



Per. A-1169
TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI
TOIMETISED

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ

ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS

769

MATERJALE EESTI IMETAJATE
UURIMISEST

К ИЗУЧЕНИЮ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ЭСТОНИИ

Töid zooloogia alalt

Труды по зоологии

XV



TARTU 1987

XVI
kass
Poh
A-

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS
ALUSTATUD 1893.a. VIHK 769 ВЫПУСК ОСНОВАНЫ В 1893.г

MATERJALE EESTI IMETAJATE
UURIMISEST
К ИЗУЧЕНИЮ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ЭСТОНИИ

Töid zooloogia alalt
Труды по зоологии

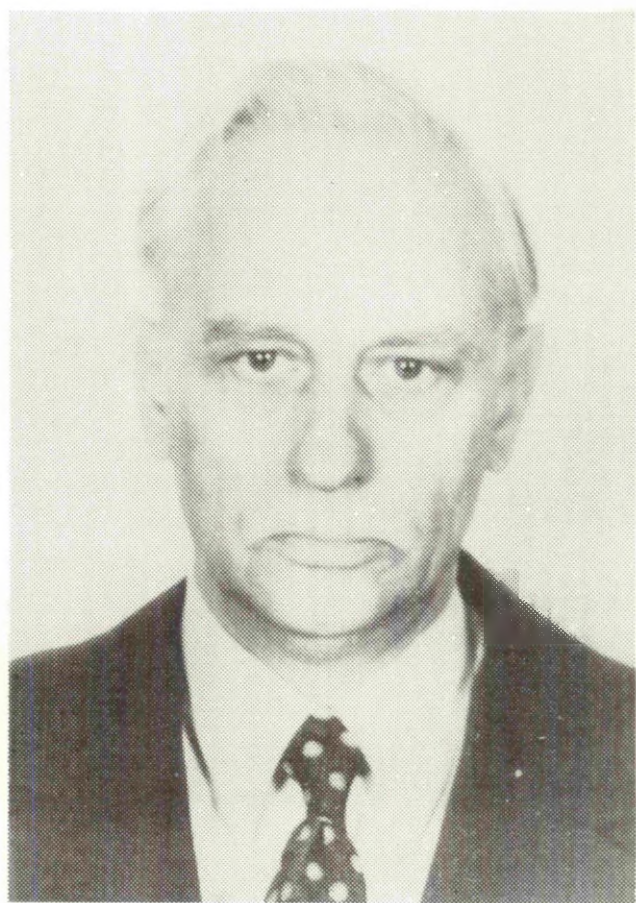
XV

TARTU 1987

Редакционная коллегия: Ю. Ристкок, Т. Саат, А. Кирик

Сборник посвящен памяти заведующего кафедрой зоологии ТГУ (1959-1984), известного териолога профессора Х.И. Линга. Книга содержит статьи его учеников - Я. Кийли, А. Кирик, С. Куузе, У. Лекк, Э. Лийва, М. Мазинг и Ю. Тыннисон, в которых освещены вопросы систематики бурозубок, экологии рукокрылых, рыжей полевки, лося и косули в Эстонии.

11 а.



О ПОНЯТИИ ПОПУЛЯЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ Янус КИЙЛИ

Объектом исследований в популяционной экологии млекопитающих является популяция, ее функционирование в конкретной экологической ситуации. Для популяционистов-генетиков популяция - это панмиктическая единица, т.н. мендельская популяция /Айала, 1984; Ли, 1978/, которую иногда /Пианка, 1981/ отождествляют с демом /Gilmour, Gregor, 1939/. Мендельская популяция представляет собой более или менее гомогенную совокупность генетически однородных особей на какой-то территории, которая характеризуется действием закона Харди-Вайнберга и отсутствием естественного отбора, мутаций и миграции, и где численность стабильно очень высокая, в статистическом смысле бесконечная /Мина, 1979; Teinberg, 1978/. Генетические популяции различают по уровню панмиксии, т.е. частота скрещиваний между членами одной популяции должна быть гораздо больше, чем между членами разных популяций /Гиляров, 1954/. Природные популяции считают /Ли, 1978/ в отличие от особей "практически бессмертными"; они охватывают или обширную, или ограниченную территорию. Столь обширные популяции обычно не являются панмиктическими, они состоят из исторически сложившихся полуизолированных субпопуляций /Алтухов, 1983/, между которыми происходит обмен генетического материала. Данная ситуация хорошо описывается т.н. островной моделью: (1) весь ареал вида распадается на ряд панмиктических субпопуляций, которые между собой связаны обменом ген, происходящим с одинаковой интенсивностью; (2) существует большая панмиктическая популяция ("материк") и она окружена изолированными, генетически дифференцированными колониями ("островами").

Для систематики популяция - это прежде всего территориальная единица, которая ввиду многообразия условий окружающей среды имеет подразделения с разным временем существования. Последние уравнивают реакцию популяции как целой на условия окружающей среды.

