

**Животный мир горных территорий.** М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. 528 с.

В сборнике представлены материалы докладов, заслушанных на международной конференции, которая состоялась 24–29 августа 2009 г. в Институте экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик) при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Териологического общества при РАН. Представленные работы отражают различные аспекты экологии, морфологии, систематики, эволюции, охраны и рационального использования животного мира горных территорий.

Для зоологов, почвоведов, экологов, специалистов по охране природы.

Ответственные редакторы:

В.В. Рожнов, Ф.А. Темботова, В.И. Ланцов, К.Г. Михайлов

Конференция поддержана ОБН РАН,  
Программой ОБН РАН «Биологические ресурсы России:  
фундаментальные основы рационального использования»  
и Российским фондом фундаментальных исследований  
(грант № 09-04-06071 г)

УДК 599.323.4-147.14:591.152

## Краниометрическая изменчивость красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) Печоро-Илычского заповедника в высотном градиенте

А.В. Бобрецов

Печоро-Илычский государственный природный заповедник, Якша  
pechilzap@mail.ru

В отношении краниометрической изменчивости равнинных и горных популяций полевок существуют противоречивые данные. По мнению одних отличия размеров черепа красной полевки из разных географических пунктов очень малы, а их изменчивость обнаруживает довольно мозаичную картину (Россолимо, 1962; Громов, Поляков, 1977). Большое сходство по всем основным морфологическим признакам между животными данного вида, населяющими горные леса Урала и прилегающие равнины, выявил также В.Н. Большаков (1972).

Другие авторы приводят данные об изменении размеров полевок с высотой местности, но при этом имеются сведения, как об уменьшении, так и об увеличении размеров черепа для разных видов полевок. Так, в Польше горы по сравнению с равниной населяют более крупные особи рыжей полевки и полевой мыши (Haitlinger, 1970). Рыжие полевки Урала также имеют более крупный череп, чем полевки европейской части России (Европейская рыжая полевка, 1981). В Центральной Европе отмечено уменьшение размеров рыжей полевки с высотой (Claude, 1970). В Норвегии размеры черепа этого вида увеличиваются до определенной высоты, а затем уменьшаются (Otto, 1978).

В некоторых работах указывается, что разные виды противоположным образом реагируют на градиент высоты. Если у водяной полевки краниометрические признаки по мере продвижения в горы уменьшаются, то у узкочерепной, напротив, растут (Дупал, Фалеев, 1990). Все это определяет интерес к сравнительному анализу изменчивости равнинных и горных популяций широко распространенных видов, к которым относится и красная полевка. По этому виду такого рода работ очень мало. Да и в них зачастую сравниваются выборки животных, удаленные друг от друга на большие расстояния. В этом случае межпопуляционная дифференциация вида в большей степени может определяться изоляцией расстоянием. Чтобы избежать влияния этого фактора в данной работе сравниваются выборки красной полевки, собранные из пунктов расположенных на одной широте в непосредственной близости друг от друга.

Использована коллекция черепов красной полевки из разных ландшафтных районов Печоро-Илычского заповедника: восточная часть Русской равнины – 62 экз. (150 м над уровнем моря), предгорья Северного Урала – 117 экз. (230 м), западный макросклон Северного Урала (горная тайга) – 119 экз. (700 м). Расстояние между крайними пунктами, из которых анализируется материал, составляет 125 км, перепад высот – 550 м.

В анализ включены признаки, традиционно используемые в популяционно-морфологических работах (рис. 1): 1) общая длина черепа (ОДЧ); 2) кондилло-базальная длина черепа (КБД); 3) основная длина черепа (ОСД); 4) скуловая ширина (СШ); 5) межглазничная ширина (МГШ); 6) ширина роострума (ШР); 7) длина носовых костей (ДНК); 8) длина лицевой части (ДЛЧ); 9) длина твердого неба (ДТН); 10) длина верхней диастемы (ДВД); 11) длина верхнего ряда коренных зубов (ДВКЗ); 12) длина резцового отверстия (ДРО); 13) ширина между верхними рядами коренных зубов (ШВКЗ); 14) наибольшая ширина черепа (ШЧ); 15) мастиодная ширина черепа (МШЧ); 16) высота черепа (ВЧ); 17) длина нижней челюсти от заднего края альвеолы резца до конца углового отростка (ДНЧ); 18) длина нижней челюсти от передней части альвеолы резца до вершины сочленовного отростка (РСО); 19) длина нижней диастемы (ДНД); 20) длина нижнего ряда коренных зубов (ДНКЗ); 21) высота нижней челюсти (ВНЧ); 22) минимальная ширина восходящей ветви нижней челюсти (ШВВ); 23) расстояние от вершины резца до верхнего края первого коренного зуба (РПК); 24) длина сочленовного отростка (ДСО); 25) высота основания нижней челюсти (ВОНЧ). Для исключения возрастной изменчивости промеры проводились на черепах только перезимовавших особей.

