, 1957; Попов, 1950). Это говорит о сравнительно низкой питательности северных древесных кормов, чем, видимо, наряду с другими причинами, и может объясняться большой потребностью зайцев в кормах в условиях высоких широт.

Последованиями ряда авторов установлена связь общей длины кишечника с характером питания животных (Вотылибский, 1938, 1939; Соколов, 1949, и др.). Сравнение органов пищеварения зайцев тундровых и лесостепных популяций показало, что они географически изменяются (Шварц и др., 1955). Минимум относительной длины кишечника с продвижением на Север увеличивается, а относительная длина кишечника, напротив, уменьшается. Причем увеличение первого выражено более четко, чем уменьшение второго кишечника. Относительная длина увеличилась отдела кишечника субарктических зайцев почти в два раза больше, чем у зайцев из лесостепного Зауралья. Это хорошо объясняется тем, что у травоядных животных здесь происходит переизбыток клетчатки в содержимом клеток, загниванию оболочки из клетчатки от брожения в них ферментов и пигментирования концов (Алимов и др., 1954). Поэтому у них переизбыток клетчатки доходит до 80—90%. Учитывая это, можно предположить, что увеличение относительной длины желудка кишечника в условиях Заполярья является приспособлением, способствующим поддержанию нормальной жизнедеятельности зайцев на чрезвычайно обедненной кормовой базе.

Помимо этой особенности у субарктических зайцев выработались приспособления и созданы в организме резервы питательных веществ. Это становится очевидным, если учесть значительно более крупную печень зайцев северных популяций и принять во внимание наблюдения о способности зайцев в условиях Севера к созданию резервного жира, особенно перед началом размножения.

По определению Ф. И. Бойковой, в начале апреля средний вес печеночного жира у зайцев из района ст. Красный Камень составил 10,6 (2,7—17,3) г.

Вес желудка с содержимым у зайцев с р. Куновата в июле равняется (при весе самого желудка 19—20 г): у самцов ( $n=4$ ) 100,3 (55—149) г, у самок 103,2 (58,5—138) г. По данным Ф. И. Бойковой, количество витамина А в печени у зайцев с Красного Камня равнялось: у взрослых размножающихся самок весной и летом 10,4 (8—15,5) мг%, осенью (конец октября — начало ноября) 21,2 (4,5—58) мг%, минимальное количество отмечено у самок с плацентарными пятнами; у молодых особей (июль) 21 и 9,4 и у секолеток (двух особей) 4,5 и 12,7 мг%; у взрослых самцов 3,0 (20 апреля) и 2,9 мг% (10 мая), а у добытого в конце октября — 18,1 мг%; у двух секолеток 15,2 (конец октября) и 2,9 мг% (4 ноября); у зайцев с р. Жалды

(18—28 февраля) 43 у самцов ( $n=2$ ) 16,5 и 40,6, у самок ( $n=7$ ) 24,5 (13,7—41,4) мг%. Наибольшее количество витамина (60 мг%) встречено у взрослого самца из района Яр-Сале (в самом устье р. Оби), добытого 6 июня.

Из приведенных данных видно, что в период размножения у самок витамина А больше, чем у самцов, а осенью и зимой, как правило, больше, чем весной (у особей обоего пола). У взрослых зайцев с р. Куновата содержание витамина А в июле: у размножающихся самок ( $n=6$ ) 31,4 (10—45,5), у самцов ( $n=4$ ) 61,9 (13,1—135) мг%. Витамина у самцов было в 2 раза больше, чем у самок. Эту особенность следует объяснить, видимо, тем, что в июле самцы уже кончили размножаться, тогда как самки еще интенсивно размножались, а это вызвало более интенсивный обмен. Как видно, у зайцев северной тайги витамина значительно больше, чем в тот же период у зайцев Субарктики.

Для сравнения приведем еще данные о содержании витамина у зайцев-беляков лесостепной популяции (Половинский район Курганской области) в ноябре: у самок 38 (12,7—59,5), у самцов 34,3 (9,0—66,7) мг%. У беляков южных популяций витамина осенью больше, что может косвенно говорить о более напряженном обмене веществ у зайцев Субарктики в холодное время года. В связи именно с этим, видно, следует поставить такую экологическую особенность северных зайцев, как устройство ими лежек в снежных норах. Мы уже сообщали ранее о встречаемости необычной формы фекалий летом у зайцев-беляков Северного Зауралья (Павлинин, 1967). По величине и сплюснутости они были как у беляка, но темного цвета, на одном конце вытянуты и заканчивались выступом, как у русака. Но едва ли это особенность только беляка северной тайги Зауралья, хотя здесь, вблизи границ ареала, можно чаще ожидать появления случаев «фенотипической деспециализации». Очевидно, что подобное свойственно ему как виду и является еще одним примером высокой внутривидовой изменчивости, как и краниологические признаки, немалое число которых, как показал еще Ю. А. Филипченко (1916), идентичны аналогичным признакам русака. Эти отклонения генетически обусловлены, так как затрагивают структуру пищеварительного тракта: форма фекалий, как известно, определяется особенностями анатомического строения *rectum*.

На песчаных берегах рек часто встречаются участки невысоких растений ив, которыми зайцы питаются и летом, тоже, возможно, вынужденно, боясь уходить в заросли. Такой корм сказывается на форме и цвете фекалий, они и летом становятся круглыми и желтоватыми, как зимой.

### Размножение

Фактические данные о размножении беляка Ямала и Полярного Урала получены совсем недавно (Шварц и др., 1965). Из



добытых в июле 1958 и 1959 гг. на р. Хадыта 34 зайцев 32 оказались взрослыми и два молодыми. Среди взрослых было 18 самок, из которых кормящих — 5, после лактации — 12 и одна — без признаков размножения; беременные отсутствовали. Зайчихи с наличием молока в млечных железах встречены 7, 16, 17 и 20 июля. По числу плацентарных пятен самки распределялись таким образом: с 4 пятнами — 2 самки, с 5 — шесть, с 6 — семь и с 7 — одна (в среднем 5,4 пятна на 1 самку). 12 августа 1964 г. на р. Хадыта были пойманы два зайчонок в возрасте примерно 10 дней, которые могли быть вторым приплодом в текущем сезоне или поздним первым. Второй приплод у беляка Южного Ямала пока не зарегистрирован, хотя и возможен; если он бывает, то лишь у части самок. Размножение молодых особей в год их рождения исключается.

Собранный материал южнее, на Полярном Урале (район ст. Красный Камень), показывает следующее: 10 апреля 1963 г. было добыто 3 самки с крупными матками (их длина 120, 140 и 180 мм, толщина 5, 8 и 7 мм), у одной самки во влагалище семенная жидкость, другая весом почти в 5 кг с признаками начала беременности; вес семенников 13,5, 13,6 и 18,3 г; 10 и 12 мая истречены две беременные зайчихи с 6 эмбрионами каждая (вес одного эмбриона у первой 0,15 г), 26 мая — с 5 эмбрионами, 28 мая — опять с 5 (вес одного 36,5 г) и последняя беременная самка — 4 июня (вес одного эмбриона 60,5 г); среднее число эмбрионов на 1 самку — 5,5. В июле встречены три зайчихи с плацентарными пятнами, в конце октября — одна (с пятью) и, что особенно интересно, две в ноябре 1963 г.: у одной было не менее 8 слабо заметных пятен (добыта 4 ноября), у другой — 11 (добыта 16 ноября). Этот факт может указывать и на то, что у части самок беляка Полярного Урала бывает и второй приплод, возможно, у тех, которые весной начинают размножаться раньше других. Первый приплод появляется в самом конце мая — в начале июня. Седьмого июля здесь был добыт молодой заяц весом 610 г, 28 июля — весом 470 г и 15 августа — 1100 г. На р. Хадыта добытый 26 июля зайчонок (самец) весил 254 г, а добытые 31 июля два молодых самца — 330 и 525 г. Вес прибитых зайцев в районе Красного Камня в октябре равнялся: самцов 2830—3300, самок 2875—3380 г. Следует добавить, что 8 июня 1965 г. на одном из островов р. Обь в районе г. Салехарда найдено пять зайчат в возрасте примерно недели, весом 55, 75 и 82 г.

Материалы по размножению беляка, собранные нами (Павлинин, 1967) южнее, у северной границы лесной зоны (р. Куноват, 65° с. ш.), показали следующее. 2—4 июля здесь было добыто 10 взрослых зайцев, из них 6 самок, которые оказались беременными (некоторые уже вторично в текущем сезоне) с эмбрионами разной величины: от 6,2—10,4 до 78,2—97,5 г; среднее число эмбрионов на 1 самку — 5,2. Если сопоставить

данные по размножению беляка из трех географических точек, то получим такой ряд: р. Хадыта — в среднем на одну самку 5,4 плацентарных пятна, Полярный Урал — 5,5 эмбриона и р. Куноват — 5,2 эмбриона. Из сказанного следует, что разницы в плодовитости беляка нет. 2 июля на берегу р. Куновата нами была встречена зайчиха с тремя уже подросшими зайчатами, в возрасте примерно 20—25 дней, т. е. родившимися в первой декаде июля. Это наблюдение интересно тем, что по нему можно предполагать о продолжительности лактации и семейном периоде жизни у зайцев Севера.

У эмбрионов зайца-беляка с р. Куновата обнаружена темная полоска, идущая от головы до конца тела, а также клиновидной формы хвостик с черной полоской сверху, о чем мы уже сообщали (Павлинин, 1967). Этот факт мы подчеркиваем потому, что у зайца-беляка подобное встречено впервые.

### Линька

В силу обитания субарктических беляков в суровых условиях существования линька волосяного покрова имеет некоторые особенности. Одна из них — поздние сроки начала весенней линьки и, наоборот, — ранние осенней. 28 марта в районе г. Салехарда был отстрелян беляк еще зимней окраски, но со следами линьки (остевые и пуховые полосы уже слабо держались в коже). По Г. Е. Рахманину (1959), появление первых признаков весенней линьки наблюдается обычно во второй половине марта — в начале апреля. Завершается она в мае-июне, иногда даже к концу июня (в северных частях Ямала). Три встреченных нами 26 июня 1965 г. зайца у р. Яха-Яхода-Яха были уже в летнем мехе, только у одного сзади еще имелось большое белое пятно, что указывало на продолжающуюся линьку.

Особенность северных зайцев летом — густой волосяной покров на брюшке, что следует рассматривать как полезную адаптацию к двум факторам среды: к сравнительно низкой температуре земли, на которой долгие часы зверьки вынуждены лежать, и к мириадам кровососущих насекомых. Осенняя линька у зайцев начинается в августе-сентябре и заканчивается в октябре; по утверждению Г. Е. Рахманина (1959), к концу этого месяца уже все шкурки первосортны. У нас есть ноябрьские шкурки беляков из района г. Салехарда, у которых еще имеется бусость; у одной шкурки в основном сохранились только одни черные волосы первого яруса. В. А. Бахмутову удалось собрать следующие материалы по осенней линьке северного беляка. В верхнем и среднем течении р. Сыни в конце сентября было отстрелено около 10 зайцев — все они были внешне серыми, но с белым пухом. В начале октября здесь же добыт взрослый беляк — почти совершенно белый, и пять сеголеток — все еще «серые».



В бассейне р. Куновата 2 зайца-сеголетка, добытые в конце сентября 1965 г., были почти полностью с зимним опушением (имелось лишь несколько темных волосков по всему телу).

Изменений в принципиальной схеме линьки у субарктических зайцев не наблюдается. Резко сокращаются сроки между линьками — до 1,5—2,5 месяцев, в зависимости от географического положения местности и погодных условий года. Особи-сеголетки и здесь, как правило, выливаются позже взрослых. Среди местных охотников бытует мнение, что зайцы белеют за 7—10 дней до установления постоянного зимнего снежного покрова и ледостава на реках (кроме р. Оби).

### Враги

Врагами зайца на территории рассматриваемого региона являются все хищные млекопитающие, способные осилить этого зверя, а также полярная сова, орлан-белохвост и зимняк.

Но реальный вред от каждого из них, в силу невысокой численности большинства и их биологических особенностей, невелик. Особого рассмотрения заслуживает лишь песец. Все исследователи, которые изучали этот вид, сходятся в мнении, что основу рационов песца составляют мышевидные грызуны (Кучерук, 1940; Цецевинский, 1940; Перелешин, 1943; Дунаева, Осмоловская, 1948, и др.) Ряд авторов (Цецевинский, 1940; Дунаева, Осмоловская, 1948), изучавшие питание песца, зайца в его рационе даже не упоминают. И. И. Колюшев (1936) сообщает, что, по его наблюдениям, песец обычно не нападает на беляка, даже проходя мимо лежащего. Этот вывод нельзя брать за основу, так как сделан он на случайных наблюдениях. Правильнее считать, что лишь в некоторые годы или сезоны года песец, имея в достатке разной пищи, не обращает или почти не обращает внимания на зайцев. Такое заключение перекликается с сообщением В. Е. Гребенщикова (1940) о том, что песцы одно время хорошо идут на приманку из оленьего мяса, затем вдруг предпочитают куропаток или зайцев. Возможно, наконец, что наблюдения И. И. Колюшева относятся к мигрирующим песцам, поведение которых в это время меняется. Литературные данные показывают, что песец далеко не всегда лойялен к зайцу. Так, по материалам С. Д. Перелешина (1943), остатки ямальского зайца-беляка обнаружены у 20 из 808 песцов. По мнению этого ученого, такая незначительная роль зайцев в зимнем питании песца, несмотря на порядочное число зайцев в тундре, а особенно в лесотундре, объясняется трудностью для песца поймать быстро бегающего зайца — песец бегаёт гораздо медленнее лисицы. Вероятно, продолжает С. Д. Перелешин, какой-то процент зайцев, поедаемый песцами в южной части Ямальского округа, составляют зайцы, попавшие в петли или в капкан.

В заключение можно отметить, что хищники в регуляции численности зайцев тундровых популяций едва ли играют какую-нибудь практически ощутимую роль.

Следует заметить, что в лесотундре контакт этих видов более тесен, так как песцы зимой часто пользуются тропами зайцев. Есть, возможно, зависимость летнего распределения зайцев от распределения песцов: из районов норения последних зайцы, по-видимому, вытесняются хищником. Но по наблюдениям Л. Н. Добринского, в октябре в районе р. Се-Яха он встречал зайцев непосредственно в местах норения песцов (ими могли быть особи, прикочевавшие сюда). По наблюдениям В. С. Смирнова, прошедшего несколько месяцев полевых работ летом в тундрах Ямала и западного побережья Гыданского п-ова, зайцы очень редки в районах норения песца. За 5 полевых сезонов он встретил всего одного зайца, примерно в 2 км от ближайшей жилой норы песца. Б. М. Житков (1913) писал, что к северу беляк на Ямале не идет, может быть, потому, что этому препятствует «обилие песцов».

Данных о питании тундровых волков зайцами нет. По сообщению В. П. Макридина (1955), работавшего, правда, в Большеземельской тундре, в феврале-апреле 1951—1954 гг. им было вскрыто 43 желудка волков, но остатков зайцев не встречено. В. Н. Бойков сообщает о поимке в устье р. Полуя зайца лисицей. Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941) у гнезда орлана-белохвоста 27 июля 1939 г. нашли остатки одного молодого беляка; остатки зайца ими обнаружены в двух погадках, найденных в это же время на берегу реки в тундре Южного Ямала. В. И. Осмоловская (1948) летом севернее оз. Ярро-То отметила подобное у мохноногого канюка; но она считает, что это для зимняка совершенно случайно.

В питании сапсана ни В. И. Осмоловская, ни Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук зайца не нашли. В. И. Осмоловская, касаясь питания полярной совы летом, зайца не упоминает. Это конечно, не значит, что полярная сова не трогает зайца вообще, — у нас просто нет конкретных данных о роли ее в жизни тундровых зайцев. О том же, что она преследует этого зверька, причем весьма успешно, показывают многочисленные наблюдения во время ее пребывания в лесостепи и степи зимой. Нападение совы на зайца на Ямале наблюдал В. Ф. Сосин.

### Конкуренты

Конкурентами зайцев являются такие растительноядные виды, как северный олень, мышевидные грызуны, гуси, белая и тундровая куропатка. Но так как в летнее время пищи, надо полагать, хватает всем, поэтому конкурентные отношения между ними в это время года едва ли возникают. К зиме исчезают из тундр гуси и северные олени, хотя массовые скопления последних на постоянных путях сезонных миграций могут отрицательно сказываться



на общих запасах растений. Перемещаются и куропатки. В условиях зимы сталкиваются интересы лишь куропаток и зайцев, ибо и первые, и вторые питаются частями тех растений, которые выступают над снегом. (Нельзя, конечно, сбрасывать со счетов и значение мышевидных грызунов, поедающих корни и нижние части тех же растений, скрытых под снегом.) Обитание бок о бок зайцев и куропаток в заснеженных кустарниках ивы — довольно обычная картина.

### Болезни

Материалов по болезням и паразитам ямальских зайцев ни в литературе, ни у нас нет. Есть данные по гельминтам зайцев Таймыра Ю. Мустафаева (1967). У исследованных им 12 беляков из района Норильских озер у 9 обнаружены гельминты, два вида цестод и один — нематод: *Mosgovoyia pectinata* Goeze, *Protostrongylus terminalis* Kamensky, *Nematodirus aspinosis* Schulz.

Совершенно не изучена роль зайцев в эпизоотологии тундрового бешенства («дикованья») песцов и собак, заболевания, широко распространенного на Крайнем Севере. Л. М. Сюзюмова (1965) в опыте показала, что заяц-беляк (он был взят из другого географического района) является одним из высоковосприимчивых видов к вирусу тундрового бешенства и, вероятно, может принимать участие в эпизоотическом процессе.