Много дискуссий /Наумов, 1967, 1970, 1971; Шварц, 1967; Виллов, 1982, 1984/ вызывает распознавание популяции и ее территориальных подразделений. Бессомненно, популяция имеет оп-

ределенную территорию, но проблема заключается в разграничении этой территории. Предложено несколько критериев: (1) ландшафтные факторы, природные препятствия (острова, широкая река, море, горы и т.д.) /Айунц, 1983/; (2) допуская возможность точного разграничения природных сообществ, предлагают /Флинт, 1977; Шварц, 1960/ связывать границы популяции с границами биогеоценозов и их отдельных частей при условии, что в них создаются предпосылки для формирования поселений, имеющих определенную самостоятельность и специфические особенности; (3) популяцию (или ее подсистему) можно разграничить по типу динамики численности /Ефимов, Галактионов, 1983; Опарин, 1981; Пантелеев, 1968; Филонов, 1977; Шварц, 1974; Эйгелис и др., 1982/, но в таком случае, по Х. Лингу /Ling, 1977/, мы не различаем ни популяции, ни ее подчастей, а территорию, где в данный период факторы окружающей среды действовали в одном направлении и с одинаковой интенсивностью. Н.П. Наумов /1945/ считает, что "параллелизм изменений динамики численности... в разных зонах ареала... заключается в постепенной утере устойчивости населения от оптимума к пессимуму. Одновременно... падает значение факторов автоматического регулирования в механизмах динамики численности, и последняя начинает управляться внешними факторами." Очевидно, не напрасно П.Б. Юргенсон /1973/ снова использовал понятие "область сходственной благоприятности среды", под которым понимают территорию, на которой происходят однонаправленные изменения важнейших условий, определяющих численность популяции.

Некоторые авторы /Айала, 1984; Васильев, 1983; Наумов, 1967, 1970; Подиванов, 1984; Широв, 1977/ подчеркивают невозможность точного обособления и четкого разграничения отдельных популяций из-за непрерывности изменения условий окружающей среды, дисперсии определенных возрастных групп и взаимоотношений животных. Влияние условий окружающей среды имеет на больших территориях одно и то же направление, но разную интенсивность. Образовавшийся градиент определяет пригодность разных биотопов и тем самым степень агрегированности размещения. Территории, подходящие для жизни данного конкретного вида, сменяются менее пригодными или совсем неподходящими участками, создавая таким образом предпосылку для образования агрегативного размещения. Перемещения животных гарантируют взаимосвязанность возможных пятен-группировок. Пока дисперсия не превышает критический уровень, определенный

плотность населения /Beacham, 1980; Butler, 1980/, формируются стабильное размещение особей и территориальных группировок вначале в гомогенной среде и граница превращается в переходную зону /Наумов, 1970/. Дисперсия выше критического уровня ведет к интенсивному обмену особями и исчезновению локальных структурных различий. При наличии широких внутри- и межпопуляционных обменов достигается высокая степень гетерозиготности, создающая надежный генетический гомеостаз популяции /Дубинин, 1966; Кайданов, Новиков, 1975/.

Поведение животных и их сопряженность тоже оказывают свое влияние на образование и состав таких территориальных группировок. Территориальная структура популяции является не только статической системой закономерного размещения особей на территории, но одновременно и динамической системой взаимоотношений /Шилов, 1977/. Если популяция занимает несколько местообитаний различного качества, то территориальное поведение может не только замедлить рост численности, но и привести популяцию в состояние устойчивого равновесия со средой /Cooper, 1981/. Интеракции между животными достигают как полной отрицательной, как и совершенно положительной корреляции. В последнем случае может существовать отчетливо выраженная пятнистость, которая образовывается и в экологически гомогенной среде.

Непрерывность факторов окружающей среды, дисперсия определенных возрастных групп и взаимоотношения животных формируют своего рода пространственный континуум особей и их территориальных группировок. Мера пространственной открытости-закрытости популяции меняется во времени и пространстве. Между участками, относительно гомогенными по структуре, амплитуде колебаний численности и характеру связи со средой, остаются переходные зоны, которые в зависимости от конкретных условий окружающей среды, структуры и истории формирования данной популяции, а также от интенсивности дисперсии могут быть как узкими, так и широкими и плавными, как непрерывными, так и мозаичными. Территории с высокой плотностью населения чередуются менее заселенными или совсем пустыми (незаселенными) участками.

Популяцию можно рассматривать как часть экосистемы, как экологическую систему /Andrzejewski, 1977/. Генетическая изоляция особей и специфика экологических отношений дает возможность рассматривать популяцию в виде структурно и функционально упорядоченной полукрытой системы, т.н. диссипа-

тивной системы /Николис, Пригожин, 1979/. Поведение популяции, состоящей из подсистем разного уровня (особи и их группы разной величины и композиции), зависит от интенсивности процессов, определяемых структурой популяции (рождаемость - смертность), от миграции, величины популяции (площадь территории и число особей) и окружающей среды. Эти группировки представляют собой структурно-функциональные единицы популяции, адаптирующие популяцию к динамичным условиям существования /Шилов, 1977; 1984/. Обычно с увеличением числа субпопуляций растет и жизнеспособность популяции /Домбровский, 1985/.