Различия между выборками оценивались как по отдельным признакам, так и по их комплексу. В первом случае применялся однофакторный дисперсионный анализ, в результате которого оценивалась достоверность различий групповых средних. Затем при помощи критерия Тьюки проверялись различия средних показателей отдельных признаков между выбор-

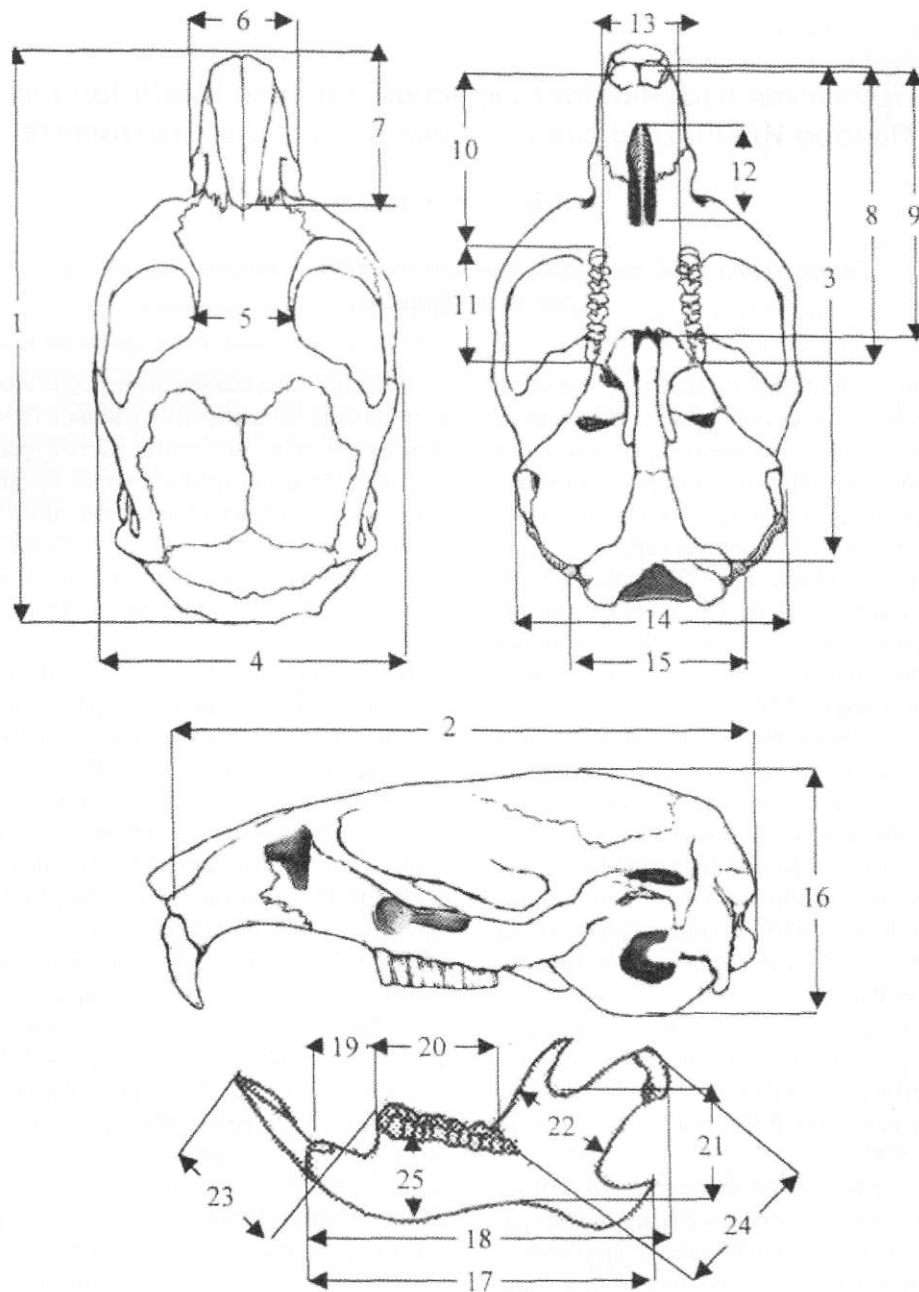


Рис.1. Схема измерений черепа красной полевки. Обозначения 1-25 см. в тексте.

ками. Во втором случае использовали дискриминантный канонический анализ, реализованный в пакете Statistica for Windows (версия 6.0). О достоверности различий судили по квадрату расстояния Махаланобиса.

Считается, что половой диморфизм в размерах черепа перезимовавших красных полевок практически отсутствует (Большаков, Шварц, 1962; Россолимо, 1962; Ильенко, 1968), поэтому данные по самцам и самкам обычно объединяют. Однако в

ряде случаев были найдены достоверные половые различия. Например, на Южном Урале самцы отличаются от самок по четырем из шести изученных краниологических признаков, среди которых скуловая ширина, высота черепа, длина лицевой части и длина зубного ряда (Садыков, Лукьянов, 1992).

Половой диморфизм у красной полевки Печоро-Ильчского заповедника отмечен во всех ее ландшафтных группировках (табл. 1). При этом различия в раз-