Из 34 ямальских беляков, вскрытых летом 1958 и 1959 гг., у 23 на легких обнаружены мелкие бело-серые очажки неизвестной природы. Среди них было 2 зайчонок, легкие которых были чистыми. Вполне вероятно, что это было заболевание, сходное с силикозом человека. Мы уже отмечали, что жизнь субарктических беляков летом тесно связана с песчаными берегами рек, где они спасаются от гнуса. Зверьки копают здесь ямы для лежек и лежат в них долгие часы, часто при ветре, перевевающим мелкие песчинки, а те, которые обитают в ближайших кустах или на их опушках, также выходят к берегам (водопой и т. п.). Также есть указание на то, что весной зайцы вырывают из земли луковицы растений и в это время много песка попадает в их организм. Одним словом, зайцы длительное время находятся в пылевой атмосфере, что не может не отразиться на них отрицательно. Поэтому вполне вероятно заболевание их силикозом, одной из разновидностей пневмокониозов, которая возникает при вдыхании пыли, содержащей соединения кремнезема, т. е. двуокиси кремния. При этом важно подчеркнуть тот факт, что отчетливые клиничко-анатомические симптомы заболевания силикозом у людей возникают быстро. Силикатная пыль с ее грубыми и острыми частицами, со способностью соединений кремния растворяться в тканях с освобождением кремниевой кислоты обладает наиболее интенсивным действием на ткань легкого (Давыдовский, 1958).

### Миграции

Зайцам-белякам тундр, в отличие от зайцев лесных и лесостепных популяций, совершающих перемещения чисто локального характера в пределах нескольких десятков километров, свойственны миграции. Они наблюдались в Большеземельской тундре и на Таймырском п-ове, а также в Гренландии<sup>7</sup>. Теперь есть факты, показывающие, что миграции бывают и на рассматриваемой территории.

В. Ф. Сосиным один табуи зайцев был встречен в середине зимы в 5—6 км от побережья Байдарацкой губы в районе пос. Яры (Приуральского района, Ямало-Ненецкого национального округа), на высоком берегу реки в местах, где снег был сдут ветром настолько, что обнажилась земля с растениями.

В. Н. Бойковым массовые перемещения мигрирующих зайцев были отмечены 26 мая 1954 г. в 1,5—2 км от побережья в районе того же пос. Яры. За 1,5—2 ч с запада на восток плотной массой прошли две большие группы зайцев по полторы-две тысячи в каждой. В это время тундра была «пятнистой», т. е. уже имелись участки без снега. Зайцы были еще белыми, во всяком случае издали заметных следов линьки не замечено. Зверьки бежали не спеша, и только собаки из пос. Яры, каким-то образом обнаружившие зайцев на далеком расстоянии (и поймавшие двух), заставили их уходить быстро. В. Н. Бойков подчеркивает, что в лесотундре такой высокой концентрации зайцев он не встречал за всю свою многолетнюю работу на Приобском Севере.

Западнее пос. Яры, в тундре Ненецкого национального округа, стаи беляков встречал В. П. Макридин (1956). Он отмечает, что в начале апреля 1955 г. большие скопления зайцев он наблюдал на побережье Баренцова и Карского морей. Стаи от 100 до 500 голов были им обнаружены с самолета вблизи рек Кара, Сибирча-Яха и других. Небольшие группы зверьков встречались у реки Каратаихи. Наиболее крупная стая была отмечена В. П. Макридиным 7 апреля 1955 г. на р. Силова-Яха. Скучившиеся при полете самолета зайцы этой стаи занимали площадь более полгектара. В. П. Макридин дополнительно сообщил нам, что в фотокадр, опубликованный в журнале «Охота и охотничье хозяйство», вошла лишь малая часть стаи, общая численность была 1000—1500 голов. Все замеченные им стаи держались на возвышенностях, с которых ветром почти полностью снег был сдут. По-видимому, по мнению В. П. Макридина, из-за недостатка корма зайцы не держатся долго на одном месте и все время кочуют. Та же крупная стая беляков, встреченная у р. Силова-Яха, на следующий день, 8 апреля, была обнаружена им уже на расстоянии 12—15 км от места первой встречи.

<sup>7</sup> В. П. Макридин сообщил, что он, пролетая над тундрами Таймыра зимой, видел стаи зайцев по несколько сот голов на реках Дудинка и Кыстынтах, причем почти всегда по берегам, где снег выдувался ветром.



После прохождения крупной стаи беляков на снегу остается тропа, напоминающая следы отары овец. Поведение зайцев, сообщает далее В. П. Макридин, объединившихся в стаю, заметно разнится от поведения их в случайных скоплениях: при приближении самолета стая не разбегается, а уходит в одном направлении. Отбежав, зайцы останавливаются, садятся «столбиком» на задние лапы и наблюдают за самолетом. Лишь пикирование на стаю до высоты 10—15 м разбивает ее на отдельные группы.

В заключение В. П. Макридин пишет, что образование зайцем-беляком стай — явление очень редкое<sup>8</sup>.

Миграции тундровых зайцев, надо считать, явление более распространенное, чем образование ими стай. Последние заметнее, чем миграции без образования скоплений. Образуются они, по-видимому, при высокой численности мигрирующих зверьков или в местах с ограниченными кормовыми участками и, более вероятно, в районах, где миграция прекращается. Так как весной зайцы возвращаются обратно (В. Н. Бойков в мае наблюдал движение стай в восточном направлении), то логично ожидать, что есть и конец миграций, где в таких местах зимовок и происходит концентрация животных. Обратное движение весной сначала происходит скудно, но по мере приближения к местам прошлогоднего обитания стая постепенно исчезает. Здесь вполне можно провести аналогию с сезонным перелетом птиц.

Выше речь шла о весенних переходах зайцев. Об осенних передвижениях зверьков этого вида на Севере есть ценные наблюдения В. Г. Оленева, который осенью 1955 г. работал на побережье Байдарацкой губы, в районе упомянутого выше пос. Яры, по изучению песка. В конце октября, когда уже лежал снег глубиной 5—8 см, а день был коротким, всего 4 ч, следы мигрирующих зайцев шли с востока на запад, точнее — на северо-запад. Днем передвигающихся зверьков наблюдать ему не приходилось. Об интенсивности миграции говорит следующее: на территории примерно 5 км от побережья в глубь тундры следы зайцев проходили метрах в 50 друг от друга; они то шли параллельно, то скрещивались. Зайцы бежали спокойным, наиболее типичным для них аллюром (как бегут они с кормежки на лежку). В. Г. Оленев проходил по следам зайцев примерно 7—8 км, но они продолжали свой путь дальше; он считает, что суточный переход зверьков равнялся 15 км. (Кстати, на такое же примерно расстояние переместилась стая зайцев, которую наблюдал В. П. Макридин.) Зверьки временами останавливались на кормежку, объедая верхушки карликовых ив и березок, выступающих над снегом. Вскоре после кормежки, продолжая свой путь дальше, зайцы делали «скидки», но на лежки не ложились. В то же

<sup>8</sup> Он же полагает, что наблюдающиеся перемещения зайцев являются не миграциями, которые, как правило, бывают на значительные расстояния, а кочевками в районе своего обитания. В тундре есть места, где концентрация зайцев наблюдается почти каждый год.

время тут же обитали зайцы, надо полагать, местной популяции. Следы их шли в других направлениях, при троплении они близко подпускали к себе; спугнутые с лежки, вскоре, метров через 300, опять залегали, и к ним снова можно было подойти на близкое расстояние, что не свойственно зайцам-белякам лесостепи.

Следует заметить, что в год (1955), когда В. Г. Оленев наблюдал переход зайцев, было много песцов и леммингов.

Миграции бывают, по всей вероятности, только у зайцев тундр, а на Полярном Урале у них есть лишь вертикальные перемещения, сезонная смена мест обитания, причем она, как правило, по своей направленности противоположна большинству известных вертикальных зимних перемещений млекопитающих в горах в иных климатических зонах. Как отмечалось выше, на Полярном Урале зайцы зимой (по мере увеличения глубины снежного покрова) от подножия высот постепенно поднимаются все выше, туда, где снега меньше, так как там он сдувается ветром.

Миграционные пути зайцев с Ямала, как это можно судить по имеющимся, правда, отрывочным данным, осенью идут в западном, точнее, в северо-западном направлении, весной — в основном пролегают вблизи побережья Карского моря (между ним и самыми северными отрогами Уральского хребта). Данных о том, чтобы зайцы шли льдом, нет. И едва ли это возможно, так как миграция начинается раньше, чем Карское море покрывается льдом. (Выше мы отмечали, что по побережью Байдарацкой губы, в районе пос. Яры, зайцы проходят уже в октябре.) Поэтому можно предполагать, что зверьки с Ямала вначале идут в южном направлении и только достигнув материка, поворачивают на северо-запад. Нельзя не обратить внимание на то обстоятельство, что в период миграции зайцы не заходят в лесотундру и пребывают, таким образом, все время в тундре, в районах с длительной полярной ночью. Биологический смысл такого явления не совсем понятен, но раз миграции бывают, значит, следует считать, что он есть. Условия существования зимой на Ямале более суровы, чем в тундрах западнее, у побережья Карского моря.

Полярная ночь сама по себе едва ли в данном случае служит лимитирующим фактором, так как продолжительность ее на Южном и Среднем Ямале (в северной части полуострова зайца нет) и западнее, в тундрах Ненецкого национального округа, практически одинакова. Дефицит кормов или невозможность добывать их зимой являются, видимо, главной причиной миграции здесь зайцев с Ямала. Возможна, конечно, и другая причина: зимой здесь настолько суровые условия, что местные корма не могут обеспечить всех энергетических затрат, необходимых для поддержания нормальных функций организма, тем более что у беляка Субарктики, как указывает С. С. Шварц (1963), возмож-



ности физической терморегуляции ограничены и не превышают таковых у других севернорусских видов (волк, россомаха и др.). Часть зайцев тундр, особенно низинных, зимой перемещается, возможно, и на Полярный Урал. В то же время есть, правда, отрывочные данные о том, что более мелкие, чем в тундре, зайцы живут здесь и в зимнее время, например, на р. Харбей.

Заслуживает внимания факт поздних встреч мигрирующих зайцев весной (в районе пос. Яры — 26 мая). Как мы отмечали выше, на Южном Ямале (67° с. ш.) гон у зайцев начинается в первых числах мая и заканчивается в последних; беременные самки встречаются до начала июля; второй приплод не зарегистрирован. Получается, что в то время, когда на Ямале одни зайцы уже интенсивно размножаются, другие особи стаями еще движутся на восток. Отсюда можно предположить, что: 1) зайцы, обитающие в районах 67° с. ш. (р. Хадыта), — местные, не совершающие странствий, тем более длительных; 2) мигрирующие зайцы составляют особую биологическую группу пока неизвестной возрастной и половой структуры, особи которой в год миграции в размножении не участвуют; 3) зайцы, далеко путешествующие на запад, есть зверьки с самой северной границы ареала этого вида на Ямале, данных по размножению которых у нас, к сожалению, нет. Мы предполагаем, что особых различий в размножении зайцев, обитающих в районах 67 и 70—71° с. ш., где пролегает северная граница беляка на Ямале, не существует. Если даже допустить последнее и принять во внимание сроки беременности у беляка и продолжительность лета на Ямале, то трудно допустить, чтобы зайцы, встреченные в районе пос. Яры в конце мая, смогли, возвратившись на родину, размножиться в тот же год. Напрашивается мысль, что стаи мигрирующих беляков в тундрах есть результат стечения ряда каких-то особых причин. Поэтому миграции зайцев не могут быть регулярными, каждый год повторяющимися; больше они напоминают стихийное бедствие, хотя не исключено, что в этой стихийности заключается какая-то, с точки зрения сохранения вида, биологическая целесообразность.

#### Численность. Экономическое значение

Наибольшая плотность зайца-беляка в Ямало-Ненецком национальном округе, по данным Г. Е. Рахманина (1959), наблюдается в редколесье, в лесотундре и кустарниковой тундре, в особенности по кустарниковым зарослям по берегам и островам крупных рек. В типично таежных районах (Шурышкарский, Красноселькупский) и в таежных частях Приуральского, Надымского и Пуровского районов заяц менее многочислен, чем в более северных участках.

По наблюдениям В. Н. Бойкова, в прибрежной полосе Байдарацкой губы в 1954—1957 гг. среднее число зайцев зимой на 1 км<sup>2</sup> равнялось 0,8 особи; осенью же 1955 г. — 3,2, 1956 г. —

1,3 особи. Наибольшее скопление зайцев на песчаных отмелях р. Хадыта наблюдалось в 1959 г., когда на каждом «песке» можно было видеть 3, 4 и более зверьков одновременно. Численность их в низовьях р. Полуя в этот год была меньше, чем на р. Хадыта.

Довольно стабильная численность зайца-беляка отмечена В. Н. Бойковым в предгорьях Полярного Урала в полосе редколесий (наблюдения проводились с 1961 по 1965 г.). В 1965 г. произошло некоторое ее снижение, которое следует объяснить, по-видимому, интенсивным промыслом этого вида в 1963 и 1964 гг., а также, возможно, какими-то общими причинами, в результате чего произошло падение поголовья большинства видов местных млекопитающих. По мнению В. Н. Бойкова, в полосе лесотундры численность беляка гораздо выше по более высокому левобережью р. Оби, чем по низменному правобережью.

Для нас интерес представляют данные по трем районам округа: Ямальскому, охватывающему собственно весь п-ов Ямал; Приуральскому, западная и северо-западная половина которого лежит в пределах Полярного Урала и тундр, и Шурышкарскому, западная часть которого расположена на Полярном Урале. Экологически территории Приуральского и Шурышкарского райо-

Таблица 5

Заготовки шкурок беляка за последние 20 лет (шт.) по районам

Годы	Ямальский		Приуральский		Шурышкарский	
	Лимиты	Среднее	Лимиты	Среднее	Лимиты	Среднее
1948—1952	4002—10 826	7820	2930—6832	5100	296—2348	1455
1953—1957	2363—10 589	5120	2132—4989	3446	1485—3034	2352
1958—1962	1373—2899	1210	1709—2764	2164	195—1319	475
1963—1967	79—295	212	181—714	512	142—275	237

нов, расположенные на Полярном Урале и тяготеющие к нему, различны: в первом это преимущественно горные тундры, во втором преимущественно облесенные. О том, каковы размеры заготовок шкурок зайцев в этих трех районах за последние 20 лет, видно из табл. 5. Из таблицы видно, что наибольшее количество заячьих шкурок заготавливается в Ямальском и Приуральском районах; за последние годы произошло снижение объема заготовок, что отражает и численность зайцев в природе, причем ход снижения в этих двух районах одинаков. (Они, как указывалось выше, ближе между собой и по природным условиям.) Наивысшая численность зайцев в Ямальском районе была в 1951—1953 гг., когда заготовки шкурок равнялись от 10401 до 10826 шт.; в Приуральском в 1950—1952 гг. — от 5179 до 6832 шт., в Шу-



рышкарском в 1951—1953 гг. — от 2041 до 3034 шт. В дальнейшем произошло снижение поголовья, что отразилось и на объеме заготовок. В 1967 г. было выловлено в Ямальском районе всего 79 зайцев (снижение по сравнению с максимальным количеством 1952 г. в 137 раз), в Приуральском — 181 (снижение в 38 раз) и в Шурышкарском — 142 (снижение в 16 раз). Как видно, более резкое падение численности наблюдалось в типично тундровом районе. Нельзя не отметить и другую особенность: снижение численности началось во всех трех районах с 1954 г., шло медленно в течение 14 лет, достигнув минимума в 1967 г.

Сопоставление данных по движению численности зайца и песца на Ямале показывает, что какой-нибудь зависимости между ними подметить не удастся. Представляют определенный интерес материалы по заготовкам зайцев в разных частях районов, собранные В. А. Бахмутовым. В Ямальском районе, к примеру, Ново-Портовский рыбокооп, охватывающий центральный и северный Ямал, за последние 10 лет давал лишь 2,3—21,3% (в среднем 7,3) шкурок от общего количества, заготавливаемого в районе. А в абсолютных числах это выглядело так: максимальная заготовка Ново-Портовским рыбокоопом равнялась 294 шт. (1958 г.), что составляло 10,3% от общерайонных заготовок, минимальная — 6 шт. (1963), или 2,3%. Видно, что основные заготовки заячьих шкурок ведутся в южной части Ямальского района.

В Приуральском районе Щучьереченский рыбокооп, сфера действия которого простирается на северо-западную часть района, вплоть до Байдарацкой губы, за последние 10 лет дает от 28,7 (549 шт. — 1959 г.) до 66,2% (1208 шт. — 1962 г.) зайцев. На другие два рыбокоопа на р. Оби — Аксарковский (ниже г. Салехарда) и Катравожский (выше г. Салехарда) — падают все остальные заготовки. Есть основание думать, что в заготовки по Щучьереченскому рыбокоопу попадают и те зайцы, которые кочуют с Ямала.

Значение отдельных районов в общем товарном выходе зайца-беляка по округу определяется, по Г. Е. Рахманину (1959), следующими цифрами (в процентах): Ямальский — от 23,5 до 46,3, Приуральский — 18,6—25,6 и Шурышкарский — 4,1—18,5. Но общее экономическое значение зайца-беляка в заготовках пушнины по округу в целом ничтожно мало — меньше 1%, хотя заяц-беляк и занимает в заготовках шестое место.

Следует заметить, что заготовки далеко не отражают истинного количества зайцев, добываемых в округе, так как значительное число шкурок оседает у местных охотников. По определению Г. Е. Рахманина (1959), фактическая добыча зайца в округе примерно в полтора-два раза превышает данные его заготовок. Шкурка северных зайцев отличается высокими товарными качествами и охотно используется населением в быту (идет на отделку одежды и обуви, а также на пошив шапок, главным образом для детей; иногда из пуха вяжут шапочки, которые, кстати, до-

статочно прочны). Г. Е. Рахманин (1959) подчеркивает, что для изготовления детской одежды и т. п. в основном идут шкурки наиболее низких сортов. Мясо употребляется в пищу, идет на корм собакам, при промысле песца, лисицы, горностая — в качестве подкормки и приманки, при этом нередко вместе со шкурой; для этих целей употребляются и внутренности. Добывается заяц в основном капканами, петлями и стрельбой из малокалиберной винтовки; нередко попадает в капканы, поставленные на песца, чаще при промысле других, более ценных животных.