Популяция функционирует в непрерывно меняющейся среде, которая вызывает флуктуации большей или меньшей амплитуды и пространственного охвата. Эти флуктуации связаны как структурой, так и функционированием популяции (как системы) /Николис, Пригожин, 1979/. Флуктуации характеризуются следующими показателями /Баевский, 1976/: (1) период колебаний численности связан со структурным уровнем популяции - чем ниже структурированность, тем чаще наблюдаются флуктуации; (2) амплитуда колебаний отражает функциональные резервы популяции. У популяции со сложной структурой амплитуда флуктуации имеет меньший размах, и внутренние защитные механизмы могут привести популяцию в исходное состояние.

Степень структурно-функциональной организованности отличает популяции от случайных совокупностей особей. Популяция как целостная система характеризуется /Голубец, 1982/ большим количеством особей, относительной целостностью (способностью саморегуляции численности), уровнем своей стабильности и эволюционной пластичностью. Связи между членами популяции гарантируют ее нормальную половую и возрастную структуру.

Популяции являются стохастическими системами, состоящими из многих сходных взаимно заменимых элементов (особей), между которыми имеются вероятностные связи. Слабые межэлементные связи способствуют изменению их количественных отношений в популяции в выгодном направлении и повышают, таким образом, функциональную стабильность популяции как целого, ее способность противостоять колебаниям окружающей среды. Саморегуляция популяции - это статистический процесс: одновременно на популяцию воздействует очень много факторов, наиболее конкретные из которых доминируют в определенной фазе динамики численности, придавая, таким образом, случайному

процессу конкретное направление.

Формирование популяции можно описать как самоорганизацию. Пусть на какой-то территории будут у нас территориальные группировки, состоящие из определенного числа особей. Территории, охватываемые ими, в сравнении с популяцией как целой, — небольших размеров и эти группировки сохраняются только за счет мигрантов. Изменения условий окружающей среды вызывают изменения структуры и величины подобных группировок — они как осцилляторы, взаимная сопряженность которых в зависимости от параметров (количество и состав членов-особей, размер охватываемой территории) и функционального состояния системы может быть следующей: (1) синхронность на высоких частотах — максимальные размеры (численность и территория) определяются сходными факторами; (2) увеличение или уменьшение амплитуды колебаний размеров нескольких или всех группировок в связи с межосцилляторной сопряженностью — численность определяется сходными факторами.

В зависимости от синхронности колебаний, вызываемых внешними факторами среды и внутренними свойственными системе причинами, может возникнуть /Николис, Пригожин, 1979/ (1) ведущий центр — группировка, динамика численности которой направляет изменение величины других группировок; (2) локализация фаз — в группировках на определенных участках наблюдается пик численности, в других — минимум; (3) разность фаз между структурой группировки и изменениями среды — влияние условий окружающей среды проявляется с определенным запазданием; (4) колебания со свободно меняющейся разностью фаз. Но если размеры подсистем превышают определенный уровень и дисперсия вместе с условиями окружающей среды обеспечивает синхронную работу осцилляторов, то определенное количество бывших относительно изолированных территориальных группировок может объединиться и образовать общую территорию с относительно стабильной численностью. В сравнении с первоначальными группировками организованность новой системы выше за счет более сложной пространственно-временной структуры и высокой функциональной степени /Куницкий-Голдфингер, 1978/. При наличии нескольких таких новых систем может произойти их локализация в определенные районы, между которыми остаются т.н. буферные зоны. Обычно они находятся на оптимальных для данного вида территориях (зона оптимума), зато в буферной зоне условия менее или совсем не подходящие. При пике численности все-таки образуется заселение (т.н. временные популяции

/Беклемишев, 1960/) и в буферной зоне /Наумов, 1977/, поэтому весьма трудно выделить центры.

В буферной зоне не образовывается население с характерной для стабильной популяции половой и возрастной структурой, поэтому эти группировки очень чувствительны к кратковременному влиянию непредсказуемых факторов (к т.н. неожиданным "ударам"). Обычно после их воздействия происходит резкое уменьшение численности или даже исчезновение всех особей данного вида. Пространственная неоднородность повышает устойчивость популяции /Stenseth, 1980/. Для буферной зоны характерны /Ивантер, 1980; Ивантер, Ивантер, 1981, 1983; Лавровский, 1964/ крупномасштабные, но небольшой частоты и обычно неправильного ритма флуктуации с длительной и глубокой депрессией, редкими и кратковременными пиками численности. Способность противостоять влиянию непредсказуемых факторов дает возможность отличать временные группировки от "настоящих" популяций с длительным существованием, т.к. популяционный гомеостаз свойствен только структурированным популяциям /Коновалов, 1980/. При достаточно большом удалении популяционных группировок (т.е. при обширных буферных зонах) наблюдаемая изоляция расстоянием превращается в полную изоляцию /Васильев, 1983/.

Итак, существует три трактовки понятия "популяция". На практике часто отнесение определенной группировки особей к тем или иным элементам структуры вида вызывает трудности, которые обусловлены самой природой популяционных явлений, и теория может лишь уменьшить, но не устранить их.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. - М., 1984. - 230 с.
- Айунц К.Р. Особенности популяций кавказского тура в Кабардино-Балкарии // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда у млекопитающих. - М., 1983. - С. 3-4.
- Айтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. - М., 1983. - 279 с.
- Баевский Р.М. Временная организация функции и адапционно-приспособительная деятельность организма // Теоретические и прикладные аспекты анализа временной организации биосистем. - М., 1976. - С. 88-III.

- Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяции//Бюлл. МОИП. Биология. - 1960. - Т. 65, № 2.
- Васильев А.Г. Популяционная организация вида, дифференциация популяций и проблема изоляции расстоянием// Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда у млекопитающих. - М., 1983. - С. 16-18.
- Гиляров М.С. Вид, популяция и биоценоз//Зоол. ж. - 1954. - Т. 33, № 4. - С. 769-778.
- Голубец М.А. Актуальные вопросы экологии. - Киев, 1982. - 157 с.
- Домбровский Ю.А. Пространственная структурированность и жизнеспособность популяции. - Ж. общ. биол. - 1985. - Т. 46. № 2. - С. 278-283.
- Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. - М., 1966. - 743 с.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К. Анализ сходства динамик численности животных методом главных компонент и его использование для приближенного определения границ популяций //Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда у млекопитающих. - М., 1983. - С. 60-61.
- Ивантер Э.В. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала//Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. - Владивосток, 1980. - С. 55-60.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. Биоценотические группировки мелких млекопитающих в коренных и антропогенных ландшафтах Приладожья//Влияние антропогенных факторов на структуру и функцию биоценозов. - Калинин, 1981. - С. 41-62.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья//Фауна и экология птиц и млекопитающих Сев.-Зап. СССР. - Петрозаводск, 1983. - С. 72-99.
- Кайданов А.З., Новиков С.Н. Поведение и микроэволюция позвоночных//Зоол. ж. - 1975. - Т. 7, № 1. - С. 29-55.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. - Л., 1980. - 238 с.
- Куницкий-Голдфингер В. Биологическая эволюция как возрастание уровня организации//Проблема взаимосвязи, организации и эволюции в биологии. - М., 1978. - С. 102-128.
- Лавровский А.А. Некоторые особенности структуры популяций и динамика численности животных на границах их ареалов (на примере грызунов)//Современные проблемы изучения ди-

- намики численности популяций животных. - М., 1964. - С. 51-53.
- Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику. - М., 1978. - 555 с.
- Мина М.В. К анализу следствий генетических контактов между популяциями животных//Проблемы экологии мониторинга и моделирования экосистем. - Л., 1979. - Т. 2. - С.48-57.
- Наумов Н.П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция//Ж. общ. биол. - 1945. - Т. 6, № I. - С. 37-52.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных//Зоол. ж. - 1967. - Т. 46, № 10. - С. 1470-1486.
- Наумов Н.П. Развитие представлений о популяциях в экологии животных//Очерки по истории экологии. - М., 1970. - С. 106-146.
- Наумов Н.П. Пространственная структура вида у млекопитающих //Зоол. ж. - 1971. - Т. 50, № 7. - С. 965-980.
- Наумов Н.П. Структура и самоорганизация биологических макро-систем//Биологическая кибернетика. - М., 1977. - С. 336-397.
- Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. - М., 1979. - 512 с.
- Опарин М.Д. Пространственная структура популяции краснохвостой песчанки на Мильско-Карабахской равнине Восточного Закавказья//Науч. докл. высш. школы, биол. науки. - 1981. - № 8. - С. 34-39.
- Пантелеев П.А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. - М., 1968. - 256 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. - М., 1981. - 399 с.
- Поливанов В.М. О популяциях у птиц//Бюлл. МОИП. Биология. - 1984. - Т. 89, № 5. - С. 63-64.
- Филонов К.П. Динамика численности копытных животных и заповедность. - М., 1977. - 299 с.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. - М., 1977. - 183 с.
- Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных//Тр. Ин-та биологии Уф АН. - Свердловск, 1960. - Вып. 21. - С. 1-50.
- Шварц С.С. Популяционная структура вида//Зоол. ж. - 1967. - Т. 47, № 10. - С. 1456-1469.
- Шварц С.С. Биологические основы охотничьего хозяйства//Сов-

- ременное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. - Киров, 1974. - С. 9-11.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. - М., 1977. - 262 с.
- Шилов И.А. Популяционный гомеостаз у животных//Бюлл. МОИП. Биология. - 1982. - Т. 87, № 4. - С. 23-32.
- Шилов И.А. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение//Экология. - 1984. - № 2. - С. 3-10.
- Эйгелис Ю.К., Терентьев С.А., Кузнецов А.А., Донченко Г.Е. Критерии региональных популяций и учет численности грызунов с физиологичными поселениями//Вопросы природной очаговости зоонозов. - Саратов, 1982. - С. 3-12.
- Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. - М., 1973. - 173 с.
- Andrzejewski R. Populacja jako system ekologiczny//Wiad. ekol. - 1977. - Vol. 23, N 1. - P. 3-33.
- Beacham T. Dispersal during population fluctuations of the vole, Microtus townsendii//J. Anim. Ecol. - 1980. - Vol. 49, N 3. - P. 867-877.
- Butler R.G. Population size, social behaviour, and dispersal in house mice: a quantitative investigation//Anim. Behav. - 1980. - Vol. 28, N 1. - P. 78-85.
- Cooper W.E. Territorial behaviour - a means of population regulation in multiple habitats//J. Ala. Acad. Sci. - 1981. - Vol. 52, N 1. - P. 1-19.
- Gilmour J.S.L., Gregor J.W. Demes: a suggested new terminology//Nature. - 1939. - Vol. 144, N 3642. - P. 333.
- Ling H. Põdrapopulatsiooni struktuur ja dünaamika Eesti NSV-s: Populatsiooni süsteemse analüüsi katse II//TRÜ toimetised: Zooloogia-alaseid töid XI. - Tartu, 1977. - Vihik 408. - Lk. 3-105.
- Stenseth N.Chr. Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences//Oikos. - 1980. - Vol. 35, N 2. - P. 165-184.
- Teinberg R. Põllumajandusloomade geneetika. - Tln., 1978. - - 376 lk.