Таблица 1. Достоверность различий по отдельным признакам между самцами и самками красной полевки в разных ландшафтных районах заповедника.

Признак	Равнина		Предгорья		Горы	
	t-критерий	p-уровень	t-критерий	p-уровень	t-критерий	p-уровень
ОДЧ	-0,480	0,633	-0,659	0,511	-2,933	0,004
КБД	-0,750	0,456	-0,850	0,397	-2,980	0,004
ОСД	-1,052	0,297	-0,190	0,850	-2,847	0,005
СШ	2,801	0,007	3,042	0,003	2,984	0,003
МГШ	1,115	0,269	1,923	0,057	-1,892	0,061
ШР	-2,116	0,039	-2,461	0,015	-3,763	0,000
ДНК	-2,107	0,039	-0,155	0,877	-2,073	0,040
ДЛЧ	-2,455	0,017	-3,232	0,002	-5,233	0,000
ДТН	-1,012	0,316	-1,950	0,054	-2,172	0,032
ДВД	-0,171	0,865	-0,199	0,842	-2,005	0,047
ДВКЗ	-2,345	0,022	-3,504	0,001	-3,408	0,001
ДРО	-2,138	0,037	-0,708	0,481	-1,863	0,065
ШВКЗ	-0,707	0,482	0,604	0,547	-2,003	0,047
ШЧ	1,167	0,248	1,134	0,259	-0,973	0,333
МШЧ	-0,011	0,991	-0,661	0,510	-1,630	0,106
ВЧ	0,060	0,952	1,494	0,138	-0,882	0,380
ДНЧ	0,954	0,344	0,342	0,733	-3,128	0,002
РСО	-2,671	0,010	-3,842	0,000	-5,214	0,000
ДНД	0,193	0,847	-0,714	0,477	-2,139	0,035
ДНКЗ	-0,745	0,459	-1,230	0,221	-1,025	0,308
ВНЧ	-0,370	0,713	-1,519	0,132	-2,224	0,028
ШВВ	-0,995	0,324	0,719	0,474	-3,196	0,002
РРК	-0,295	0,769	0,440	0,777	-2,443	0,016
ДСО	-2,691	0,009	-3,383	0,001	-3,167	0,002
ВОНЧ	-0,245	0,807	-0,583	0,561	-1,982	0,050

Примечание. Темным цветом выделены значимые признаки.