## ЛИТЕРАТУРА

- Азимов Г. И., Криницин Д. Я., Попов Н. В. Физиология сельскохозяйственных животных. М., 1954.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Просвещение», 1965.
- Боголюбский С. Н. Эволюционная морфология домашних животных. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, № 2—3.
- Боголюбский С. Н. Опыт анализа комплекции разводимых зверей семейства Capidae. — Труды Ин-та эвол. морфологии им. А. Н. Северцова, 1939, т. 3.
- Виноградов Б. С. Заметки по систематике и морфологии грызунов. III. Заметки о палеоарктических леммингах. Ежегод. Зоол. музея. АН СССР. Л., 1935.
- Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Гребенщиков В. Е. Способы промысла песца в Ямальском округе. — Пушной промысел Ямальского национального округа. Л.—М., «Главсевморпуть», 1940.
- Гуреев А. А. Заяцобразные (Lagomorpha). — Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, вып. 10. М.—Л., «Наука», 1964.
- Давыдовский И. В. Патологическая анатомия и патогенез болезней человека, т. 2. М., Медгиз, 1958.
- Дубровский А. Н. Пушные звери Ямальского национального округа. Пушной промысел Ямальского национального округа. Л.—М., «Главсевморпуть», 1940.
- Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. — Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., изд-во МОИП, Нов. сер., отд. зоол., 1941, вып. 4.
- Дунаева Т. Н., Осмоловская В. И. Материалы по питанию песца Ямала. Труды Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 41.
- Дуний-Горькович А. А. Тобольский Север, т. 1. СПб., 1904.
- Житков Б. М. Полуостров Ямал. — Зап. Импер. рус. геогр. о-ва по общей географии. СПб., 1913, т. 49.
- Колышев И. И. Млекопитающие Крайнего Севера Западной Сибири. — Труды биол. науч.-исслед. ин-та при Томском гос. ун-те, 1936, т. 2.
- Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М., Заготиздат, 1952.
- Куклин С. А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск, 1938.
- Кучерук В. В. Материалы по экологии мышевидных грызунов Южного Ямала. — Сборник студенческих научных работ МГУ. Зоология-ботаника, 1940, вып. 16.
- Лабутин Ю. В. Материалы по питанию зайца-беляка в Верхоянье. — Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Ленина, 1956, т. 96, вып. 6.
- Лабутин Ю. В. Некоторые особенности экологии зайца-беляка Верхоянья. — Докл. на X науч. сессии Якутского филиала АН СССР, сер. биол. Якутск, 1957.



- Макридин В. П. Борьба с волками тундры.— Природа, 1955, № 2.  
 Макридин В. П. Стаи беляков в тундре.— Охота и охотничье хозяйство, 1956, № 10.  
 Мустафаев Ю. Ш. Гельминтофауна насекомых, зайцеобразных и грызунов центрального сектора Евразийской Субарктики. Автореф. канд. дисс. Баку, 1967 (Азерб. гос. пед. ин-т им. Ленина).  
 Наумов С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова (Северо-западная Сибирь).— Труды Полярной комиссии АН СССР, 1931, вып. 4.  
 Огнев С. И. Грызуны.— Звери СССР и прилежащих стран, т. 4. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1940.  
 Орлов С. И. Северные границы распространения некоторых видов мелких млекопитающих.— Изв. Сиб. красной станции защиты растений от вредителей, Отд. зоол., 1930, вып. 1 (Новосибирск).  
 Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал.— Экология наземных позвоночных полуострова Ямал. Труды Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 41.  
 Павлинин В. Н. О некоторых морфологических и онтогенетических особенностях зайца-беляка Северного Зауралья.— Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1967 (Ин-т экологии растений и животных УФАН СССР).  
 Перелешин С. Д. Зимнее питание песца в Ямальском округе.— Зоол. ж., 1943, т. 22, вып. 5.  
 Попов В. М. Кормовые условия и их значение для динамики численности.— Исследование причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1960.  
 Рахманин Г. Е. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации. Сообщение первое. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1 (Тюмень).  
 Сдобников В. М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местобитаний в Большеземельской тундре и на Ямале.— Труды Всесоюз. аркт. ин-та, 1937, т. 92.  
 Соколов Е. А. Корма и питание промысловых зверей и птиц. М., 1949.  
 Соколов Е. А., Рязанова А. М. Химический состав кормов промысловых животных. Труды Моск. пушно-мехового ин-та, 1952, т. 3.  
 Сюзюмова Л. М. К вопросу эндемичности тундрового бешенства песцов на Ямале.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 38.  
 Филиппенко Ю. А. Изменчивость и наследственность черепа у млекопитающих.— Русский архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1916, т. 1, вып. 2.  
 Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири.— Изв. АН СССР, сер. VII, 1933, № 3.  
 Цедевинский Л. М. Материалы по экологии песца Северного Ямала.— Зоол. ж., 1940, т. 19, вып. 1.  
 Чиркова А. Ф. Заяц-беляк на Таймырском полуострове.— Бюлл. МОИП, 1940, т. 49, № 3—4.  
 Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1.— Млекопитающие. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 33.  
 Шварц С. С., Павлинин В. Н., Добринский Л. Н., Гашев Н. С., Бойков В. Н., Бойкова Ф. И. Морфо-физиологические особенности тундровых популяций зайца-беляка в связи с сезонной цикличностью их жизнедеятельности. Охотничье-промысловые звери. Биология и хозяйственное использование, вып. 1. М., Россельхозиздат, 1965.  
 Шиятов С. Г. Снежный покров на верхней границе леса и его влияние на древесную растительность.— Труды Ин-та экологии растений и животных. УФАН СССР, 1968, вып. 69.

С. С. ШВАРЦ, О. А. ПЯСТОЛОВА

### ПОЛЕВКА МИДДЕНДОРФА

Полевка Миддендорфа — один из многочисленных грызунов фауны Ямала. Однако ее биология и роль в жизни биоценозов тундры и лесотундры изучены крайне недостаточно. Она была обнаружена академиком Миддендорфом на Таймыре, около 71° с. ш. Позднее полевку Миддендорфа находил К. К. Флеров (1933) в верховьях р. Сыни. На п-ове Ямал этот вид впервые обнаружил В. В. Кучерук (1940). Восточнее Ямала, на р. Таз, полевку Миддендорфа добывал В. Н. Скалон (1935), в низовьях р. Енисей ее наблюдал А. Я. Тугаринов (1927), в низовьях р. Лены — И. И. Колюшев (1935).

Полевка Миддендорфа изучалась нами в следующих пунктах Ямала и Полярного Урала: окрестности пос. Лабытнанги, низовья р. Хадыта, окрестности Нового Порта, территория, прилегающая к фактории Яптик-Сале, мыс Каменный, мыс Боткина, пойма р. Сап-Яха. По-видимому, полевка Миддендорфа заселяет весь Ямал и прилегающие территории. Южнее Полярного круга полевка Миддендорфа нами не добывалась.

### Распределение по биотопам

В северных районах обследованной нами территории, севернее границы распространения *Microtus oeconomus*, полевка Миддендорфа может быть отнесена к числу наиболее эвритопных видов тундровых грызунов, существенно не уступает в этом отношении даже леммингу. Нам приходилось встречаться с многочисленными поселениями полевки Миддендорфа как в чистой мохово-кустарниковой и моховой тундре, так и в поймах рек (см. рисунок). Наблюдения, проведенные в районе Нового Порта, показали, что явного предпочтения пойменных биотопов по сравнению с увлажненными участками открытой тундры у полевки Миддендорфа нет. Она избегает сухих участков тундры. Нередко наблюдается такая картина: сухие склоны холмов заселяет узкочерепная полевка, а увлажненные низины — полевка Миддендорфа. Высокая плотность полевки Миддендорфа бывает





Крупнокочкарниковая тундра.

в не очень густых зарослях тундровых кустарников. Так, например, громадная колония этого вида была обнаружена нами в кустарниковых зарослях по берегу р. Сап-Яха (район Яптик-Сале). В местах, сильно измененных деятельностью человека (около поселков), *Microtus middendorffi* нам не встречалась. Это особенно бросается в глаза при работе в районе Нового Порта. Как в самом поселке, так и на его окраинах наблюдалась очень высокая численность узкочерепной полевки. Полевка Миддендорфа не была встречена здесь ни разу, хотя условия для ее существования казались более подходящими, чем для *Microtus gregalis*. Иной характер распределения полевки Миддендорфа по биотопам наблюдается в южной части ареала, где встречается *Microtus oeconomus*. У нас сложилось твердое убеждение, что экономка вытесняет полевку Миддендорфа. Это убеждение основано на следующем наблюдении.

В течение ряда лет нами изучалась фауна млекопитающих на Полярном Урале в районе хр. Рай-из, в пойме р. Соби. В низинах постоянно встречалась полевка-экономка. Места обитания на ряде участков обследованного района вполне могли бы быть заселены полевкой Миддендорфа. Тем не менее за шесть лет работы нам удалось встретить здесь лишь отдельные, явно мигрирующие особи. Встречалась полевка Миддендорфа лишь на высокогорных долинах, куда экономка не заходит. Аналогичное обследование было проведено в пойме р. Хадыты, которая расположена на пределе области распространения экономки и в

условиях эколого-географического оптимума полевки Миддендорфа. Однако в речной пойме, где встречается экономка, полевка Миддендорфа ни разу не была добыта. О ее высокой численности в районе, где проводилась работа, говорят многочисленные колонии за пределами поймы. Более того, в тех редких случаях, когда полевка Миддендорфа добывалась в пойме, это были участки леса с преобладанием лиственницы, с моховым покровом лесного типа, с высоким травостоем.

Полевка-экономка подобных мест в условиях субарктического климата избегает. Наконец, в местах обитания экономки *M. middendorffi* была встречена нами в колонии узкочерепной полевки, расположенной на сухих склонах холмов (как известно, в подобных местах экономка не встречается). Особенно отчетливая связь распределения по биотопам указанных видов была обнаружена нами в 1967 г. в пойме р. Лонгот-Юган. Берега пойменных озер были покрыты сетью ходов экономки. На некоторых участках эти тропы непосредственно уходили в прилегающие к озерам участки моховой тундры. По берегам озер добыты только экономки, в тундре — только полевки Миддендорфа. Следует полагать, что сеть ходов была проложена эконожкой, но к середине лета она сконцентрировалась по берегам озер, а освободившиеся участки были заняты полевкой Миддендорфа. Подобных наблюдений у нас накопилось настолько много, что можно сделать вывод о том, что в местах совместного распространения экономка вытесняет полевку Миддендорфа. Более того, мы склонны полагать, что южная граница распространения *M. middendorffi* в значительной степени определяется конкурентными взаимоотношениями с *M. oeconomus*.

Полевка Миддендорфа обладает, по-видимому, высокой способностью к миграциям или, по крайней мере, к перемещению на значительные расстояния. Об этом говорят многочисленные наблюдения, показывающие, что высокие паводки и ливневые дожди не ведут к вымиранию поселений *M. middendorffi*, расположенных в низине. Это может быть объяснено лишь высокой способностью вида к быстрым перемещениям на более возвышенные участки. По-видимому, подобные перемещения происходят и в холодное время года. Об этом свидетельствуют очень интересные наблюдения в районе мыса Боткина. На участке, где Обская губа соединена широким проливом (около 5 км) с обширным мелководным заливом, расположены многочисленные острова. Они находятся от берега на значительном расстоянии, что делает их заселение полевкой Миддендорфа по воде крайне маловероятным. Эта вероятность еще уменьшается громадными колониями серебристых чаек, которые, несомненно, уничтожили бы любого плывущего зверька. Тем не менее в отдельные годы некоторые из этих островов были заселены полевкой Миддендорфа с поистине громадной плотностью (1964 г.). Высокий паводок губит полевки на островах, но они заселяются вновь.



Эти наблюдения свидетельствуют о высокой миграционной способности вида.

Способность полевки Миддендорфа выдерживать крайне суровые условия существования, складывающиеся в пониженных участках тундры в условиях полярной осени, поистине изумительна. Нам приходилось наблюдать за поселениями полевки Миддендорфа в окрестностях Яптик-Сале в сентябре-октябре. Ночами температура падала до  $-15^{\circ}$ , часто выпадали дожди и мокрый снег, часть мелких водоемов еще не замерзла. Полевка Миддендорфа, двигаясь по влажным ходам, переплывая пространство ледяной воды, подвергалась действию пронизывающего ветра, но заметной смертности в поселениях не было. Популяция благополучно доживала до зимней погоды и переходила на зимний образ жизни. Высокие терморегуляционные способности *M. middendorffi* были подтверждены в нашей лаборатории физиологическими исследованиями Г. Б. Ливчак (1960).

Таким образом, на Ямале и прилегающих территориях полевка Миддендорфа заселяет большинство типов биотипов, за исключением сухих участков тундры (в лишайниковой тундре полевка Миддендорфа отсутствует совершенно), не занятых полевкой-экономкой.

### Материал и методика

Сбор материала проводился в различных районах Ямала и Полярного Урала в течение 1957—1967 гг. Всего обследовано более 700 особей. Отлов производился давилками «Геро», капканами, ловчими сосудами. Таксономические признаки изучались по общепринятой методике. В качестве показателей (индикаторов) морфофизиологических особенностей использован следующий комплекс признаков: относительный вес сердца, печени, почки, надпочечника, тимуса, относительная длина кишечника и его слепого отдела. Участие самок в размножении определялось по наличию эмбрионов и пятен в матке. Половая активность самцов изучалась по размерам семенников.

### О некоторых морфологических особенностях полевки Миддендорфа

Полевка Миддендорфа по общему строению черепа и зубов большинством исследователей относится к группе *Microtus arvalis*. Морфологическое сходство этих форм настолько велико, что некоторые крупные исследователи (например, К. Zimmermann, сообщение в частном письме) считали возможным поставить вопрос об их видовом тождестве.

Поставленные, однако, тем же Циммерманом специальные исследования показали, что полевка Миддендорфа отличается от полевок группы *arvalis* наличием у самцов так называемых боковых желез,

которым американские териологи придают важное таксономическое значение. С другой стороны, кариологические исследования показали, что различия в наборе хромосом у полевки Миддендорфа и *M. arvalis* очень существенны (Mattey a. Zimmermann, 1961). *M. middendorffi* отличается от *M. arvalis* числом хромосом (у *M. middendorffi*  $2n=50$ , у *M. arvalis* — 46) и строением у-хромосомы. По числу хромосом *M. middendorffi* тождественна *M. agrestis*, но последняя резко отличается гигантизмом гетерохромосом. Таким образом, кариологические исследования не вносят ясности в вопрос о филогенетических связях полевки Миддендорфа, но, по мнению Циммермана и Маттея, исключают возможность сближения ее с группой *arvalis*. Тем не менее морфологическое сходство *M. middendorffi* и *M. arvalis* несомненно.

От *M. arvalis* *M. middendorffi* отличается в среднем более крупными размерами (максимальные размеры наших экземпляров: длина тела — 134 мм, вес тела — 65 г), своеобразием окраски, коротким двухцветным хвостом.

Окраска полевки Миддендорфа характеризуется преобладанием рыжеватых тонов. Проведенное колориметрирование шкурки дало следующие результаты: белизна — 3,53; показатель оттенка — 137 ( $n=23$ ). Как указывалось, полевка Миддендорфа должна быть отнесена к числу крупных представителей рода, однако крупные старые экземпляры попадают относительно редко (в наших сборах из 700 полевок весом более 35 г было только 70 особей), и поэтому наша морфологическая характеристика вполне взрослых особей основана на незначительном материале. Тем не менее наиболее характерные особенности вида проявились довольно отчетливо. У полевок весом более 35 г длина тела варьирует от 104 до 135 мм; длина хвоста от 20,0 до 32,5 мм, длина ступни от 15,2 до 18 мм. Средняя относительная длина хвоста 0,246, т. е. несколько меньше, чем указано в определителях В. С. Виноградова и Н. М. Громова (1952) и Громова с сотрудниками (1963). Кондилобазальная длина черепа варьирует от 26,7 до 27,4 мм, скуловая ширина от 15,0 до 16,0 мм, межглазничный промежуток от 3,8 до 4,8 мм, длина зубного ряда от 5,7 до 6,7 мм, длина лицевой части черепа от 9,7 до 10,3 мм. Помимо отмеченной в литературе относительно большой скуловой ширины черепа, заслуживает внимания и большая ширина межглазничного промежутка. Хотя индекс его с увеличением размеров тела уменьшается, эта закономерность выражена менее резко не только чем у *M. gregalis*, но и чем у *M. oeconomus*. Абсолютные размеры межглазничного промежутка перестают возрастать примерно тогда, когда длина тела достигнет 95 мм. В дальнейшем полевки разных размеров по ширине межглазничного промежутка не различаются. В среднем межглазничного промежутка *M. middendorffi* существенно больше, чем, например, у полевки-экономки. Максимальный межглазничного промежутка *M. oeconomus* равен 3,8 мм, а *M. middendorffi* 4,8 мм.



Место и время добычи	Вес тела, г	Длина тела, мм	Кондило- базальная дли- на черепа		Скуловая ширина		Межглазнич- ный промежу- ток		Длина зубного ряда		Длина лицевой части черепа		Высота черепа	
			Абсолют- ное выра- жение, мм	Индекс	Абсолют- ное выра- жение, мм	Индекс	Абсолют- ное выра- жение, мм	Индекс	Абсолют- ное выра- жение, мм	Индекс	Абсолют- ное выра- жение, мм	Индекс	Абсолют- ное выра- жение, мм	Индекс
Пос. Яптик-Сале, сентябрь	45	91,0	24,0	0,263	13,2	0,550	3,8	0,159	5,5	0,229	8,8	0,367	8,7	0,361
Пос. Лабитнанги, сентябрь	14	86,5	23,3	0,279	13,0	0,548	3,7	0,158	5,2	0,222	8,6	0,368	8,6	0,369
Мыс Каменный, сентябрь	15	97,3	23,8	0,246	13,0	0,545	4,0	0,167	5,5	0,232	8,6	0,364	8,7	0,358
Пос. Лабитнанги, июль	13	81,6	22,8	0,285	11,8	0,515	3,3	0,145	5,3	0,232	8,8	0,327	8,8	0,381

Материал по младшим возрастным группам у нас значительно богаче, что позволяет провести некоторые наблюдения, касающиеся межпопуляционных различий (табл. 1). Таблица показывает, что добытые в одно и то же время (осень) полевки из трех различных точек Ямала по средним величинам основных показателей практически тождественны. Это наблюдение заслуживает внимания, так как расстояние между крайними точками (окрестности пос. Лабитнанги — Яптик-Сале) составляет 300 км и сравниваемые популяции развиваются в разных условиях существования (северная лесотундра и типичная тундра): Это значит, что поселение полевки Миддендорфа на громадной территории Ямала и Полярного Урала в морфологическом отношении — единое целое. Между изученными популяциями не обнаружено и заметных различий по окраске.