POPULATION CONCEPT BY MAMMALS

J.Kiili

S u m m a r y

On the occasion of mammals there are three different positions in point of the population concept: (1) population as a panmictic unit; usually natural populations consist of some semiisolated local populations with isolation by distance between them; (2) population as a territorial unit; the exact delimitation of the populations is made more difficult due to continuity of the environmental conditions variability, dispersion of the certain age groups and the interactions among animals; (3) population as a ecological system. It consists of subordinated systems (individuals and their groups with different size and composition). The behaviour of a population depends on intensity of the processes (natality-mortality) determined by the structure of the population, migration, size of the population (area and number) and environment. A great number of factors influences synchronously the population. In some phase of the population dynamic the certain factors dominate and so they determine the trend of the stochastic processes.

EESTI NSV KARIHIIRTE (SOREX, INSECTIVORA)
MORFOMEETRILISTE TUNNUSTE MUUTLIKKUSEST

Sulev Kuuse

Evolutsioonilise morfoloogia küsimuste kõrval, mis peegeldavad makroevolutsiooni probleeme, on oluline teada ka mikroevolutsiooni seaduspärasusi. Populatsioonis kui evolutsiooni elementaarüksuses toimub morfoloogiliste tunnuste pidev muutumine nii kvaliteedis kui kvantiteedis. Morfomeetriliste tunnuste muutlikkust uuriv populatsioonimorfoloogia aitabki selgitada keskmiste fenotüüpide muutumise astet, suundi, tempot ja adaptatiivset tähtsust - mikroevolutsiooniliste muutuste kulgu. Mingile loomarühmale omase muutlikkuse (populatsioonimorfoloogia põhikriteeriumi) uurimine on tihedalt seotud antud taksoni populatsiooniökoloogilise käsitlusega. Seetõttu tuleb isendi muutlikkuse vaatlemisel arvestada antud koosluse mitmepalgelist struktuuri ja arvukuse dünaamikat.

Mutlikkuse uurimise mudelobjektina vaatleme käesolevas töös karihiiri (perekond Sorex). Nende elutsükel on lühike. Populatsiooni lihtne vanuseline struktuur võimaldab saada ülevaadet tunnuste muutlikkusest eri generatsioonides. Liisaks on see loomarühm unikaalne oma ürgsuse ja mitmete omapäraste kohastumuste tõttu. Arvestades eespooltoodut, vaatleme alljärgnevalt karihiirte individuaalset, vanuselist ja sesoonset muutlikkust.

Materjal ja meetodika

Materjal on kogutud Eesti NSVs aastatel 1982...1985, peamiselt viiest piirkonnast (üldse oli püügikohti 13). Analüüsi 317 mets-karihiire (Sorex araneus) ja 56 väike-karihiire (Sorex minutus) morfomeetrilisi tunnuseid. Lisaks autori andmetele kasutati A. Kirgi, U. Timmi ja M. Masingu püügimaterjale. Lõksupüükidel saadud materjal mõõdeti varbsirkli abil: kehapiikkus - L, sabapiikkus - C (täpsusega 1 mm); tagakäpa pikkus - P (täpsusega 0,5 mm); loomad kaaluti täpsusega 0,1 g; määrati sugu. Hammaste kulumisastme ja koljuõmbluste kuju järgi eristati 2 vanusgruppi: juunist märtsini püütud talvitumata või talvituvad noorloomad (subadultus) ja kord talvitunud suguküpsed vanaloomad alates aprillist (adultus).

Kõik koljud mõõdeti binokulaariga MBC-9, kasutades mõõtskaalaga varustatud okulaari (suurendus 8^x). 12 kraniomeetrilist tunnust mõõdeti täpsusega 0,05 mm (jn. 1). Binokulaariga vaadeldi ülalõualuu viie vahehamba omavahelisi kõrgussuhteid. Koljuluude histoloogiliseks uuringuks kasutati 8%-lises formaliinis fikseeritud 45 mets-karihiire koljusid, millest valmistati preparaadid standardsel meetodil (Romeis B., 1943). Mikropreparaadid pildistati filmile "MIKRAT-300" mikroskoobiga "DOCUVAL" (VEB Carl Zeiss JENA, DDR). Lähteandmete korrektseks võrdlemiseks arvutati kogumi keskmine (\bar{x}) ja standardhälve (s). Leiti variatsioonikoefitsient (CV) ja CV standardviga (S_{CV}) tõenäosusega $P < 0,05$ (Simpson G., et al., 1960). Tunnuste keskmiste erinevuse olulisust hinnati Studenti t-testiga; eelnevalt võrreldi varieeruvuse olulisust Fischeri F-kriteeriumiga (Jalasto H., 1978).