мерах черепа у животных равнинного и предгорного районов выражены по 6-8 признакам, а в горах – по 19 признакам. Общими для всех районов являются СШ, ШР, ДЛЧ, ДВКЗ, РСО, ДСО. Самцы превосходили самок только по одному промеру (скуловой ширине), по всем другим они уступали по размерам самкам. Подобные различия описаны и для южноуральской популяции красной полевки (Садыков, Лукьянов, 1992). Самки горного района заповедника достоверно крупнее самцов практически по всем значимым признакам. Поэтому дальнейший анализ ландшафтной изменчивости проводится отдельно для разных половых групп.

Средние показатели размеров черепа полевок Печоро-Илычского заповедника приведены в табл. 2. Дисперсионный анализ выявил достоверные различия между животными разных ландшафтных районов. Значения большинства признаков демонстрируют увеличение от равнины к горам. Однако достоверные отличия найдены по 10 признакам у самцов и по 13 признакам у самок. Общими для них являются КБД, ОСД, ДЛЧ, ВЧ, ДНК, МШЧ и ДНЧ. У самок к значимым призна-

кам относятся также ОДЧ, МГШ, ДВД, ШЧ, ДНД и РРК, а у самцов ДВКЗ. Мозаичная (неопределенная) изменчивость наблюдается лишь по небольшому числу признаков (ДРО, ШВК, РСО, ДНКЗ).

О.Л. Россолимо (1962), сравнивая равнинные и горные популяции красной полевки по кондилобазальной длине, нашла, что разница размеров составляет 0,37 мм и это не может быть истолковано как реальное различие. Следует отметить, что в ее работе некоторые выборки были сформированы из серии черепов животных, собранных с обширной территории, что, безусловно, сказалось на выравнивании полученных данных. На относительно небольшой территории как Печоро-Илычский заповедник подобные различия между полевыми равнинного и горного районов заповедника достигают 0,49 мм для самцов и 0,61 мм для самок, и они высоко значимы ( $p < 0,001$ ).

Увеличение показателей размеров черепа от равнины к горам имеет определенную специфику (рис. 2). У одних признаков они относительно равномерно возрастают в данном направлении (КБД, МШЧ), у других мало отличаются между двумя соседними

Таблица 2. Средние значения краниометрических признаков красной полевки разных ландшафтных районов Печоро-Ильчского заповедника.