Неизмеримо более существенные различия обнаруживаются между полевками одинаковых размеров, но добытыми в разное время года (см. табл. 1). Зверьки, добытые в середине лета, характеризуются относительно более крупными размерами черепа, меньшей скуловой шириной, меньшим индексом межглазничного промежутка, меньшей относительной длиной лицевой части и значительно большим индексом высоты черепа. Эти данные подтверждают неоднократно отмечавшуюся нами закономерность: хронографические различия перекрывают межпопуляционные.

### К интерьерной характеристике полевки Миддендорфа

Как неоднократно указывалось, относительный вес сердца и почки хорошо отражает общие условия развития животных (Боголюбский, 1939; Шварц, 1953, 1959; Большаков, 1962; Оленев, 1964; Добринский, Шварц, 1965; Bergmann, 1884; Rensch, 1943, 1943a; Quiring, 1946; Warburton, 1955, и др.). Высокая двигательная активность связана с интенсификацией работы сердца и увеличением его массы. Повышение уровня обмена веществ ведет к повышению относительного веса почек. Наши материалы представлены в табл. 2.

Отметим прежде всего характер проявления некоторых хорошо известных и, по-видимому, всеобщих закономерностей. Увеличение размеров тела сопровождается уменьшением индекса сердца. Это отчетливо видно на июльском материале, представленном особями разного возраста. Однако у полевки Миддендорфа хорошо выражены и сезонные изменения относительного веса сердца. Осенью вес сердца повышается, однако это повышение отчетливо проявляется лишь в старших возрастных группах. Можно полагать, что оно связано с увеличением двигательной активности, с перемещением полевков. Различия между июльскими и сентябрьско-октябрьскими полевками значительны и статически достоверны (см. табл. 2). Высокий относительный вес сердца держится, по-видимому, в течение всей зимы, так как в апреле он все еще существенно выше, чем летом. Различий между северными и «южными» популяциями полевков Миддендорфа обнаружить не удалось.

В среднем относительный вес сердца у полевков Миддендорфа несколько больше, чем у полевков сопоставимых размеров других видов. Так, у полевки-экономки средний относительный вес сердца по всем исследованным нами субарктическим популяциям равен 6,16 (весовая группа 20—40 г), у полевки Миддендорфа он соответственно равен 7,2.

Динамика относительного веса почек у полевки Миддендорфа своеобразна. Прежде всего бросается в глаза, что ожидаемой связи между индексом почек и весом тела установить не удается (лишь у самок младшей возрастной группы относительный вес почек повышен). Более интересные данные обнаружены при анализе сезонных изменений веса почек. Детальные исследования, проведенные в нашей лаборатории В. Г. Оленевым (1964), показали, что в средних широтах у полевков (так же, как и у мышей) период окончания размножения и переход к зимнему образу жизни связан со снижением относительного веса почек. У *M. arvalis* максимальный вес почек наблюдается в августе; минимальный — в декабре. Представленный в табл. 2 материал показывает, что на Крайнем Севере у полевки Миддендорфа заметное снижение относительного веса почек наблюдается уже в августе и достигает минимума в октябре. Сами по себе эти



Изменение относительного веса ( $M \pm m$ ) органов

Место и время исследования	До 15 а				15-25 а	
	♂		♀		♂	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$

Серд

Предгорье Полярного Урала						
Апрель, 1967	—	—	—	—	9	$7,21 \pm 0,244$
Май, 1967	—	—	—	—	—	—
Июнь, 1967	1	9,0	—	—	—	—
Июль, 1959, 1967	4	8,88	6	$7,48 \pm 0,253$	14	$6,93 \pm 0,241$
Август, 1959	—	—	—	—	—	—
Сентябрь, 1959, 1960, 1966, 1967	18	$8,33 \pm 0,219$	14	$8,42 \pm 0,143$	37	$7,91 \pm 0,077$
Октябрь, 1967	1	8,0	7	$8,6 \pm 0,229$	57	$7,6 \pm 0,083$
Средний Ямал						
Июль, 1964	1	8,1	—	—	4	6,4
Сентябрь, 1958	6	$8,56 \pm 0,794$	—	—	32	$6,85 \pm 0,209$

Поч

Предгорье Полярного Урала						
Апрель, 1967	—	—	—	—	9	$6,75 \pm 0,188$
Май, 1967	—	—	—	—	—	—
Июнь, 1967	—	—	—	—	—	—
Июль, 1959, 1967	2	7,75	7	$8,8 \pm 0,500$	13	$7,57 \pm 0,271$
Август, 1959	—	—	—	—	—	—
Сентябрь, 1959, 1960, 1966, 1967	17	$6,12 \pm 0,335$	14	$6,6 \pm 0,158$	37	$6,02 \pm 0,137$
Октябрь, 1967	1	6,4	7	$5,9 \pm 0,30$	56	$5,34 \pm 0,123$
Средний Ямал						
Июль, 1964	1	6,5	—	—	4	6,67
Сентябрь, 1958	5	7,16	—	—	33	$6,46 \pm 0,269$

Пе

Предгорье Полярного Урала						
Апрель	—	—	—	—	9	$48,8 \pm 1,97$
Август	—	—	—	—	—	—
Сентябрь	16	$42,3 \pm 1,41$	14	$43,8 \pm 2,01$	37	$45,1 \pm 1,05$
Средний Ямал						
Сентябрь	—	—	—	—	13	$44,1 \pm 1,41$
Предгорье Полярного Урала*						
Май, 1967	—	—	—	—	—	—

самцов и самок полевки Миддендорфа

Таблица 2

Место и время исследования	25-35 а						Более 35 а	
	♀		♂		♀		♂	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$

це

12	$7,33 \pm 0,208$	3	6,4	2	6,7	1	6,8	—	—
2	6,0	3	6,3	1	6,4	1	5,4	—	—
13	$7,25 \pm 0,199$	23	$6,20 \pm 0,168$	7	$5,91 \pm 0,155$	3	5,1	1	4,8
—	—	6	$6,4 \pm 0,257$	3	6,83	5	$5,58 \pm 0,167$	10	$5,14 \pm 0,186$
15	$8,45 \pm 0,302$	10	$6,83 \pm 0,262$	12	$7,23 \pm 0,306$	—	6,14	—	—
37	$7,74 \pm 0,434$	6	$6,67 \pm 0,446$	4	7,2	3	7,46	2	7,05
3	7,0	4	6,2	6	$5,66 \pm 0,267$	16	$5,27 \pm 0,119$	8	$4,9 \pm 0,298$
30	$7,45 \pm 0,235$	5	6,76	19	$7,19 \pm 0,221$	1	7,5	4	6,85

ка

11	$6,69 \pm 0,272$	4	6,96	2	6,1	1	6,1	—	—
2	6,4	3	7,6	1	5,5	1	6,6	—	—
10	$7,34 \pm 0,173$	23	$7,82 \pm 0,162$	6	7,0	3	6,64	1	5,8
—	—	6	$6,88 \pm 0,383$	3	$6,3 \pm 0,380$	19	$7,08 \pm 0,131$	10	$5,4 \pm 0,175$
15	$6,17 \pm 0,131$	10	$5,62 \pm 0,485$	12	$6,35 \pm 0,177$	—	6,86	—	—
37	$5,56 \pm 0,09$	5	4,9	4	6,0	3	5,17	2	5,9
3	7,9	4	9,55	6	$6,78 \pm 0,318$	16	$7,5 \pm 0,284$	9	$5,67 \pm 0,38$
34	$7,12 \pm 0,297$	4	6,27	19	$6,77 \pm 0,252$	1	6,2	4	6,07

чень

9	$52,0 \pm 2,64$	—	—	—	—	—	—	—	—
14	$47,2 \pm 1,80$	6	$47,4 \pm 1,87$	3	49,5	5	53,2	—	—
—	—	9	$43,0 \pm 2,13$	12	$54,4 \pm 2,64$	—	—	—	—
9	$41,8 \pm 1,88$	—	—	8	$50,3 \pm 2,03$	—	—	—	—
2	54,9	2	52,1	1	47,1	—	—	—	—



Место и время исследования	До 15 г				15—		25 г		25—35 г				Более 35 г			
	♂		♀		♂		♀		♂		♀		♂		♀	
	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	N ± m	n	M ± m
Июнь, 1967	1	52,4	—	—	10	52,4	9	51,6	21	55,3	4	53,2	3	52,6	1	60,8
Июль, 1959, 1967	3	46,6	—	—	6	47,3	—	—	5	53,2	3	49,6	14	49,8	7	58,4
Август 1959	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средний Ямал*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Июль 1946	1	38,5	—	—	4	45,0	1	57,6	4	62,3	5	60,4	16	59,4	6	55,9
Надпо																
Предгорье Полярного Урала	—	—	—	—	9	167	11	166	4	135	2	231	1	82	—	—
Апрель, 1967	—	—	—	—	—	—	2	285	3	188	1	290	—	—	—	—
Май, 1967	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	426	3	119	1	284
Июнь, 1967	1	161	—	—	13	200	13	288	24	154	6	400	19	128	9	336
Июль, 1959, 1967	3	241	6	377	5	131	3	330	5	116	—	—	—	—	—	—
Август, 1959	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сентябрь, 1959, 1960, 1966, 1967	16	308	14	320	37	178	10	196	10	226	12	550	—	—	1	392
Октябрь, 1967	1	200	8	97	54	143	36	152	5	229	4	416	3	357	2	357
Средний Ямал	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Июль, 1964	1	330	—	—	4	142	3	317	4	170	6	268	16	128	9	385
Сентябрь, 1957	3	180	2	155	7	170	5	200	1	285	8	520	—	—	2	460
Ти																
Предгорье Полярного Урала	—	—	—	—	9	0,159	9	0,229	1	0,078	3	0,119	—	—	—	—
Апрель, 1967	—	—	—	—	—	—	2	0,070	1	0,034	1	0,181	—	—	—	—
Май, 1967	—	—	—	—	1	0,070	—	—	—	—	1	0,214	—	—	2	0,071
Июнь, 1967	—	—	1	1,85	—	—	6	1,87	7	0,76	2	0,96	2	0,445	3	0,512
Июль, 1967	5	2,03	5	1,76	8	1,97	5	1,82	5	0,73	3	0,47	—	—	1	0,56
Сентябрь, 1967	4	1,95	2	2,56	19	2,10	37	1,11	5	0,43	4	0,360	3	0,092	2	0,18
Октябрь, 1967	1	2,0	6	1,42	58	1,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средний Ямал	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Июль, 1964	1	3,3	—	—	4	2,07	3	1,79	4	0,628	6	0,98	7	0,258	5	0,415

данные понятны, так как осень в Субарктике начинается раньше, чем в более южных районах. Особый интерес представляют эти результаты лишь при сопоставлении их с сезонной изменчивостью относительного веса сердца; в периоды повышенного индекса сердца индекс почек падает. Это значит, что увеличение двигательной активности полевки Миддендорфа не сопровождается интенсификацией общего уровня метаболизма, что свиде-

\* Данные приведены по самцам и беременным самкам.

тельствует об очень глубоком приспособлении к условиям Субарктики.

Согласно нашему материалу, намечаются некоторые отличия между северными и «южными» популяциями, однако данных по Среднему Ямалу мало, и мы не решаемся придавать значение различиям в средних показателях.

Изменение относительного веса печени отражает закономер-



ности накопления в ней гликогена и является, таким образом, хорошим показателем обеспеченности животного питанием. Наш материал представлен в табл. 2. Приведены данные по самцам и беременным самкам. Анализ таблиц показывает, что в течение всего года индекс печени не подвержен существенным изменениям и колеблется около уровня «нормального» для полевок средних размеров. Ни существенного изменения веса печени к осени, ни заметного его падения весной нам наблюдать не приходилось. Лишь у крупных самок после окончания размножения наблюдается некоторое увеличение веса печени. В данном случае необходимо подчеркнуть незначительное увеличение веса печени для всех популяций за все годы работы. Он оказался равен 14,29. Столь низкий коэффициент вариации индекса печени свидетельствует о хорошей приспособленности полевки Миддендорфа к условиям питания. Этот вывод находит очень яркое выражение в табл. 2, где относительный вес печени самок сравнивается с относительным весом печени беременных самок.

Известно, что беременные самки обладают способностью поддерживать размеры печени на высоком уровне даже при явном недостатке кормов (обеспечение снабжения эмбрионов гликогеном). В соответствии с этим при любом отклонении условий среды от оптимума, и особенно условий кормления, печень самок оказывается больше, чем у самцов<sup>1</sup>. Данные, представленные в табл. 2, показывают, что у полевки Миддендорфа относительный вес печени самцов и беременных самок в течение всего года практически остается одинаков. Эти данные кажутся нам очень интересными, так как бесспорно свидетельствуют об очень высокой приспособленности вида к условиям существования.

Длина кишечника и его слепого отдела (табл. 3) свидетельствует о том, что полевка Миддендорфа должна быть отнесена к числу полевок, питающихся малоконцентрированными, трудноперевариваемыми кормами. Относительная длина кишечника превышает 500%, что примерно соответствует относительной длине кишечника полевки-экономки, но значительно уступает индексу кишечника лемминга. Это понятно, так как и полевка Миддендорфа, и экономка — грызуны травоядные, лемминги же используют в качестве основного корма мхи. В этом отношении приспособленность полевки Миддендорфа к условиям тундры не достигла совершенства приспособления лемминга. Не обнаружено у полевки Миддендорфа и сезонных изменений длины кишечника и длины слепого отдела кишечника. Обращает на себя внимание практически неизменная относительная длина кишечника у полевок Миддендорфа разного размера и возраста. Лишь

<sup>1</sup> Конкретный материал по изменению индекса печени самцов и беременных самок полевки-экономки см.: О. А. Пястолова, «Полевка-экономка». Статья в наст. сборнике.

Таблица 3

Относительные размеры кишечника полевки Миддендорфа

Время и место исследования	До 15 г			15—25 г			25—35 г			Более 35 г		
	п	Индекс кишечника	Индекс слепого отдела кишечника	п	Индекс кишечника	Индекс слепого отдела кишечника	п	Индекс кишечника	Индекс слепого отдела кишечника	п	Индекс кишечника	Индекс слепого отдела кишечника
<b>Предгорье Полярного Урала</b>												
Апрель, 1967 . . . . .	—	—	—	12	582	23,0	5	563	22,2	—	—	—
Май, 1967 . . . . .	—	—	—	2	536	20,1	5	521	26,5	—	—	—
Июль, 1961 . . . . .	7	514	29,9	10	536	29,1	7	531	30,0	2	465	29,1
Август . . . . .	—	—	—	—	—	—	2	552	23,5	—	—	—
<b>Средний Ямал</b>												
Июль, 1964 . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	495	24,7

у наиболее крупных полевок индекс кишечника существенно меньше, чем у животных младших возрастных групп. Причина снижения индекса кишечника с возрастом обсуждалась нами ранее (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

**Размножение и возрастная структура популяции**

Наши данные по размножению полевки Миддендорфа представлены в табл. 4. Ее анализ позволяет сделать следующие выводы.

Размножение начинается в мае, несколько позже, чем у лемминга и узкочерепной полевки, но несколько раньше, чем у субарктических популяций широко распространенных видов (Шварц, 1959, 1963; Пястолова, 1967). Уже в апреле у подавляющего большинства самок матка гипертрофирована. Самки весом более 15 г в течение всего лета участвуют в размножении. Обращают на себя внимание несколько молодых самок, рожающих в сентябре и октябре. Это значит, что часть молодых самок способна проходить стадию полового созревания в конце лета. Максимальная плодовитость наблюдается не весной, а летом, в июле. Среднее число эмбрионов у отдельных самок высокое, но явно меньше, чем у субарктических популяций широко распространенных видов. Следует отметить, что в годы с очень поздней весной типичный ход размножения полевки Миддендорфа нарушается. Так, в 1970 г. фенологическое лето наступило лишь в конце первой декады июля. Все добытые в июне полевки были беременные. Первые рожавшие самки обнаружены только в начале второй декады июля. До 24 июля отлавливались только прези-



мовавшие зверьки. Ни у одного из 30 отловленных животных тимуса не обнаружено. Первые молодые были добыты 24 июля. Самки весом 10—12 г были уже беременные. Это свидетельствует о том, что приспособление полевки Миддендорфа к существованию в Субарктике идет не за счет резкого увеличения плодовитости, как, например, у полевки-экономки, а за счет лучшей выживаемости молодняка. Здесь обнаруживается явная аналогия с леммингом, плодовитость которого примерно соответствует плодовитости полевки Миддендорфа и явно уступает плодовитости полевки-экономки. Мы считаем, это проявлением наиболее полного приспособления к условиям Субарктики, которое позволяет виду поддерживать численность без резкого повышения физиологического напряжения организма, связанного с повышением плодовитости.