Autor tänab vanemteadur A. Kirki asjalike nõuannete eest ning T. Talvit selgituste eest histoloogilise materjali analüüsil.

Individuaalne muutlikkus

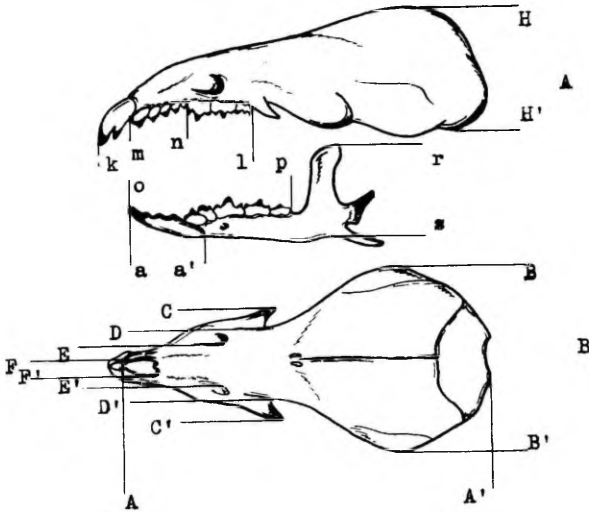
Populatsioonimorfoloogia üheks ülesandeks on individuaalse muutlikkuse iseloomu ja ulatuse selgitamine. Et võrrelda tunnuste varieeruvust, kasutatakse variatsioonikoefitsienti (CV). CV väärtus väljendab populatsioonis toimivate geneetiliste, ökoloogiliste, ontogeneetiliste ja evolutsiooniliste protsesside summaarset mõju antud tunnusele (Maarep K., 1976). CV väärtuste abil saab iseloomustada mistahes mõõdetava tunnuse suhtelist varieeruvust populatsioonis.

Et kõrvaldada võimalikke vanusest tingitud mõõtmete erinevusi, vaadeldi eraldi talvitumata (sad) ja talvitunud (ad) mets-karihiiri. Analüüsiti vaid 1982. a. suvel Rakvere rajoonist Palmsest püütud isendeid. Sellega kõrvaldati meetriliste tunnuste võimalik kronoloogiline, sesoonne ja geograafiline muutlikkus.

Meie andmetel ($N = 54$) varieeruvad suures ulatuses L, M, C ja P: $CV_{sad} = 5,6...7,9\%$, $CV_{ad} = 6,6...12,8\%$ (tabel 1, lk. 16). Tunduvalt stabiilsemad on koljumõõtmed:

A-A' ($CV_{sad,ad} = 1,6\%$), B-B' ($CV_{ad} = 1,7\%$), k-1 ($CV_{sad} = 1,8\%$;

CV_{ad} = 1,9 %), o-p (CV_{sad} = 1,3 %; CV_{ad} = 2,1 %), r-s (CV_{sad} = 1,6 %; CV_{ad} = 2,0 %). Kõiki vaadeldud kraniomeetrilisi tunnuseid iseloomustab väike varieeruvus (CV = 1,3...3,9 %). Tõenäoliselt on see tingitud stabiliseeriva valiku survest evolutsioonilises adaptatsioonis. Kuna karihiired kuuluvad vanimasse imetajate seltsi, on koljumõõtmete stabiilsuse põhjuseks rühma fülogeneetiline vanus. Peale selle on karihiirte kolju suhteliselt primitiivse ehitusega ja suur lihtsus ei luba suuri variatsioone.



Joonis 1. Karihiire kolju külgsaade (A) ja pealtvaade (B).

Mõõtmised: A-A' - kolju kondülobasaalpikkus, B-B' - kolju laius, H-H' - kolju kõrgus, C-C' - põsesarnade vaheline laius, D-D' - orbiitidevaheline laius, E-E' - infraorbitaalmulkudevaheline laius, F-F' - rostrumi laius, k-l - ülalõualuu hammastere pikkus, m-n - vahehammaste laius, o-p - alalõualuu hammastere pikkus, a-a' - esimese lõikehamba pikkus, r-s - alalõualuu kõrgus.

Lineaarsete mõõtmete varieeruvus erinevatel süstemaatilistel rühmadel ei ületa teatud statistilisi piire, A. Jablokovi (Яблоков А.В., 1966) järgi varieeruvad imetajate koljumõõtmised kuni 10 %, sõltuvalt väljavõtukogumi iseärasustest, E. Mayri (Майр Э., 1971) andmetel 3...10 %. CV kui evolutsioonis kujunenud statistiline parameeter tagab organismide

Tabel 1

Mets-karihiire (*Sorex araneus*) morfomeetriliste tunnuste varieeruvus Palmse 1982. a. suvise püügimaterjali põhjal