Признаки	Самцы			Самки		
	Равнина (n = 38)	Предгорья (n = 78)	Горы (n = 56)	Равнина (n = 24)	Предгорья (n = 39)	Горы (n = 63)
ОДЧ	24,56 ± 0,10	24,60 ± 0,05	24,77 ± 0,05	24,64 ± 0,13	24,66 ± 0,08	25,01 ± 0,06
КБД	24,17 ± 0,09	24,37 ± 0,06	24,66 ± 0,05	24,28 ± 0,12	24,46 ± 0,08	24,89 ± 0,06
ОСД	21,20 ± 0,08	21,41 ± 0,06	21,62 ± 0,05	21,35 ± 0,13	21,43 ± 0,07	21,83 ± 0,06
СШ	13,72 ± 0,06	13,83 ± 0,04	13,80 ± 0,03	13,46 ± 0,08	13,61 ± 0,05	13,66 ± 0,03
МГШ	3,99 ± 0,02	4,03 ± 0,01	4,02 ± 0,01	3,95 ± 0,02	3,98 ± 0,02	4,06 ± 0,02
ШР	3,92 ± 0,03	4,02 ± 0,02	4,06 ± 0,02	4,00 ± 0,03	4,08 ± 0,02	4,15 ± 0,02
ДНК	6,98 ± 0,04	7,31 ± 0,03	7,40 ± 0,04	7,13 ± 0,06	7,32 ± 0,05	7,51 ± 0,04
ДЛЧ	13,53 ± 0,05	13,58 ± 0,04	13,81 ± 0,03	13,74 ± 0,07	13,78 ± 0,04	14,07 ± 0,04
ДТН	11,07 ± 0,05	11,15 ± 0,04	11,29 ± 0,03	11,16 ± 0,07	11,26 ± 0,04	11,40 ± 0,04
ДВД	7,73 ± 0,04	7,78 ± 0,03	7,86 ± 0,03	7,75 ± 0,05	7,79 ± 0,03	7,95 ± 0,03
ДВКЗ	4,70 ± 0,03	4,69 ± 0,02	4,81 ± 0,02	4,83 ± 0,04	4,83 ± 0,03	4,92 ± 0,02
ДРО	5,16 ± 0,05	5,27 ± 0,03	5,33 ± 0,02	5,29 ± 0,03	5,29 ± 0,03	5,39 ± 0,02
ШВКЗ	2,58 ± 0,02	2,66 ± 0,01	2,60 ± 0,02	2,60 ± 0,02	2,64 ± 0,01	2,65 ± 0,02
ШЧ	11,77 ± 0,04	11,81 ± 0,03	11,89 ± 0,03	11,68 ± 0,06	11,75 ± 0,04	11,93 ± 0,03
МШЧ	7,84 ± 0,03	7,95 ± 0,03	8,07 ± 0,02	7,84 ± 0,05	7,98 ± 0,04	8,13 ± 0,03
ВЧ	9,24 ± 0,05	9,52 ± 0,03	9,54 ± 0,03	9,24 ± 0,05	9,45 ± 0,04	9,57 ± 0,02
ДНЧ	13,70 ± 0,06	13,73 ± 0,04	13,91 ± 0,04	13,59 ± 0,10	13,71 ± 0,06	14,12 ± 0,05
РСО	14,13 ± 0,06	14,15 ± 0,04	14,29 ± 0,04	14,38 ± 0,07	14,38 ± 0,05	14,61 ± 0,05
ДНД	4,10 ± 0,03	4,10 ± 0,02	4,17 ± 0,02	4,09 ± 0,03	4,12 ± 0,03	4,23 ± 0,02
ДНКЗ	4,61 ± 0,03	4,59 ± 0,02	4,68 ± 0,02	4,65 ± 0,04	4,63 ± 0,02	4,71 ± 0,02
ВНЧ	4,04 ± 0,03	4,05 ± 0,02	4,03 ± 0,03	4,06 ± 0,04	4,11 ± 0,03	4,10 ± 0,02
ШВВ	3,41 ± 0,03	3,47 ± 0,02	3,42 ± 0,02	3,45 ± 0,03	3,45 ± 0,03	3,52 ± 0,02
РРК	6,92 ± 0,04	6,98 ± 0,02	7,07 ± 0,03	6,94 ± 0,05	6,97 ± 0,04	7,18 ± 0,03
ДСО	6,42 ± 0,03	6,42 ± 0,02	6,50 ± 0,03	6,57 ± 0,05	6,57 ± 0,04	6,64 ± 0,03
ВОНЧ	2,70 ± 0,02	2,68 ± 0,02	2,66 ± 0,01	2,71 ± 0,02	2,70 ± 0,02	2,70 ± 0,02

районами и достоверно от третьего. В последнем случае возможны два варианта. В первом случае значимое увеличение размеров черепа происходит от равнины к предгорьям и горам (ДНК), во втором – от равнины и предгорий к горам (ДЛЧ).

Дискриминантный анализ выявил достоверные различия между всеми ландшафтными группировками, как самцов, так и самок красной полевки (рис. 3). По первой дискриминантной функции, на которую приходится 67% всей изменчивости, дифференцированы горные и предгорные животные от равнинных. Наибольший вклад в это обособление дали признаки ОДЧ, КБД и ДНК. Их размеры увеличиваются в высотном градиенте. По второй дискриминантной оси происходит частичное разделение предгорных и горных полевок. В этом случае максимальный вклад принадлежит ШВВ, ВНЧ и ДНКЗ. Квадрат расстояния Махаланобиса между выборками из горного и предгорного районов составил 3,98, тогда как между выборками из горного и равнинного районов – 11,69, что свидетельствует о близости по размерам черепа горных и предгорных животных и их обособлении от равнинных.