Таблица 4

Размножение полевки Миддендорфа

Время и место исследования	До 15 г				15—25 г				25—35 г				Более 35 г						
	Всего самок	В том числе			Всего самок	В том числе			Всего самок	В том числе			Всего самок	В том числе					
		беременных	количество эмбрионов на самку	с пятнами		беременных	количество эмбрионов на самку	с пятнами		беременных	количество эмбрионов на самку	с пятнами		беременных	количество эмбрионов на самку	с пятнами			
Предгорье Полярного Урала																			
Апрель, 1967	—	—	—	—	12	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Май, 1967	—	—	—	—	2	2	5,0	—	1	1	6,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Июнь, 1967	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	6,0
Июль, 1959	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1961, 1967	10	7	7,14	—	18	14	7,08	1	11	8	7,9	7	12	11	8,5	5	—	—	—
Август, 1961	2	—	—	—	2	—	—	1	1	1	6,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Сентябрь, 1959	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1960, 1962	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1967	12	—	—	—	16	—	—	4	13	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—
Октябрь, 1967	9	—	—	—	30	—	—	3	4	—	—	2	2	—	—	—	—	—	1
Средний Ямал																			
Июль, 1964	—	—	—	—	3	1	9,0	—	6	5	7,58	2	9	6	9,1	4	—	—	—
Сентябрь, 1958	—	—	—	—	23	—	—	2	12	1	9,0	9	2	—	—	—	—	—	—

Изменение относительного веса надпочечника у полевки Миддендорфа отражает хорошо известную связь развития этой железы с участием животных в размножении (Шварц, 1959; Смирнов, Шварц, 1959; Кротова, 1962; Оленев, 1964; Selye, 1950; Christian, 1950; Frank, 1953; Tanaka, 1962; Tomich, 1965, и др.) и реакцией на понижение температуры (Александров, Галковская, 1956; Christian, 1950; Mitchell, 1953; Rivoire et al., 1953).



Река Хадыта

Как показывает табл. 2, в течение всего периода размножения вес надпочечников самок больше, чем у самцов. Поэтому в апреле заметное различие между полами наблюдается лишь у крупных животных, которые раньше приступают к размножению. В период пика размножения (июль) различия между полами выявляются отчетливо. Это проявление многократно подтверждаемой закономерности и поэтому не представляет особого интереса. Заслуживает внимания группа самок весом 15—25 г. Относительный вес надпочечника их лишь немногим больше, чем у самцов. Это значит, что у животных этого возраста беременность и лактация связаны с относительно меньшей напряженностью организма. Наблюдается совершенно та же картина, но еще более резко выражена, чем у полевки-экономки (Пястолова, 1967). Интересно и то, что позднее, в августе, в этой возрастной группе самки обладают значительно большими надпочечниками, чем самцы. Напрашивается вывод: оптимальные условия для размножения полевки Миддендорфа складываются в июле, наиболее процветающая возрастная группа самок — 15—25 г. Иная картина наблюдается у самцов. В период размножения относительный вес надпочечника самцов обратно пропорционален их размерам. Так, в июле в весовой группе до 15 г, средний относительный вес надпочечника самцов равен 241%, в группе 15—25 г — 200%, в группе 25—35 г — 154% и в самой старшей возрастной группе он равен 128%. Подчеркнем, что это обнаруживается лишь в период размножения и не является отражением обратной связи: вес тела — вес надпочечника, так как осенью эта зависимость не проявляется. В период размножения



Таблица 5

## Возрастная структура популяций ямальных полевков Миддендорфа

Время исследований	До 15 г		15—25 г		25—35 г		Более 35 г	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Апрель . . . . .	—	—	21	77,7	5	18,6	1	3,7
Май . . . . .	—	—	2	28,6	4	57,2	1	14,2
Июнь . . . . .	1	17	—	—	1	16,7	4	66,6
Июль . . . . .	11	7,9	34	33,3	40	28,8	54	40
Август . . . . .	—	—	9	64,3	5	35,7	—	—
Сентябрь . . . . .	30	33,3	41	45,5	19	21,2	—	—
Октябрь . . . . .	8	6,8	94	80,3	10	8,6	5	4,3

у мелких самцов наблюдаются симптомы стресс-реакции, отражающей складывающуюся иерархическую структуру популяции (Пястолова, Сосин, 1968). Крупные самцы-доминанты осуществляют свое участие в размножении без выраженных симптомов напряжения. Наступление осенних холодов вызывает заметное увеличение надпочечника лишь в младшей возрастной группе (увеличение размеров надпочечника крупных самок связано с их продолжающимся участием в размножении). В октябре, а для большинства животных и в сентябре размеры надпочечников стабилизируются на низком уровне и держатся в течение всей зимы (материалы апреля). Такой ход реакции надпочечников на сезонные изменения условий среды типичен для наиболее полно приспособившихся к условиям Субарктики грызунов. У субарктических популяций широко распространенных видов грызунов осенняя гипертрофия надпочечника выражена очень резко и наблюдается в течение продолжительного периода времени (подробно см. в работе В. С. Смирнова, С. С. Шварца, 1957). У полевки Миддендорфа осенняя гипертрофия надпочечника, по существу, не выражена, что свидетельствует о том, что ее приспособленность к резкому изменению климатических условий происходит без существенного включения физиологических компенсаторных реакций.

Морфофизиологические особенности полевки Миддендорфа свидетельствуют о ее глубоком приспособлении к климату Субарктики. Это делает очевидным, что рассматриваемый вид должен быть наряду с леммингом отнесен к числу ядра арктической териофауны.

Специфика размножений отражается на возрастной структуре популяции полевки Миддендорфа (табл. 5). В сентябре в популяции преобладают младшие возрастные группы весом 15—25 г. Однако процент животных старших возрастов в популяциях полевки Миддендорфа, по-видимому, более высок, чем у полевки-экономки. В апреле преобладают те же размерные группы, но животные самой младшей группы в апреле отсутствуют. Это значит, что рост средневозрастных зверьков зимой прекращается,

но младшие животные продолжают расти (возможно, что этот рост происходит поздней осенью). Весной животные энергично растут, однако детально проследить за ходом роста оказалось невозможным, так как наши материалы (июньские сборы) крайне малочисленны. В июле популяция состоит из перезимовавших особей и полевков текущего года рождения. Большинство молодых самок в это время оказываются беременными, некоторые выкармливают молодняк. Продолжают размножаться и перезимовавшие животные, что хорошо отражается на относительном обилии разных размерных групп. В августе и сентябре полевки весом более 35 г в популяции практически отсутствуют. По-видимому, начинает падать и интенсивность размножения, так как беременные самки в это время не встречаются.

Указанная закономерность роста и развития полевки Миддендорфа отчетливо отражена в развитии тимуса (см. табл. 2). У животных текущего года рождения тимус развит почти во всех размерных группах, хотя, как и следовало ожидать, у молодых животных вес его больше. Лишь в октябре наблюдается заметное уменьшение веса тимуса. Это может служить убедительным показателем удовлетворительных условий роста и развития молодняка полевков до сентября включительно. Ранней весной, так же как и у полевков южных районов (Оленев, 1964), у полевков Миддендорфа младших возрастных групп (вес тела 15—25 г) наблюдается заметное, хотя и не очень значительное, увеличение размеров вилочковой железы. Происходит ли весеннее увеличение размеров тимуса и у более крупных полевков, на нашем материале установить невозможно.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полевка Миддендорфа — типичный представитель фауны Субарктики. Проведенные исследования показали, что степень ее приспособленности к условиям Крайнего Севера значительно выше, чем у проникающих в тундру и лесотундру широко распространенных видов полевков. Во многих отношениях экологические адаптации указывают на сходство полевки Миддендорфа с леммингом.

В противоположность большинству других видов полевков (за исключением леммингов), полевка Миддендорфа осваивает разнообразные биотопы тундры, в том числе и низинные ее участки. Повышенная способность к миграциям, отражающаяся на некоторых морфофизиологических особенностях (большой вес сердца), позволяет полевке Миддендорфа избегать губительного действия паводков и сопутствующих им явлений. Терморегуляционные способности полевки Миддендорфа изучены недостаточно, но ее способность противостоять низким температурам среды в условиях повышенной влажности говорит о том, что и физическая, и химическая терморегуляция этого вида отличаются высоким совершенством.



О высокой приспособленности полевки Миддендорфа к условиям Крайнего Севера свидетельствует сезонная цикличность ее жизнедеятельности. Она не приобрела еще способности размножаться зимой, но размножение начинается несколько раньше, чем у широко распространенных видов полевых, и, что наиболее существенно, в течение всего сезона размножения в нем принимает участие большинство самок, в том числе и младших возрастных групп. Даже осенью молодые самки весом более 15 г участвуют в размножении. Однако совокупность морфофизиологических данных показала, что наиболее благоприятные для размножения условия складываются в июле.

Осенняя перестройка физиологии организма начинается рано и устанавливается к сентябрю. И в этом отношении полевка Миддендорфа ближе к леммингу, чем к другим видам полевых.

Совершенство экологических и морфофизиологических адаптаций полевки Миддендорфа позволяет ей поддерживать свою численность без включения такого компенсаторного механизма, как резкое повышение плодовитости (еще одна аналогия с леммингом). Это, несомненно, ведет к снижению уровня энергетических затрат и к уменьшению смертности.

Комплекс экологических и морфофизиологических приспособлений позволяет полевке Миддендорфа проникать далеко на север, в собственно Арктику. Южная граница ее распространения точно не установлена, но южнее Полярного круга она нами найдена. Создается впечатление, что ее продвижение на юг определяется конкурентными взаимоотношениями с полевой-экономкой.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александров С. Н., Галковская К. Ф. О соотношении общей резистентности и радиорезистентности животных. Ж. общ. биол., 1956, т. 18, № 1.
- Боголюбский С. Н. Опыт анализа комплекции разводимых зверей семейства *Canidae*.—Труды Ин-та эвол. морфологии им. А. Н. Северцова, 1939, т. 3.
- Большаков В. Н. Географическая изменчивость важнейших интерьерных признаков трех видов лесных полевых.—Проблемы зоологических исследований в Сибири. Новосибирск, Изд-во Сибирского отделения АН СССР, 1962.
- Виноградов В. С., Громов М. М. Грызуны фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. Млекопитающие фауны СССР, ч. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Добринский Л. Н., Шварц С. С. Опыт сравнительного изучения веса почек птиц как индикатора уровня обмена веществ.—Совещание по физиологии птиц. Тезисы докл. Таллин, 1965.
- Колышев И. И. Заметки по млекопитающим устья реки Лены.—Систематические заметки по материалам зоологического музея, 1935, № 1 (Томск).

- Кротова Л. Г. Изменения надпочечников и углеводного обмена у водной полевки (*Arvicola terrestris*) в весенне-летний период.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29 (Свердловск).
- Кучерук В. В. Материалы по экологии мышевидных грызунов Южного Ямала.—Сборник студенческих научных работ МГУ, зоология—ботаника, 1940, вып. 16.
- Ливчак Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14.
- Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. (Автореф. канд. дисс.) Свердловск, 1964.
- Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки. (Автореф. канд. дисс.) Свердловск, 1967.
- Пястолова О. А., Сосин В. Ф. О физиологической напряженности самцов в период размножения (на примере полевки-экономки и ондатры).—Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. 8.
- Скалон В. Н. Новые данные о фауне млекопитающих и птиц Сибири и Дальневосточного края.—Изв. Гос. противочумного Ин-та Сибири и ДВК, 1935, т. 11.
- Смирнов В. С., Шварц С. С. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях.—Докл. АН СССР, 1957, т. 115, № 6.
- Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 18.
- Тугаринов А. Н. Общий обзор фауны Якутии.—Якутия, 1927.
- Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири.—Изв. АН СССР, 1933, № 3.
- Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных животных. (Автореф. докт. дисс.) М., 1953.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 11 (Свердловск).
- Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяции широко распространенных видов полевых на Крайнем Севере.—Труды Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1 (Тюмень).
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1. Млекопитающие.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 33 (Свердловск).
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.—Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 58.
- Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere. Göttingen, 1884.
- Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammal.—J. Mammal., 1950, v. 31, N 3.
- Frank F. Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen (*Microtus arvalis* Pallas).—Zool. Jb., 1953, Bd 82, N 1—2.
- Mattey R., Zimmermann K. La position systematique de *Microtus middendorffi* Poliakov.—Rev. suisse de Zoologie, 1961, t. 68, Fasc. 1, N 3.
- Mitchell M. L. Stress factors and nutrition.—J. Amer. Diet. Assoc., 1953, v. 29, N 8.
- Quiring D. P. Brain, heart, thyroid adrenals and habitat. Growth, 1946, N 10.
- Rensch B. Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung.—Biol. Gen., 1943, Bd 27, N 11.
- Rensch B. Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren.—Zool. Jb., Abt. Physiol., 1943a, Bd 61.



- Rivoire M. R., Rivoir J., Ponj M. Presse Med., 1953, v. 61, N 70.  
Selye H. The physiology and pathology exposure to stress. Montreal (Canada), 1950.  
Tanaka R. Adrenal analysis for critique of the social stress theory in natural populations of a montane vole.— Res. Populat. Ecol., 1962, v. 4, N 8—16.  
Tomich P. Q. Weight variation in adrenal glands the mongoose in Hawaii.— Pacif. Sci., 1965, v. 19, N 2.  
Warburton F. E. Feedback in development and Evolutionary Significance.— Amer. Nat., 1955, v. 81, N 846.

О. А. ПЯСТОЛОВА

## ПОЛЕВКА-ЭКОНОМКА

Этот один из наиболее многочисленных представителей рода *Microtus* характеризуется широкой областью распространения, которая охватывает следующие ландшафтные зоны: степную, лесостепную, лесную, лесотундровую, тундровую. Экономка распространена от северных частей Западной Европы до Северной Америки (Аляска). На юге ареал ее достигает северных хребтов Тянь-Шаня, Алтая, Саян, северо-западного Китая. К северу она идет от границы леса, местами проникая в тундру.

Морфологическая дифференциация ее незначительна. В пределах Советского Союза одними авторами описано 15 подвидов экономки (Огнев, 1950; Виноградов, Громов, 1952; Громов и др.: 1963), другие (Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944, 1965) выделяют их 11—12.

Все подвиды отличаются преимущественно по окраске, длине тела, длине хвоста, по размерам задней ступни и уха. С. И. Огнев (1950) в качестве диагностических признаков приводит и промеры черепа (общая длина черепа, скуловая ширина, длина верхнего ряда зубов). Безусловно, что многие из описанных подвидов мнимые. Их морфологические особенности незначительны, отличия во многих случаях недостоверны.

Некоторые подвиды экономки описаны на небольшом материале, поэтому искусственное выделение подвидов оказывается неизбежным. Это, в свою очередь, отражается на характере диагноза отдельных форм. Например, для *Microtus oeconomus ratticeps* Keys a. Blas указаны размеры черепа 27,3—31,0 мм; для *M. oe. chachlovi* Skalon 26,6—31,7 мм. Такие большие колебания в промерах черепа говорят о весьма разнородном материале.

Краткий обзор литературных данных показывает, что экологические особенности полевки-экономки изучались многими исследователями (Флеров, 1933; Барабаш-Никифоров, 1946; Формозов, 1948; Ликевичене, 1956; Карасева, 1957; Карасева и др., 1957; Назарова, 1958; Фетисов, 1958; Снегиревская, 1961, и др.).



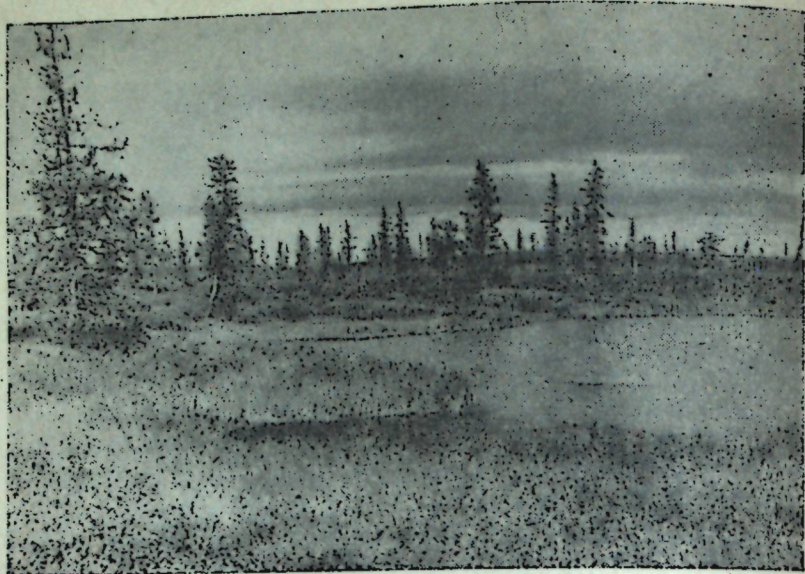


Рис. 1. Лесотундра. Осоково-злаковая кромка озера.

В последнее время изучению биологии полевки-экономки, как основного носителя безжелтушного лептоспироза, посвящена работа Е. В. Карасевой (1967).

В условиях северной тайги исследованиям экологии полевки-экономки посвящены работы В. П. Теплова и Е. Н. Теплово (1947), Е. В. Карасевой с сотрудниками (1960), В. Г. Кривошеина и И. Н. Красильниковой (1966), Ю. В. Ревина (1964).

Однако тундровые популяции полевки-экономки, помимо экспедиций нашей лаборатории (Шварц, 1959; Смирнов, 1959; Пястолова, 1964, 1966), почти не изучались. Относительно полные данные есть лишь о популяциях экономок на Аляске и в Финляндии (Rausch, 1953; Pruitt, 1966; Tast, 1966, и др.).

Задача наша заключалась в изучении экологических особенностей полевки-экономки в условиях Субарктики.

Обследованная территория находится между  $66^{\circ}30'$  и  $67^{\circ}40'$  с. ш. Сбор материала проводился в следующих точках Ямала и Полярного Урала: мыс Боткина, мыс Слинкина, пойма р. Хадьты, низовья рек Соби и Полуя, острова в нижнем течении р. Оби, восточный склон Полярного Урала у подножия горы Рай-из. Чтобы проследить южную границу тундровых популяций полевки-экономки, нами обследован ряд районов на р. Оби в Ханты-Мансийском национальном округе. Для сравнения северных и южных популяций произведен сбор материала в Северном Казахстане. Работа проводилась в течение 8 лет (с 1959 по 1967 г.). Всего изучено 1166 полевок.