Mõõde	Noorloomad (sad)				Vanaloomad (ad)			
	N	\bar{x}	CV	S_{cv}	N	\bar{x}	CV	S_{cv}
A-A'	29	19,16	1,6	0,4	18	19,14	1,6	0,5
B-B'	28	9,41	2,4	0,6	16	9,47	1,7	0,6
H-H'	28	5,94	3,4	0,9	17	5,65	3,0	1,1
C-C'	29	5,08	2,1	0,5	19	5,19	2,3	0,7
D-D'	33	3,48	3,9	0,9	21	3,55	3,1	0,9
E-E'	33	2,44	3,2	0,8	21	2,50	3,8	1,2
F-F'	33	1,29	3,6	0,9	21	1,34	3,9	1,2
k-l	33	8,57	1,8	0,4	21	8,38	1,9	0,6
m-n	33	2,75	2,7	0,7	20	2,73	2,1	0,6
o-p	33	7,94	1,3	0,3	21	7,67	2,1	0,6
a-a'	33	3,84	3,1	0,7	21	3,58	1,9	0,6
r-s	33	4,48	1,6	0,4	21	4,53	2,0	0,6
M	31	7,32	7,6	1,9	21	10,90	12,8	3,9
P	32	11,69	5,6	1,4	20	11,55	6,6	2,0
C	32	39,22	7,9	1,9	21	37,09	6,9	2,1
L	31	58,32	7,1	1,8	21	67,67	12,5	3,8

N - isendite arv; \bar{x} - kogumi keskmine (mm); $CV = \frac{S}{\bar{x}} \times 100$ (%);
 $S_{cv} = 1,96 \frac{CV}{\sqrt{2N}}$ (%); mõõtmete selgitused vt. jn. 1.

muutlikkuse ja stabiilsuse optimaalse vahekorra (Parmasto E., Parmasto I., 1985). Meie andmetel jäävad mets-karihiire antud väljavõtukogumi kõigi morfomeetriliste tunnuste CV-d piiridesse $1,3 \pm 0,3$ % (o-p_{sad}) - $12,8 \pm 3,9$ (M_{ad}). Lai diapason on tingitud arvatavasti sellest, et osa koljumõõtmel (A-A', o-p, r-s) on evolutsiooni käigus muutunud väga stabiilseks (ilmselt tingituna funktsionaalsetest piirangutest). Seetõttu on need tunnused olulise tähtsusega liigidiagnostikas. Seevastu kehamõõtmel C, P, eriti L ja M on väga labiilsed, kuna nad sõltuvad suurel määral ökoloogilistest faktoritest (toit, kliima jt.).

Individuaalne muutlikkus väljendub ka odontoloogilistes tunnustes, eriti ülalõualuu 2. ja 3. lõikehamba ning 3 esimese eespurihamba (nn. vahehammaste) ehituses. Vahehammaste suurus ja kuju ning omavahelistes kõrgussuhtes on märgatav individuaalne muutlikkus, mis väljendub liigiti erineva tugevusega: suhteliselt vähe väike-karihiirel, enam mets-karihiirel (Долгов В.А., 1985). Materjali analüüsides eristati järgmised vahehammaste tüübid: mets-karihiir I - $1 = 2 > 3 = 4 > 5$, II - $1 > 2 > 3 > 4 > 5$, III - $1 = 2 > 3 > 4 > 5$, IV - $1 > 2 > 3 = 4 > 5$; väike-karihiir I - $1 \geq 2 \leq 3 > 4 > 5$. Individuaalse muutlikkuse omapäraseks ilminguks on anomaalne hammastik (vahehammaste arvu vähenemine või suurenemine). 317 mets-karihiire hulgast leiti viis anomaalse hammastikuga isendit (esinemissagedus 1,6 %). Nendest kolmel oli oligodontia - ühel juhul puudusid mõlemad viiendad vahehambad, teisel juhul vasakpoolne ning kolmandal parempoolne viies vahehammas. Kahel korral kirjeldati haruldasemat anomaaliat - polüodontiat. Neist ühel juhul oli vasakpoolses hambareas kuues liigne vahehammas; teisel isendil ilmnas pseudopolüodontia - lõhestunud neljanda vahehamba kroon jättis mulje kuuenda vahehamba olemasolust. Kuigi imetajatele on omane hammaste lihtsustumise tendents, põhjustab karihiirtel anomaaliaid pigem loomarühma primitiivsus ja sellest tingitud vähediferentseerunud hammaste esinemine.

Vanuseline muutlikkus

Vaetleme keha- ja koljumõõtmete vanusest tingitud erinevusi mets- ja väike-karihiire noor- ja vanaloomadel. Kuna hammaste kulumisaste ja sellest tingitud teised hammastiku meetrilised tunnused (mis on olulised vanuse määramisel) sõltuvad tugevalt individuaalsest muutlikkusest, pole otstarbekas eristada rohkem vanusgruppe.

Mets-karihiirte ($N = 317$) andmestiku võrdlemisel Studenti t-testiga leiti olulised erinevused noor- ja vanaloomade vahel järgmistes mõõtetes: H-H', k-l, o-p, m-n, M, L, C, ($P < 0,001$), A-A', F-F' ($P < 0,01$), C-C' ($P < 0,05$) (tabel 2, lk. 18). Väike-karihiire kogumis ($N = 56$) ilmnas järgmiste mõõtmete vanusest tingitud erinevus: D-D', M, L ($P < 0,001$), E-E', a-a' ($P < 0,01$), H-H', o-p ($P < 0,05$) (tabel 3, lk. 19). Väike-karihiirel väljenduvad erinevused subadultsete ja adult-