Во многих работах показано, что по мере увеличения экстремальности условий происходит направленное изменение морфооблика грызунов, выражающееся в более мелких размерах черепа, но большей межглазничной ширины и ширины черепа (Дупал, 2000; Васильев и др., 2003 и др.). Это обусловлено высокой скоростью роста животных северных и горных популяций (Шварц, 1980). В Печоро-Ильчском заповеднике кондилобазальная длина и межглазничная ширина (у самок) черепа красной полевки в горах достоверно больше, чем у полевок предгорий и равнины.

Такое увеличение размеров можно объяснить совокупным влиянием разных факторов. Средняя годовая температура воздуха в горах на 3°C меньше, чем в равнинной части заповедника. Поэтому ее влияние на морфооблик животных (согласно правилу Бергмана) вполне возможно. Нельзя исключить и опосредованного воздействия этого фактора. В горах за счет смещения сроков весеннего размножения (на 15-20 дней позже) развитие особей в ранний период постэмбрионального онтогенеза проходит в более оптимальных условиях, чем на равнине. Вместе с тем,

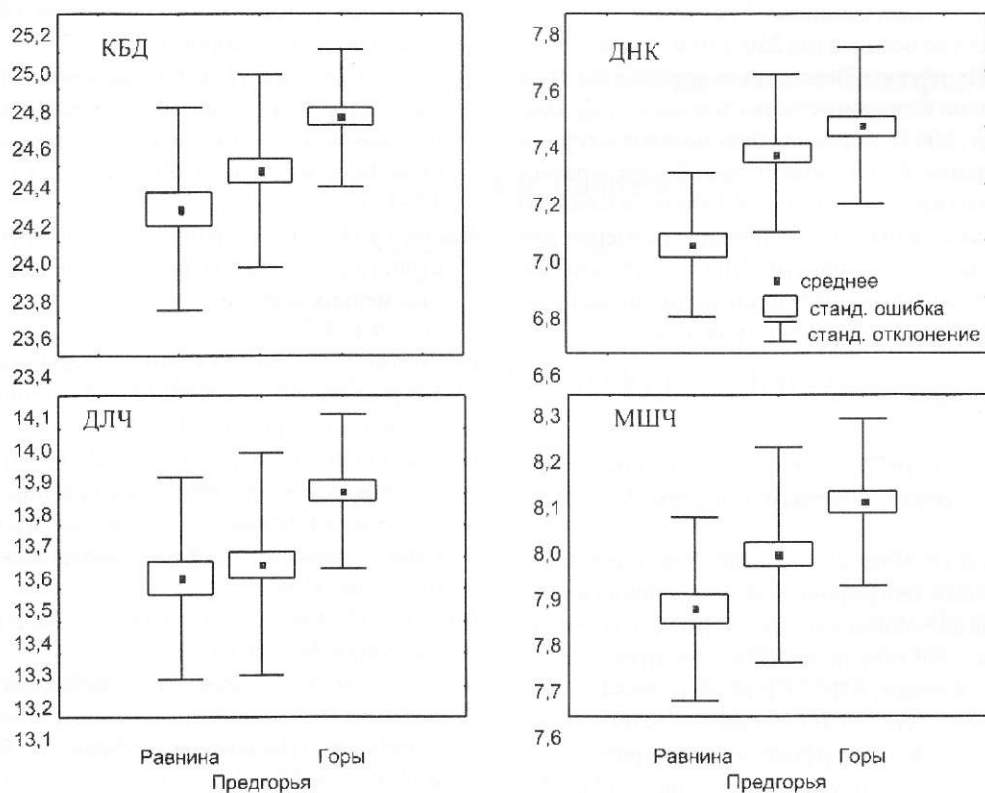


Рис. 2. Изменчивость некоторых размеров черепа самцов красной полевки в высотном градиенте.