На всей обследованной территории для экономки характерно мозаичное распределение, а в районах крупных рек — ленточные поселения. Всюду она придерживается берегов водоемов зарослями осоки (рис. 1). Приуроченность экономки к воде — общеизвестный факт. Однако по степени мозаичности распределения субарктические популяции полевок ближе к лесостепным, чем к лесным популяциям. Неспособность экономки существовать на прилегающих к рекам и озерам тундрах показывает, что в характере распределения ее по биотопам сказывается неизмеримо меньшая степень адаптированности к условиям тундры по сравнению не только с леммингом, но и с полевкой Миддендорфа.

В пределах излюбленных экономкой биотопов численность ее различна. Эти различия связаны, с одной стороны, с развитием осокового травостоя, а с другой — с обилием главного конкурента экономки — водяной полевки.

### Морфологические особенности северных популяций полевки-экономки

При изучении морфологических особенностей грызунов мы сталкиваемся с трудностями, которые заключаются в значительных различиях между сезонными генерациями. Известно, что даже такие «стабильные» признаки, как краниологические, подвержены фенотипической изменчивости. Поэтому при изучении морфологических особенностей субарктических популяций полевки-экономки мы приняли за основу сравнение перезимовавших зверьков в начале лета. В результате мы имели возможность сравнивать животных, примерно равных по возрасту и относящихся к одному и тому же поколению. Полученные данные приводятся в табл. 1. Ее анализ показывает, что важнейшие морфологические признаки северных экономок сводятся к следующему: размеры очень крупные, относительная длина хвоста и ступни значительно меньше, чем у южных форм. Однако если длина хвоста северной узкочерепной полевки фиксирована наследственностью в очень узких пределах изменчивости (Шварц и др., 1960), то длина хвоста северных популяций полевки-экономки определяется фенотипическими механизмами. При разведении северных и южных экономок в виварии различия в длине хвоста между этими формами сглаживаются, хотя и не исчезают.

Тем не менее природные популяции по длине хвоста отличаются безошибочно. Это иллюстрирует очень важную биологическую закономерность: фенотипически обусловленные признаки могут быть столь же отчетливым критерием морфологических отличий природных популяций, что и признаки, строго детерминированные наследственностью.



## Морфологические особенности обследованных популяций полевки-экономки

Признак	Субарктика (р. Хадьта, 1959)				Лесостепь (оз. Сасыкуль, 1963)				t
	n	M	$\sigma$	m	n	M	$\sigma$	m	
Вес тела, г	44	67	—	—	28	48	—	—	—
Длина тела, мм	44	142,5	—	—	28	117,8	—	—	—
Относительная длина хвоста	41	0,352	0,254	0,004	28	0,421	0,05	0,009	7,3
Относительная длина ступни	44	0,138	0,009	0,001	27	0,160	0,0186	0,003	7,3
Кондилобазальная длина черепа	29	30	—	—	19	28,8	—	—	—
Индекс кондилобазальной длины черепа	29	0,212	0,0102	0,002	19	0,247	0,0136	0,003	7,7
Скуловая ширина черепа	27	0,556	0,0159	0,003	19	0,543	0,0165	0,003	2,3
Межглазничный промежуток	29	0,103	0,0066	0,001	19	0,121	0,006	0,0013	4,4
Длина зубного ряда	29	0,218	0,0074	0,001	19	0,222	0,0079	0,0018	0,71
Длина лицевой части черепа	29	0,370	0,0059	0,001	19	0,362	0,0078	0,0017	1,5
Наибольшая ширина черепа	17	0,450	0,017	0,004	19	0,437	0,017	0,004	2,3
Высота черепа	29	0,335	0,0137	0,002	13	0,338	0,0054	0,0015	0,75

Для оценки окраски шкурок мы пользовались методом колориметрирования. Эта методика разработана В. С. Смирновым и впервые применена в нашей лаборатории (Шварц и др., 1960). Для определения цветовой характеристики шкурки использовались два показателя — белизна и показатель оттенка, совокупность которых достаточно полно характеризует как яркость окраски, так и преобладание в ней определенного оттенка. Колориметрирование дало следующие результаты: для северных экономок белизна  $3,21 \pm 0,08$ , показатель оттенка  $146 \pm 0,02$  ( $n=25$ ), для южных соответственно  $2,21 \pm 0,07$  и  $139 \pm 0,01$  ( $n=25$ ). Достоверность разницы между подвидами: белизна 9,35, показатель оттенка — 30.

Краниологические особенности выражены резко. Для северной экономки характерна малая относительная длина черепа, которая, по-видимому, определяется не только крупными размерами животных, но и своеобразием в соотносительном росте черепа и длины тела. Межглазничное пространство у северных экономок значительно уже; скуловая ширина и наибольшая ширина черепа больше, чем у южных. По остальным краниологическим признакам *M. oe. chahlovi* от номинального подвида не отличается. Однако если провести сравнение по другому прин-

ципу, то результаты получатся иными. При сравнении животных с одинаковыми размерами черепа аллометрические кривые, устанавливающие зависимость между длиной и шириной черепа, полностью совпадают, т. е. абсолютно достоверные отличия между ними оказываются мнимыми. И этот вывод оказался преждевременным. Построение аллометрических кривых «длина тела — длина черепа» показывает, что отличия между северными и южными эконошками очень велики: в течение всего периода роста и развития животных кондилобазальная длина черепа северной формы достоверно меньше, чем у южной. В анализируемой размерной группе (100—120 мм) кондилобазальная длина черепа *M. oe. oecopotus*  $27,8 \pm 0,186$  мм, *M. oe. chahlovi*  $26,2 \pm 0,225$  мм ( $n=5,5$ ) (рис. 2). Так как у грызунов, подобно подавляющему числу других млекопитающих, увеличение размеров тела ведет к относительному уменьшению размеров черепа, то именно поэтому, что пропорции черепа сравниваемых форм абсолютно одинаковы, они всегда будут отличаться при сравнении южных и северных форм, равных по размеру. Сравниваемые формы отличаются не пропорциями черепа, а его относительными размерами.

Прямые наблюдения показали, что в рассматриваемом нами примере различия в размерах черепа определяются различиями в скорости роста животных. Северная форма в природных условиях растет быстрее, соответственно с этим относительные размеры черепа ее меньше.

Морфологические различия между отдельными субарктическими популяциями существенны, но лишь в редких случаях перекрывают хронографическую изменчивость и никогда не соизмеримы с различиями между северными и южными формами. Это позволяет говорить о морфологическом единстве всех субарктических популяций даже в том случае, когда они развиваются в условиях полной изоляции. Таким образом, ведущим фактором, определяющим своеобразие морфологических особенностей *M. oe. chahlovi*, является развитие в сходных и в высшей степени специфических условиях среды.

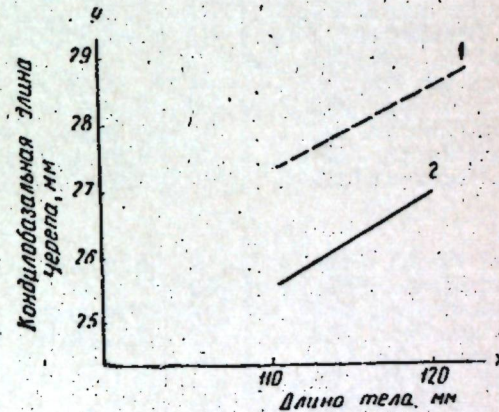


Рис. 2. Аллометрический рост черепа у двух подвигов полевки-экономки. 1 — с оз. Сасыкуль, 2 — с р. Хадьты.



Относительный вес  $M \pm m$  сердца и почки

Место и время добычи	До 20 г			20—	
	n	$M \pm m$ органа	$M \pm m$ веса тела	n	$M \pm m$ органа
Сер					
Река Хадыта, 1958 . . .	8	7,75±0,4	16±0,8	4	7,0±0,75
Река Хадыта, 1959 . . .	3	5,97	11,7	6	5,95±0,51
Полярн. Урал, 1960 . . .	7	6,48±0,2	17,6±0,13	9	5,28±0,25
Полярн. Урал, 1961 . . .	16	7,24±0,28	16,9±0,8	21	6,95±0,48
Полярн. Урал, 1962 . . .	1	7,0	19,0	9	6,66±0,35
Низовье р. Собн, 1960 . . .	1	6,58	19,0	13	5,86±0,36
О. Северный, 1962 . . .	21	6,78±0,13	17,0±0,35	15	6,47±0,14
О. Южный, 1962 . . .	17	7,2±0,21	16,2±0,51	26	5,5±0,12
О. Пароходский *, 1964 . . .	11	7,4±0,26	12,7±0,97	15	5,78±0,26
Средние показатели по субаркт. популяц. . .	—	6,94	16,1	—	6,16
Пос. Ванзеват, 1965 . . .	2	5,5	8,45	8	5,75±0,27
Пос. Полноват, 1965 . . .	2	5,9	19,7	3	4,9
Пос. Низямы, 1965 . . .	15	6,21±0,25	12,9±0,99	17	5,16±0,16
Оз. Сасыкуль, 1963 . . .	42	7,09±0,11	12,3±0,7	39	5,72±0,11
Поч					
Река Хадыта, 1958 . . .	8	10,2±0,46	16,5±0,91	11	8,61±0,43
Река Хадыта, 1959 . . .	3	5,87	11,7	6	8,69±0,55
Полярн. Урал, 1960 . . .	7	7,1±0,31	17,6±0,13	9	7,1±0,52
Полярн. Урал, 1961 . . .	16	8,77±0,42	16,9±0,8	21	8,68±0,51
Полярн. Урал, 1962 . . .	—	—	—	11	6,7±0,28
Низовье р. Собн, 1960 . . .	—	—	—	12	8,69±0,38
О. Северный, 1962 . . .	20	7,9±0,15	17,1±0,35	14	6,5±0,19
О. Южный, 1962 . . .	17	8,27±0,43	16,1±0,51	26	5,9±0,14
О. Пароходский *, 1964 . . .	12	9,27±0,23	12,8±0,97	16	7,78±0,39
Средние показатели по субарктич. популяци. . .	83	8,15	15,6	126	7,62
Пос. Ванзеват, 1965 . . .	2	8,26	8,45	8	7,35±0,19
Пос. Полноват, 1965 . . .	2	6,6	19,7	3	6,6
Пос. Низямы, 1965 . . .	15	7,35±0,3	12,98±0,99	17	6,81±0,27
Оз. Сасыкуль, 1963 . . .	42	9,23±0,17	12,3±0,7	39	8,23±0,196

\* Данные В. Н. Бойкова.

## Интерьерные особенности северных популяций полевки-экономки

Для характеристики интерьерных особенностей северных популяций полевки-экономки мы пользовались общепринятой методикой морфо-физиологических индикаторов. В качестве показателей использован следующий комплекс признаков: относительный вес сердца, печени, почки, относительная длина кишечника и его слепого отдела.

## полевки-экономки в зависимости от веса тела

40 г	40—60 г			Больше 60 г			
	$M \pm m$ веса тела	n	$M \pm m$ органа	$M \pm m$ веса тела	n	$M \pm m$ органа	$M \pm m$ веса тела
дц							
32,9±2,75	8	5,5±0,3	57,2±0,71	17	5,62±0,38	70,7±1,67	
28,5±2,14	15	5,26±0,18	50,7±1,46	10	4,97±0,12	68,0±1,4	
30,7±1,5	11	5,20±0,15	50,3±1,44	2	5,6	63,4	
30,5±1,52	16	5,7±0,37	47,8±1,42	7	4,72±0,28	64,2±2,37	
25,8±1,82	1	5,46	43,0	—	—	—	
33,0±1,91	17	4,98±0,22	49,8±1,07	11	4,41±0,17	67,0±0,94	
23,6±0,7	6	4,74±0,16	50,3±2,92	10	4,62±0,21	68,4±1,32	
29,3±0,81	10	5,2±0,27	51,9±1,73	5	5,0±0,34	75,6±3,02	
24,8±1,16	14	5,42±0,24	52,3±1,5	7	5,22±0,28	68,6±2,12	
28,7	—	5,26	50	—	4,94	68,5	
32±1,76	5	3,84±0,11	53,9±2,13	—	—	—	
30,7	7	4,32±0,34	50±2,34	2	4,45	61,2	
26,5±1,3	10	4,49±0,22	45,9±1,4	4	3,6	65,1	
31,9±0,97	25	5,01±0,12	47,5±0,99	2	5,0	62,7	
ка							
28,2±1,61	11	7,07±0,49	54,3±1,57	23	6,16±0,24	69,2±1,43	
28,6±2,14	15	7,08±0,33	50,7±1,46	10	6,8±0,43	68,0±1,4	
30,7±1,5	11	6,6±0,44	50,3±1,44	2	5,0	63,8	
31,4±1,52	17	7,46±0,30	48,6±1,52	6	6,25±0,23	64,9±2,68	
26,1±1,65	—	—	—	—	—	—	
32,4±1,96	18	6,81±2,35	49,3±1,13	11	6,26±0,29	67,0±0,94	
23,5±0,7	6	6,1±0,21	50,3±2,92	11	5,61±0,26	68,4±1,32	
29,2±0,81	10	6,59±0,31	51,9±1,73	5	6,1±0,32	75,6±3,02	
24,8±1,16	16	7,54±0,35	52,4±1,5	7	6,49±0,46	68,6±2,12	
28,3	104	6,96	50,8	75	6,06	68,1	
32±1,79	5	5,58±0,24	53,9±2,13	—	—	—	
30,7	7	6,3±0,36	50,0±2,34	2	6,49	61,2	
26,5±1,3	10	6,68±0,35	45,9±1,4	4	5,28	65,1	
31,9±0,97	25	7,67±0,22	46,5±0,99	2	6,1	62,7	

Известно, что при сравнении интерьера диких животных одной популяции, одного пола и возраста, добытых на ограниченной территории в течение одного сезона, варибельность большинства внутренних органов оказалась невелика (Шварц, 1958). Поэтому в ряде случаев мы сочли возможным использовать данные, полученные в результате обработки малых проб.

В табл. 2 приведены средние показатели по относительному весу сердца северных популяций экономок, а также популяций экономок из северной тайги и северной лесостепи. Все исследованные животные разбиты на четыре весовые группы. В первую группу входят зверьки, вес тела которых меньше 20 г, во вто-



рую — зверьки, имеющие вес тела 20—40 г, в третью — 40—60 г и четвертая группа состоит из животных, вес тела которых превышает 60 г. Наши данные подтверждают установленную ранее закономерность (Шварц, 1958) о том, что у большинства млекопитающих рост сопровождается уменьшением относительного веса сердца. Указанная закономерность наблюдается у всех, без исключения, популяций.

Однако у экономок, добытых в одном месте, но в разные годы, при сравнении одинаковых возрастных групп наблюдаются значительные различия в относительных размерах сердца. Так, при сопоставлении экономок хадьтинских популяций, добытых в 1958 и 1959 гг., в группе животных весом менее 20 г индекс сердца равен соответственно 7,75 и 5,97, в группе весом 20—40 г — 7,0 и 5,95. У животных старших возрастных групп отмеченные различия недостоверны. Приблизительно такая же картина наблюдается у экономок, добытых на Полярном Урале в 1960—1961 гг. Различия между зверьками, добытыми в разные годы, проявляются довольно отчетливо у молодых животных; у особей старших возрастов эти различия исчезают совсем или они незначительны.

Результаты исследований изменения относительного веса почек также приводятся в табл. 2. У всех исследованных животных, независимо от места и года сбора, наблюдается общая закономерность: снижение индекса почки с возрастом. Нами отмечены только два случая нарушения этой закономерности. Первый из них (хадьтинская популяция, 1959 г.), по-видимому, объясняется недостаточностью выборки ( $n=3$ ). В отношении второго (южноостровная популяция, 1964 г.) мы затрудняемся дать какие-либо реальные объяснения. Однако эти исключения, по нашему мнению, не дают оснований сомневаться в реальности описанной нами закономерности. Подтверждением ее существования является тот факт, что в приведенных для сравнения данных по двум популяциям из северной тайги и северной лесостепи хорошо прослеживается такое же явление.

Результаты наших исследований полностью подтверждают сделанный ранее С. С. Шварцем вывод о том, что ни у одного из обследованных видов субарктических популяций размеры почек не превышают величин, характерных для родственных форм из более южных районов. Это отчетливо видно при сопоставлении данных таблицы по субарктическим и лесостепным популяциям.

Результаты по изменению морфологии кишечника у различных субарктических популяций полевки-экономки представлены в табл. 3. Анализ таблицы показывает, что относительная длина кишечника экономок во всех обследованных популяциях с возрастом почти не изменяется. Наблюдается лишь некоторое уменьшение индекса кишечника в самых старших возрастных группах. В таблице приведены показатели по индексу кишечника

и его слепого отдела в целом по популяциям. Из таблицы видно, что относительная длина кишечника самых северных популяций экономок (р. Хадьта) довольно хорошо отличается от соответствующих показателей других популяций (Полярный Урал, низовье р. Соби). Так, индекс кишечника у хадьтинских экономок, обследованных в 1958 г., равен  $427 \pm 18,2$ , а у экономок с Полярного Урала соответственно  $530 \pm 15,9$ ,  $515 \pm 17,0$ . Такие различия наблюдаются по всем возрастным группам.

Таблица 3

Средние показатели индекса кишечника и его слепого отдела по популяциям

Место и время добычи	Индекс кишечника, %			Индекс слепого отдела кишечника, %		
	n	M	Пределы	n	M	Пределы
Река Хадьта, 1958 . . .	31	427	304—546	31	30,7	14,7—43,5
Река Хадьта, 1959 . . .	31	471	328—723	32	31,7	23,0—44,2
Полярный Урал, 1960 . . .	29	533	430—648	29	33,2	19,8—47,4
Полярный Урал, 1961 . . .	48	515	403—663	48	29,2	19,1—42,0
Низовье р. Соби, 1960 . . .	37	530	396—680	39	32,2	19,4—41,1

Достаточно стабильным показателем является индекс слепого отдела кишечника. Достоверность различий по этому признаку не наблюдается как при сравнении различных возрастных групп внутри популяций, так и между отдельными популяциями, исследованными в разные годы. Следует отметить, что и диапазон индивидуальной изменчивости индекса слепого отдела кишечника значительно меньше, чем диапазон индивидуальной изменчивости индекса кишечника: 69,5% особей имеют индекс слепого отдела кишечника в пределах 25—35%.

Таким образом, проведенные наблюдения по изучению размеров кишечника северных популяций экономок позволяют сделать вывод о том, что длина кишечника определяется общим уровнем обмена веществ; некоторое уменьшение индекса кишечника в старших возрастных группах есть результат снижения метаболизма старых животных.

Способность накопления энергетических резервов в различных формах (жир, гликоген) в той или иной степени присуща всем позвоночным животным на любых стадиях онтогенеза.

Исследованиями ряда авторов было показано, что у грызунов и птиц вес печени подвержен сезонным изменениям и является индикатором тех физиологических изменений, которые происходят в организме животных под влиянием изменений условий среды (Шварц, 1959а, 1960, 1963; Смирнов, Шварц, 1957, 1959; Коппен, 1959; Добринский, 1962; Оленев, 1964). Экспериментальные работы свидетельствуют о том, что вес печени изменяется за счет накопления или расходования углеводов и жира (Ackermann,



1949; Hruza, Fabry, 1955; Fabry, Hruza, 1956). Следовательно, усиленное расходование гликогена и жировых запасов печени сопровождается потерей ее веса и сигнализирует о нарастании энергонапряженности и воздействии неблагоприятных факторов.

Таблица 4

Индекс печени эмбрионов полевки-экономки

♀ № 1		♀ № 2		♀ № 3		♀ № 4		♀ № 5		♀ № 6	
16/VII		21/VII		14/VII		5/VIII		11/VIII		29/VII	
Вес эмбриона, мг	Индекс печени, %	Вес эмбриона, мг	Индекс печени, %	Вес эмбриона, мг	Индекс печени, %	Вес эмбриона, мг	Индекс печени, %	Вес эмбриона, мг	Индекс печени, %	Вес эмбриона, мг	Индекс печени, %
315	95	588	62,9	700	100,0	750	50,7	800	88,8	1520	108
323	100,0	600	98,2	700	108,0	790	105,0	820	91,4	1640	55,5
330	121,1	452	108,5	670	93,8	810	100,0	890	82,0	1550	71,6
440	106,0	530	96,0	700	98,5	740	75,6	850	76,5	1500	50,0
335	110,0	—	—	650	107,0	—	—	870	74,7	1500	61,5
—	—	—	—	700	100,0	—	—	—	—	1500	77,7
—	—	—	—	680	103,0	—	—	—	—	1600	83,2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1500	76,7
348 (ср.)	106,0	543	91,0	686	101	772	82,8	845	82,5	1530	73,0

Для того чтобы проследить характер изменения относительного веса печени субарктических популяций полевки-экономки, мы исследовали печень 327 самцов и 33 эмбрионов от 6 самок. В табл. 4 дана характеристика индекса печени эмбрионов. Анализ таблицы показывает, что индекс печени эмбрионов значительно превосходит этот показатель у новорожденных и взрослых зверьков. Самый высокий средний индекс печени (106%) наблюдается у эмбрионов, средний вес которых равен 348 мг. В дальнейшем с увеличением веса зародыша происходит постепенное снижение индекса печени, и у эмбрионов последних дней развития он равен 73%. Следовательно, у эмбрионов дикоживущих грызунов перед рождением происходит снижение индекса печени, в то время как у животных, содержащихся в неволе, наблюдается непрерывный рост этого показателя в течение всего эмбриогенеза и особенно в конце его (Windle, 1940). Отмеченный факт становится понятным, если учесть, что перед родами самки полевки-экономки становятся малоподвижными, что отражается на их питании. Поэтому максимальные размеры печени на ранних стадиях эмбриогенеза следует рассматривать как приспособление к недоеданию матери перед родами, а падение индекса печени — как быстрое расходование запасов гликогена.

Наши данные, приведенные в табл. 5, позволяют оценить характер как внутривидовой, так и хронографической изменчивости относительного веса печени самцов различных

возрастных групп полевки-экономки. Сразу же следует отметить, что Хадитинская популяция экономок 1958 г. по индексу печени довольно резко отличается от всех остальных популяций. Почти во всех возрастных группах индекс печени превышает 60%. Даже в самой младшей группе (до 20 г) он равен 61,4%, т. е. молодые зверьки имеют относительный вес печени почти такой же, как и взрослые. Это явление может быть объяснено исключительно благоприятными условиями данного года (численность экономок в 1958 г. была очень высокой). Напротив, индекс печени самцов этой же популяции, но исследованных в следующем 1959 г., намного ниже. У нас нет достаточно оснований сравнивать самые младшие возрастные группы, так как они довольно резко отличаются и по средним показателям веса тела. Но уже в следующей группе (20—40 г) разница в индексе печени составляет 20%.

Приведенные данные показывают, что наименьшим индексом печени обладают самые младшие возрастные группы, затем у взрослых животных (возрастные группы 20—40 г и 40—60 г) происходит увеличение размеров печени, и в самой стар-

Таблица 5

Индекс печени самцов полевки-экономки

Район и время исследований	До 20 г		20—40 г		40—60 г		Более 60 г	
	Индекс печени, %	Средний вес тела	Индекс печени, %	Средний вес тела	Индекс печени, %	Средний вес тела	Индекс печени, %	Средний вес тела
Река Хадита, 1958, июль—август	31,4	16,2	64,1	29,7	62,0	52,8	57,8	68,7
Река Хадита, 1959, июль—август	65,4	11,7	44,1	27,7	56,2	50,0	53,7	68,6
Поларный Урал, 1960, август	40,0	17,5	42,2	30,5	52,2	51,8	53,7	68,6
Поларный Урал, 1961, июль—сентябрь	51,4	16,9	56,1	30,4	59,6	49,0	62,1	63,5
Поларный Урал, 1962, август	—	—	57,4	24,1	—	—	—	—
Нижовье р. Соби, 1960, июль—август	44,7	19,0	56,8	33,2	50,2	48,6	48,8	66,5
О. Северный, 1962, сентябрь	49,8	16,7	45,8	24,3	—	—	50,2	69,0
О. Южный, 1962, сентябрь	51,2	15,1	47,8	29,3	43,7	49,4	43,0	77,7
О. Пароходский, 1964, июль	51,7	11,6	55,6	29,8	53,6	52,7	60,1	68,6
Пос. Низовья, 1963, июль	54,7	12,8	54,9	26,2	52,3	46,8	53,5	68
Оз. Сасыкуль, 1963, май—июнь	60,0	12	52,8	31,5	54,6	46,0	47,1	62,7
	9	9	11	9	6	6	25	2
	3	9	3	7	9	4	5	6
	2	9	2	9	5	4	3	4
	8	9	9	9	—	—	6	3
	—	—	—	—	—	—	6	6
	1	9	7	9	—	—	2	2
	9	9	22	8	—	—	3	2
	4	8	10	3	—	—	2	2
	8	12	10	10	—	—	2	2
	16	12	10	10	—	—	2	2



шей возрастной группе (более 60 г) снова индекс печени уменьшается. Очевидно, возрастные изменения относительного веса печени экономок находятся в связи с интенсивностью их метаболизма, а также зависят от степени адаптации к условиям среды. Из приведенной таблицы (см. табл. 5) видно, что индекс печени полевки-экономки колеблется в очень широких пределах, особенно у молодых животных, и находится в постоянной зависимости от климатических условий, от степени кормовой специализации, от активности животных. Большая вариабельность индекса печени объясняется быстрым расходом гликогена при наступлении неблагоприятных условий, требующих затрат энергии.

Таким образом, использованные нами интерьерные показатели оказались достаточно чувствительными. Они хорошо отражают различия в условиях существования отдельных популяций и в разные годы. Замечено, что даже между соседними популяциями на Крайнем Севере обнаружены различия, редко наблюдающиеся при сравнении грызунов из разных географических районов.

### Размножение

Важнейшее биологическое отличие северных экономок от южных заключается в характере их размножения. Субарктические полевки начинают размножаться несколько позднее, чем экономки в условиях лесостепи, но фенологически в совершенно иной ситуации. Размножение начинается в самом начале мая, когда тундра покрыта снегом, снеготаяние в разгаре, замкнутые водоемы еще не вскрылись, вегетация растений еще не началась, зеленой травы нет. Фактически экономка начинает размножаться в конце зимы, а не в начале весны. Плодовитость северных экономок исключительно велика. В среднем число эмбрионов на самку значительно больше, чем у южных форм. Так, в 1967 г. плодовитость экономок самой северной популяции (р. Яда-Яхода-Яха, мыс Слинкина) равнялась 8,7 эмбриона на самку. Даже глубокой осенью средняя плодовитость *M. oe. chahloui* превышает плодовитость южных форм. Для субарктических популяций экономок характерно исключительно раннее половое созревание. Отмечены случаи участия в размножении самок, вес которых менее 10 г, что соответствует возрасту 10—12 дней. Высокая скорость полового созревания характерна даже для молодых, родившихся во второй половине лета. В сентябре размножаются самки весом около 20 г. Эти самки размножаются впервые (подтверждением этого служит высокий вес тимуса). В этом отношении *M. oe. chahloui* качественно отличаются от южных форм, у которых молодые, родившиеся во второй половине лета, в год своего рождения не созревают или половое созревание происходит значительно позднее, чем зверьков весенних и раннелетних генераций. Е. В. Карасева (1967) сооб-

щает, что полевки, родившиеся в июле-августе, к возрасту 40—50 дней достигают всего 14—16 г и созревают только в возрасте 70—75 дней. В обширной работе Тааста (Taast, 1966) также отмечается, что экономки, родившиеся в конце июля, в год своего рождения половой зрелости не достигают.

Половозрелые особи размножаются в течение всего теплого периода. Прохолодавшие самки — большая редкость. У многих самок беременность сочетается с лактацией. Половое развитие самцов происходит медленнее, чем самок, но, по-видимому, также быстрее, чем у южных форм.

В процессе размножения в организме самок происходят существенные физиологические изменения. Естественно, что на природном материале эти изменения могут быть прослежены лишь по серии косвенных показателей. Размеры надпочечников можно рассматривать в качестве одного из лучших показателей физиологического состояния организма. Обращает на себя внимание то, что не только у перезимовавших самок, но и у самок первой генерации беремен-

ность оказалась связанной с очень резкой гипертрофией надпочечника и отчетливо отличается в этом отношении от животных второй генерации. Так, относительный вес надпочечников беременных самок (популяция с р. Хадыты, 1958 г.) оказался следующим: у перезимовавших —  $477 \pm 26,1$  мг/кг веса тела, у молодых первой генерации —  $488 \pm 48,4$ , второй генерации —  $330 \pm 36,4$  мг/кг. Аналогичные данные были получены и по другим популяциям (табл. 6).

Данные, характеризующие функциональную активность надпочечников самцов в период их размножения, в литературе отсутствуют. Влияние размножения и подготовки к нему на физиологическое состояние самцов до сих пор сводилось к изучению изменения размеров семенников. В литературе имеются только краткие замечания о том, что у некоторых видов животных индекс надпочечников самцов в период пика размножения оказывается резко повышенным (Кротова, 1962; Шварц, 1959; Копенин, 1959). Удалось проанализировать характер изменения активности надпочечников самцов в связи с участием их в

Таблица 6

Относительный вес надпочечников беременных самок различных возрастных групп

Место и время сбора	Вес тела, г		
	20—40	40—60	Больше 60
Река Хадыта, 1959	n=2 M=490	n=4 M=588	n=2 M=517
Полярный Урал, 1960	n=3 M=324	n=4 M=421	—
Полярный Урал, 1961	n=9 M=245	n=5 M=302	n=2 M=448
Низовье р. Собн, 1961	n=2 M=351	n=7 M=379	n=5 M=400
Река Яда-Яхода-Яха, 1967	n=1 M=552	n=2 M=534	n=3 M=357



Относительный вес печени у самцов и беременных самок полевки-экономки различных возрастных групп, %

Место добычи	Менее 20 г						20—40 г						40—60 г						Более 60 г					
	♀			♂			♀			♂			♀			♂			♀			♂		
	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М	п	М		
Река Халдга, 1958	7	64,0	10	61,1	5	61,8	12	63,2	6	61,2	7	63,8	9	48,6	24	56,6	2	48,6	9	62,8	2	53,7	4	62,8
Река Халдга, 1959	—	—	3	35,3	2	68,4	3	44,2	5	62,5	9	56,1	7	62,8	7	53,7	—	—	—	—	—	—	—	—
Польный Урал, 1960	—	—	2	44,8	4	56,3	2	42,2	3	53,9	7	52,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Польный Урал, 1961	5	53,4	8	51,4	7	65,2	10	54,7	8	62,2	11	61,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Нивные р. Собн, 1960	—	—	—	—	2	62,9	7	56,7	6	63,6	5	50,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
О-на на р. Оби, 1962	—	—	19	50,4	2	59,3	30	46,9	2	63,8	4	45,9	6	49,3	6	47,2	—	—	—	—	—	—	—	—

размножении и занимаемым положением в популяции. С этой целью мы вычислили общий коэффициент корреляции между относительным весом надпочечника и размером семенника для самцов трех популяций. Во всех случаях получилась четкая отрицательная корреляция. Этот результат показался нам неожиданным. Поэтому мы решили проверить, не объясняется ли эта корреляция тем, что крупными семенниками обладают крупные животные, относительный вес надпочечника которых меньше, чем у мелких. Для решения этой задачи мы воспользовались методом частного коррелирования, где влияние веса тела исключается. Оказалось, что размеры семенников действительно связаны с размерами надпочечников отрицательной корреляцией.

При изучении внутривидовых взаимоотношений у млекопитающих и птиц было показано, что особи, занимающие доминирующее положение в популяции, характеризуются минимальными размерами надпочечников (Charles, 1964; Jenkins et al., 1965). Это помогает дать биологическую интерпретацию этой части работы: в период размножения половая активность самцов не вызывает существенного биологического напряжения животных: самцы с крупными семенниками — это самцы-доминанты, у которых, соответственно их высокому положению в системе гиперфункция надпочечников выражена слабее, чем у самцов с менее развитыми семенниками. Эта закономерность может быть использована при оценке хода размножения грызунов.

Одним из важных показателей физиологического состояния самок во время беременности является увеличение размеров печени. Печень является депо не только углеводов, но и белков, поэтому резкое увеличение размеров печени в период размножения указывает на их способность создавать в организме запас основных питательных веществ в наиболее быстро мобилизуемой форме. Наш материал (табл. 7) показывает, что относительный вес печени беременных самок полевки-экономки значительно выше, чем у самцов тех же весовых групп. (Сравнить размножающихся самок с неразмножающимися нам не представилось возможным из-за отсутствия последних в этот период года). Указанная закономерность наблюдается почти у всех групп животных. Исключение составляет популяция полевков 1958 г., где существенной разницы в размерах печени беременных самок и самцов не наблюдается. Этот год характеризуется очень высокой численностью полевки-экономки и исключительно благоприятными условиями.

В качестве меры изменчивости относительного веса печени использован коэффициент вариации. Для беременных самок 20—60 г он равен  $12,9 \pm 1,81$ , для самцов этой же группы  $19,8 \pm 1,91$  ( $t=3,09$ ). Это говорит о том, что в период размножения изменчивость относительного веса печени самок меньше, чем самцов.

Указанные особенности биологии размножения экономки позволяют ей в благоприятные годы реализовать геометрическую прогрессию размножения в течение одного сезона и достигать столь же высокой численности, что и в экологическом оптимуме вида.

### Возрастная структура популяции

Динамика возрастной структуры популяции — одно из важнейших общевидовых приспособлений животных. Особое значение она имеет в условиях Крайнего Севера. Мелкие мышевидные грызуны способны поддерживать свою численность лишь при условии реализации геометрической прогрессии размножения в течение одного сезона. В противном случае высокая индивидуальная смертность приведет к вымиранию популяций.

Изучение возрастной структуры популяции основано на возможно более точном определении возраста животных. Возраст некорнезубых полевков точно определить нельзя. Мы использовали для определения возраста следующие показатели: вес тела, скульптуру черепа, развитие вилочной железы, участие в размножении самок, вес надпочечника. Наиболее объективным показателем является скульптура черепа. По мере старения животных в межглазничной области черепа образуются два тонких сагиттальных гребня, постепенно сливающихся в один. Этот показатель был бы решающим, если бы описываемые изменения



Рост полевки-экономки в природных условиях

Время добычи	Возрастные группы	Пол	n	Вес тела, г
Март-апрель	Перезимовавшие . . . . .	♂	23	20,4 (16,5—31,8)
		♀	11	19,3 (17,9—25,7)
Май	Перезимовавшие . . . . .	♂	13	40,3 (28,7—62,0)
		♀	5	26,7 (22,0—30,1)
Июнь	Перезимовавшие . . . . .	♂	83	49,6 (27,2—92,9)
		♀	61	41,5 (22,3—62,0)
	I генерация . . . . .	♂	4	16,9 (16,1—18,1)
		♀	10	16,7 (11,6—21,2)
Июль	Перезимовавшие . . . . .	♂	30	68,8 (60,1—89,5)
		♀	15	67,2 (59,0—78,5)
	I генерация . . . . .	♂	5	56,0 (47,4—59,0)
		♀	11	52,5 (45,0—57,5)
	II генерация . . . . .	♂	18	35,6 (29,0—42,2)
		♀	6	30,5 (27,5—32,5)
III генерация . . . . .	♂	18	19,4 (11,5—25,0)	
	♀	18	19,7 (13,2—27,0)	
Август	Перезимовавшие . . . . .	♂	3	63,0 (62,3—63,1)
		♀	1	78,0 —
	I генерация . . . . .	♂	6	57,0 (52,4—61,9)
		♀	2	58,3 (56,4—60,1)
	II генерация . . . . .	♂	12	38,8 (31,6—47,5)
		♀	10	41,7 (32,3—49,7)
	III генерация . . . . .	♂	8	20,9 (19,5—24,3)
		♀	6	22,5 (19,7—26,4)
IV генерация . . . . .	♂	6	14,7 (10,8—19,4)	
	♀	6	16,5 (12,9—19,5)	
Сентябрь	Перезимовавшие . . . . .	♂	1	70,2 —
		♀	14	54,8 (35,1—75,1)
	I и II генерации . . . . .	♂	22	59,0 (40,5—73,0)
		♀	44	22,2 (12,2—32,4)
III и IV генерации . . . . .	♂	29	19,5 (14,8—31,0)	
	♀			

череп не зависели от условий жизни животных. По-видимому, это не так. Во всяком случае зимой изменение скульптуры черепа происходит крайне медленно. Даже на юге перезимовавшие зверьки в возрасте не менее 10 месяцев характеризуются черепом, почти лишенным сагиттального гребня. В летнее время развитие гребней происходит более равномерно, и молодые зверьки, родившиеся весной и осенью, отличаются от тех, что родились летом.