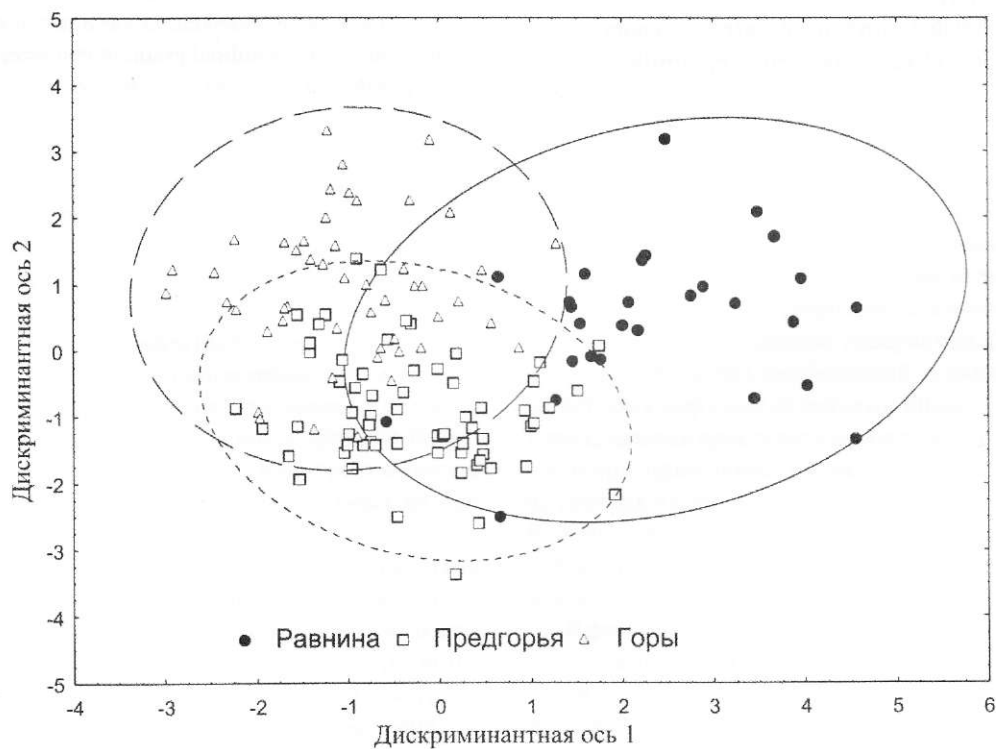


Рис. 3. Расположение ландшафтных группировок красной полевки на плоскости первых двух дискриминантных осей.

на западных склонах Северного Урала выпадает большое количество осадков (на 250-270 мм больше чем на равнине). Их интенсивность по некоторым данным положительно коррелирует с ростом животных (Васильев и др., 2003). Кормовая база полевков в горной полидоминантной тайге значительно богаче и разнообразнее, чем в равнинных лесах. Обилие и качество ресурсов также влияет на увеличение размеров животных. Критерием комфортности условий является численность животных. В горной части заповедника она в четыре раза выше, чем на равнине.

## Литература

- Большаков В.Н.*, 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Большаков В.Н., Шварц С.С.*, 1962. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере рода *Clethrionomys*) // Тр. Института биол. Уральск. филиала АН СССР. № 29. С. 29-44.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др.*, 2003. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я.*, 1977. Полевки (*Microtinae*) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Дупал Т.А.*, 2000. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus (Stenocranium) gregalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 79. №. 7. С. 851-858.
- Дупал Т.А., Фалеев В.И.*, 1990. Различия в путях адаптации к горным условиям у двух равнинных видов полевков по краниометрическим признакам // 5-й съезд Всесоюз. териол. общества: Тез. докл. М. С. 179-180.
- Ильенко А.И.*, 1968. Влияние загрязнения участка местности стронцием-90 на изменчивость в популяции мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 9. С. 1370-1977.
- Россолимо О.Л.*, 1962. О внутривидовой изменчивости красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 3. С. 443-454.
- Садыков О.Ф., Лукьянов О.А.*, 1992. Экология и морфологическая изменчивость красной и рыжей полевков на Южном Урале // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, Урал. отделение. С. 90-99.
- Шварц С.С.*, 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Claude C.*, 1970. Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Rotelmaus (*Clethrionomys glareolus*) auf Verschiedenen Hohenstufen der Schweiz // Rev. Suisse zool. Т. 77. F. 28. P. 435-480.
- Haitlinger R.*, 1970. Morphological characters of mountain populations of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) and *Apodemus agrarius* (Pallas, 1773) // Acta theriol. V. 15. P. 269-282.
- Otto C.*, 1978. Size and skeletal variation in male bank vole along an altitudinal gradient in western Norway // Acta theriol. V. 23. № 25. P. 391-399.