Высокая интенсивность размножения и особенно быстрое половое созревание приводят к усложнению возрастной структуры популяции. Массовое появление первого помета происходит в июне. Это первая генерация. В конце июня перезимовавшие животные дают второй помет, который обнаруживается в сборах в июле. Следовательно, вторая генерация — это зверьки июньского времени рождения, третья — июльская — генерация по своему происхождению значительно более сложная. Она состоит из первого помета зверьков первой генерации и третьего помета перезимовавших. Четвертая генерация рождается в августе — это второй помет от животных первой генерации. Отдельные животные оказываются беременными в сентябре. Следовательно, в популяции имеется и пятая генерация, значительно менее многочисленная, чем предыдущие. Наиболее сложная возрастная структура популяции наблюдается в июле-августе, когда еще продолжает существовать небольшое количество перезимовавших и зверьков первой генерации, а доминирующее положение постепенно переходит к молодым зверькам. С наступлением холодов возрастная структура популяции упрощается за счет отмирания животных старших возрастов. Однако, по-видимому, осенняя структура популяции северных экономок сложнее, чем у южных форм: в зиму уходят две младшие генерации, часть молодых животных при этом продолжает размножаться (молодые беременные самки — в сентябре).

Изучение возрастной структуры популяции позволяет с большой степенью достоверности судить о скорости роста *M. oe. chahlovi* в природных условиях.

Для изучения этого вопроса мы использовали следующий прием. В хорошо изученных популяциях определялась возрастная структура в отдельные месяцы. Зная время рождения отдельных генераций и их вес в последующие месяцы, нетрудно установить и примерную скорость их роста. Здесь возможны два источника ошибок. Первый — непосредственные ошибки при определении возраста. Однако при комплексном определении возраста, и главное, при постоянном наблюдении за популяцией эти ошибки не могут быть значительными. Второй возможный источник ошибок — неправильное определение рождения животных, относящихся к разным генерациям. Поэтому анализ ошибок может быть произведен только на хорошо изученных популяциях. Степень достоверности наших выводов мы оговарива-

ем в каждом отдельном случае. При определении возраста не пользовались указанные выше краниологические показатели. Важнейшие биологические особенности сезонных генераций полевки-экономки сводятся к следующему: зимнюю популяцию составляют полевки, родившиеся в конце лета и начале осени. К наступлению холодов они достигают возраста 1—2 месяцев. При весе 20—30 г. Биологически это наиболее своеобразная сезонная генерация. В течение всей зимы полевки не растут и не



развиваются. Поэтому ранней весной они находятся почти в том же физиологическом состоянии, что и перед уходом в зиму. Весной начинается интенсивный рост полевков, сопровождающийся заметным увеличением тимуса. В это же время происходит их половое созревание — животные приступают к размножению, но продолжают расти в течение всей последующей жизни. Наблюдения, проведенные на крайнем северном пределе распространения полевки-экономки (мыс Слинкина), позволяют полагать, что возобновление роста после зимнего покоя наступает раньше полового созревания. Данные, характеризующие скорость роста полевков-экономок, приведены в табл. 8. Полевки первой генерации отличаются быстрым ростом и, как указывалось, быстрым половым созреванием. В возрасте трех месяцев они по размерам догоняют перезимовавших, их рост замедляется, тимус исчезает. Вымирание животных первой генерации происходит почти одновременно с вымиранием перезимовавших. Часть особей последних генераций не отличается большим своеобразием. Можно лишь утверждать, что поскольку зверьки второй генерации в августе значительно меньше, чем зверьки первой генерации в июле, то скорость их роста несомненно меньше. Трудно сказать, продолжается ли рост этой генерации в осеннее время. Еще запутаннее скорость роста третьей генерации. Можно лишь утверждать, что растут они медленнее предыдущей, так как даже в сентябре максимальный их вес не превышает 30 г.

Разные генерации полевков характеризуются не только скоростью роста и различным участием в размножении, но и разным ходом линьки. Это особенно хорошо прослеживается осенью. В середине сентября животные старших генераций весом более 30 г уже перелиняли. Животные младших поколений в это время интенсивно линяют. Самые младшие возрастные группы еще не приступили к линьке. Четвертая и пятая генерации, а возможно и третья, меняют ювенильный волосной покров непосредственно на зимний мех.

Колебания численности полевки-экономки на Крайнем Севере столь же значительны, что и в более южных ландшафтных зонах. Важнейшим фактором резкого снижения численности являются неблагоприятные условия, складывающиеся весной. Неоднократные наблюдения показали, что даже при очень высокой численности экономки зимой весенние возвраты холодов, сопровождающиеся сильными дождями, сменяющимися резкими снижениями температуры до  $-10^{\circ}$ , приводят к катастрофическому вымиранию полевков. Ухудшение погодных условий в другое время года существенного влияния на численность экономок, по видимому, не оказывает. Известное значение могут иметь высокий паводок и разливы рек, приводящие к гибели животных. Высокая интенсивность размножения с совершенно исключительной скоростью восстанавливает численность экономки: за два года она может подняться от ничтожно малой (восприни-

маемой как полное отсутствие вида) до максимально высокой. Естественно, что столь быстрое нарастание численности возможно лишь в исключительно благоприятных условиях. В «обычных» условиях численность экономок долгие годы может держаться на «среднем» уровне. Резкое нарастание ее возможно лишь при реализации потенциальной способности к быстрому размножению. И в этом отношении решающее значение имеют весенние условия существования. В обычные годы для динамики возрастной структуры популяции полевки-экономки в условиях Севера характерно почти полное вымирание первой генерации в период бурного снеготаяния, и нарастание численности происходит относительно поздно, с началом размножения второй генерации. В благоприятные годы большая часть животных первой генерации остается в живых, численность их увеличивается в геометрической прогрессии. Участие в размножении зверьков поздних генераций усиливает этот процесс и делает нарастание численности северных экономок даже более быстрым, чем в южных ландшафтных зонах. Зимняя смертность полевков незначительна, поэтому повторение благоприятной ситуации в течение двух лет подряд приводит к массовому размножению вида, к всплеску численности. Аналогичный эффект может быть вызван очень ранним наступлением весны без возврата холодов, однако в условиях Субарктики это очень редкое явление.

Ведущее значение климатических факторов в динамике численности экономки на Севере приводит к тому, что сходные изменения численности вида происходят синхронно на громадной территории тундры, лесотундры и, по крайней мере в отдельные годы (например, в 1965 г.), частично северной тайги. Это служит косвенным, но важным свидетельством биологического единства всех субарктических популяций полевки-экономки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволяют охарактеризовать биологическое своеобразие субарктических популяций полевки-экономки. Их морфологические, морфофизиологические и экологические особенности оправдывают выделение этих популяций в четко диагностируемый подвид. При ревизии систематики вида целесообразно использовать название, данное В. Н. Скалоном (1935), — *Microtus oeconomus chahlovi*.

С таксономической точки зрения важнейшие особенности *M. oe. chahlovi* сводятся к следующему: размеры очень крупные, кондилобазальная длина черепа до 32 мм, относительная длина черепа, как правило, меньше, чем у южных форм, окраска светлее (колориметрические характеристики окраски статистически достоверно отличаются от соответствующих характеристик южных экономок). Некоторые краниологические признаки и пропорции тела определяются большей скоростью роста и крупными



размерами тела северных экономок. Важнейший в диагностике признак — длина хвоста — по крайней мере частично детерминирован фенотипически.

Морфологические различия между отдельными субарктическими популяциями существенны, но лишь в редких случаях перекрывают хронографическую изменчивость и никогда не соизмеримы с различиями между субарктическими и южными формами. Это позволяет говорить о морфологическом единстве всех субарктических популяций.

По важнейшим интерьерным особенностям, отражающим морфофизиологическое своеобразие животных, субарктические популяции от южных форм не отличаются. Это говорит о том, что микроклиматические условия обитания экономок на Крайнем Севере сглаживают общие особенности климата.

Важнейшее биологическое отличие *M. oe. chahlovi* от южных форм заключается в характере размножения. Для субарктических экономок характерна исключительно высокая плодовитость и раннее половое созревание. Особый интерес представляют данные, показывающие, что по крайней мере отдельные самки способны пройти стадию полового созревания глубокой осенью. Возможно, эта особенность северных популяций экономок является более важным приспособлением, чем высокая плодовитость, так как это увеличивает количество уходящего в зиму молодняка.

Высокая интенсивность размножения и особенно быстрое половое созревание приводят к усложнению возрастной структуры популяции субарктических экономок. Наиболее сложная возрастная структура популяций наблюдается в июле-августе, когда еще продолжает существовать небольшое количество перезимовавших зверьков и зверьков первой генерации, а доминирующее положение переходит к молодым. Непропорционально высокая смертность зверьков первой генерации существенно отличает северные популяции экономок от южных популяций этого вида и от субарктических популяций грызунов, более полно приспособленных к условиям Крайнего Севера (лемминг и полевка Миддендорфа).

Решающим фактором динамики численности полевки-экономки являются климатические условия. Ведущее значение климатических факторов приводит к тому, что сходные изменения численности вида происходят синхронно на громадной территории, охватывающей южную тундру, лесотундру и по крайней мере частично северную тайгу.

Северная граница распространения *M. oe. chahlovi* в Евразии проходит в пределах тундровой зоны, однако севернее пределов распространения древесной растительности по долинам рек экономка, по-видимому, не заходит. Южная граница практически совпадает с северной границей таежной зоны.

Важнейшей особенностью внешней среды, определившей

биологическое своеобразие северной формы экономки, является короткое и очень холодное лето, делающее необходимым использование биологической потенции вида для максимальной интенсивности размножения в короткие благоприятные периоды.

На обширной территории южной тундры и северной лесотундры экономка является доминирующим видом грызунов, нередко превышающим по численности все остальные виды, вместе взятые. Она, безусловно, является преобладающим членом прибрежных биоценозов, оказывающим большое влияние как на развитие растительности, так и на распространение мелких грызунов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барабаш-Никифоров И. И. Некоторые наблюдения над крысоголовой полевкой. — Бюлл. МОИП, 1946, т. 51, вып. 6.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Советская наука», 1944.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. Изд. 2. М., «Просвещение», 1965.
- Виноградов Б. С., Громов И. И. Грызуны фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. Млекопитающие фауны СССР, ч. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1962.
- Карасева Е. В. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков. — Вопросы экологии, т. 2. Киев, 1957.
- Карасева Е. В. Географические особенности структуры природных очагов лептоспироза (*grippytyphosa*) и ареал возбудителя. Автореф. докт. дисс. М., 1967. (Ин-т эпидемиологии и микробиологии АМН СССР).
- Карасева Е. В., Коренберг Э. И., Меркова М. А. Мелкие млекопитающие Центральной Якутии и их значение в природных очагах некоторых болезней человека. — Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 11.
- Карасева Е. В., Нарская Е. В., Бернштейн А. Д. Полевка-экономка, обитающая в окрестностях озера Неро. Ярославской области. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1957, вып. 62, № 3.
- Копени К. И. Экология популяции большой узкочерепной полевки и обско-го лемминга на Ямале. (Автореф. канд. дисс.) Свердловск, 1959.
- Кривошеев В. Г., Красильников И. Н. Об интерьерных особенностях мышевидных грызунов Якутии. — Зоол. ж., 1966, т. 45, вып. 7.
- Кротова Л. Г. Изменения надпочечников и углеводного обмена у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в весенне-летний период. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.
- Ликевичене Н. М. К распространению и экологии полевки-экономки. — Труды АН Литовской ССР, сер. Б5, 1956.
- Назарова И. В. Эколого-морфологический очерк серых полевок Волжско-Камского края. — Изв. Каз. фил. АН СССР, сер. биол. наук (зоология), 1958, вып. 6.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, 1950, т. 7.
- Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. (Автореф. канд. дисс.) Свердловск, 1964.



- Пястолова О. А. Специфические особенности возрастной структуры популяции полевки-экономки на крайнем северном пределе ее распространения.—Мат-лы совещания «Современные проблемы изучения численности популяций животных». М., 1964.
- Пястолова О. А., Добринский А. Н., Овчинникова Н. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и в условиях эксперимента.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51 (Свердловск).
- Ревин Ю. В. Видовой состав, численность и распределение по стадиям мелких млекопитающих Олекмо-Чарского нагорья.—Позвоночные животные Якутии. Якутск, 1964.
- Скалон В. Н. Новые данные о фауне млекопитающих и птиц Сибири и Дальневосточного края.—Изв. противочумного ин-та Сибири и ДВК, 1935, т. 2.
- Смирнов В. С. Полевка-экономка и красная полевка в тундре.—Труды Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1 (Тюмень).
- Смирнов В. С., Шварц С. С. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях.—Докл. АН СССР, 1957, т. 115, № 6.
- Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 18.
- Снегиревская Е. М. Наблюдения над полевкой-экономкой на островах Средней Волги.—Морфология и экология позвоночных животных. Труды Зоол. Ин-та АН СССР, 1961, т. 29.
- Теплов В. П., Теплова Е. Н. Млекопитающие Печоро-Ыльчского заповедника.—Труды Печоро-Ыльчского заповедника, вып. V. Моск. изд-во Главн. упр. по заповедникам, 1947.
- Фетисов А. С. Материалы по экологии полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) в Восточной Сибири.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1958, вып. 63, № 2.
- Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири.—Изв. АН СССР, сер. VII, 1933, № 3.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района, Костромской области в период 1930—1940 гг.—Фауна и экология грызунов. М., изд-во МОИП, 1948, вып. 3.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных.—Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике.—Труды Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1 (Тюмень).
- Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяции широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере.—Там же, 1959а.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие, т. 1.—Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 33 (Свердловск).
- Шварц С. С., Копенин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis* Pall., М., g. *major* Ogn. и их помесей.—Зоол. ж., 1960, т. 30, вып. 6.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.—Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 58.
- Askermann I. The animal rhythm of the tathy metamorphosis of the liver in the frog *Rana esculenta*.—Bull. Int. d. land polonaise, 1949, v. 11, N 1—3.

- Charles H. *Peromyscus leucopus* an interesting subject for studies of socially induced stress responses.—Sci., 1964, v. 143, N 3601.
- Fabry P. Studies on the adaptation of metabolism. I. On the glycogen reserves in the liver of rats, accustomed to interrupted starvation.—Physiol. Bohemoslovenika, 1955, v. 4.
- Fabry P., Hruza Z. Studies on the adaptation of metabolism. Adaptation of glycogenesis in animals accustomed to intermitted starvation.—Physiol. Bohemoslovenika, 1956, v. 5.
- Jenkins D., Watson A., Miller G. R., Raczzi N., Parr R. A., Cumming R., Moos R., Johnstone G. W. Nature concervancy unit of gruse and Moorland ecology.—Eleventh progress report, Kingdineshire, 1965.
- Pruitt W. O. Ecology Terrestrial Mammals. Newfoundland (Canada), 1966.
- Rausch R. On the Land Mammals of St. Lawrence Island, Alaska.—The Murrelet, 1953, v. 34, N 2.
- Tast I. The Root Vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an inhabitant of seasonally flooded land.—Ann. Zool. Fenn., 1966, v. 3.
- Windle P. Physiology of the foetus. London, 1940.



## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . . . . .	3
Н. С. Гашев. Северная пищуха . . . . .	4
В. Н. Павлинин. Заяц-беляк <i>Lepus timidus</i> L. (1758) . . . . .	75
С. С. Шварц, О. А. Пястолова. Полевка Миддендорфа . . . . .	108
О. А. Пястолова. Полевка-экономка . . . . .	127

## Вниманию читателей!

Вышла из печати книга  
Института экологии растений и животных УФАН СССР

**С. С. ШВАРЦ, В. Г. ИЩЕНКО.**

### ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

Том III. Земноводные. 3,75 п. л. Цена 41 коп.

Приводятся результаты многолетних полевых исследований в районах Полярного Урала и Южного Ямала. Рассмотрены специфические особенности северных амфибий, связанные с питанием, размножением и скоростью роста в условиях короткого вегетационного периода.

Особое внимание обращено на морфофизиологические особенности (размеры сердца и почек), связанные с общим уровнем метаболизма, и общие закономерности приспособления земноводных к субарктическим условиям.

Книга рассчитана на зоологов всех специальностей, в особенности на экологов.

Вы можете заказать и ранее вышедшие книги:

1. Вып. 38. Сб. статей. Экология позвоночных животных Крайнего Севера. 1965. 194 стр. Цена 1 руб.
2. Вып. 51. Сб. статей. Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. 1966. 128 стр. Цена 63 коп.
3. С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных. 1968. 386 стр. Цена 2 р. 46 коп.

Заявки просим направлять по адресу:

Свердловск, 8, ул. 8 Марта, 202, Институт экологии  
растений и животных.



**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЯМАЛА  
И ПОЛЯРНОГО УРАЛА**

Труды Института экологии растений и животных  
Уральского научного центра АН СССР, вып. 80.

РИСО УНЦ АН СССР,  
Г. СВЕРДЛОВСК, К-49,  
ПЕРВОМАЙСКАЯ, 91

Редактор изд-ва Р. Б. Гилюва  
Художник А. А. Лебедев  
Техн. редактор Н. Р. Рабинович  
Корректоры М. И. Зубринская, Н. Д. Махнева

---

РИСО УНЦ АН СССР № 489—24 (70). НС 20967. Подписано в печать 20/V 1971 г.  
Печ. л. 9,5. Уч.-изд. л. 9,9. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Заказ 497. Тираж 1100. Цена 99 коп.

---

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



Цена 99 коп.