T a b e l 2

Mets-karihiire (Sorex araneus) morfoloogiliste tunnuste varieeruvus ning noor- ja vanaloomade erinevuse olulisuse hinnang Studenti t-testiga 1982. - 85. a. püügimaterjali põhjal

Mõõde	Noorloomad (sad)				Vanaloomad (ad)				$t_{\text{sad-ad}}$
	N	\bar{x}	CV	S_{CV}	N	\bar{x}	CV	S_{CV}	
A-A'	188	19,20	2,0	0,2	86	19,05	1,8	0,3	3,07 ²
B-B'	181	9,50	2,6	0,3	83	9,48	2,9	0,4	0,59
H-H'	177	5,76	3,6	0,4	80	5,54	5,0	0,8	6,15 ³
C-C'	208	5,18	2,9	0,3	91	5,22	3,1	0,5	2,08 ¹
D-D'	210	3,52	3,7	0,4	101	3,54	3,4	0,5	1,30
E-E'	213	2,48	3,6	0,3	100	2,49	3,6	0,5	0,92
F-F'	215	1,29	4,7	0,9	101	1,31	4,6	0,6	2,80 ²
k-l	215	8,58	2,5	0,2	101	8,35	2,5	0,3	9,08 ³
m-n	215	2,77	3,6	0,3	99	2,73	3,3	0,5	3,39 ³
o-p	215	7,95	2,6	0,2	100	7,67	3,5	0,5	10,00 ³
a-a'	215	3,82	3,9	0,4	100	3,55	5,1	0,7	13,90 ³
r-s	212	4,53	2,7	0,2	100	4,55	2,6	0,3	1,37
M	207	7,37	9,8	0,9	94	11,14	14,1	2,0	28,73 ³
P	210	12,05	5,0	0,5	99	11,93	6,8	0,9	1,45
C	211	40,46	6,8	0,6	100	38,85	7,7	1,1	4,71 ³
L	217	62,86	9,9	0,9	98	70,36	9,9	1,4	9,49 ³

$t_{\text{sad-ad}}$ - erinevuse olulisuse hinnang; ¹ - erinevus oluline usaldustõenäosusega $0,05 > P > 0,01$; ² - $0,01 > P > 0,001$, ³ - $0,001 > P$.

Väike-karihiire (*Sorex minutus*) morfoloogiliste tunnuste varieeruvus ning noor- ja vanaloomade erinevuse olulisuse hinnang Studenti t-testiga 1982. - 85. a. püügimaterjali põhjal

Mõõde	Noorloomad (sad)				Vanaloomad (ad)				t _{sad-ad}
	N	\bar{x}	CV	S _{CV}	N	\bar{x}	CV	S _{CV}	
A-A'	35	15,38	1,5	0,4	13	15,43	2,0	0,8	0,62
B-B	35	7,49	2,9	0,7	14	7,43	3,9	1,4	0,79
H-H'	36	4,43	8,1	1,9	14	4,20	6,7	2,5	2,14 ¹
C-C'	40	3,88	3,9	0,9	16	3,88	2,3	0,8	0
D-D'	40	2,58	3,5	0,8	16	2,68	3,7	1,3	29,41 ³
E-E'	40	1,86	3,8	0,8	16	1,93	4,1	1,4	3,25 ²
F-F'	40	1,03	5,8	1,3	15	1,06	5,7	2,0	1,65
k-l	40	6,48	2,5	0,5	16	6,49	2,5	0,9	0,21
m-n	40	2,05	3,9	0,9	16	2,07	4,3	1,5	0,82
o-p	40	6,01	2,0	0,4	16	5,91	2,7	0,9	2,56 ¹
a-a'	40	2,66	3,8	0,8	16	2,54	6,3	2,2	3,39 ²
r-s	39	2,97	3,0	0,7	16	3,00	3,0	1,0	1,12
M	37	2,95	14,6	3,3	13	4,31	9,1	3,5	10,04 ³
P	38	10,22	5,38	1,2	15	10,03	3,9	1,4	1,24
C	38	36,95	4,5	1,0	15	36,40	8,5	3,0	0,84
L	38	47,80	11,4	2,6	13	56,00	9,2	3,5	4,76 ³

Selgitused vt. tabel 1, 2.

sete isendite vahel suhteliselt nõrgemini kui mets-karihiirel (olulise erinevuse tõenäosusega vähemalt 95 % andsid vastavalt 7 ja 11 morfoomeetrilist tunnust 16-st). Seda võib seletada väike-karihiire meetriliste tunnuste väiksema absoluutse suurusega.

Kulumise tõttu vähenevad vananedes k-l, o-p, a-a'. Samal ajal suureneb kahe viimase mõõtme CV. Selle põhjuseks võivad olla individuaalsed erinevused hammaste kulumises. Peale talvitumist suurenevad tunduvalt L ja M seoses suguküpsuse saabumisega. Kuna mõlema mõõtme varieeruvus on väga ulatuslik, ei nähtu CV kindlasuunalist muutumist. Mõlema liigi adultsel vanusgrupil on C ja P keskmine pikkus väiksem, CV väärtused aga suuremad, v.a. väike-karihiire CV_p. Kirjanduse andmeil ei tohiks need tunnused alluda vanuselisele muutlikkusele (Siivonen L., 1954) ning peaksid vanaloomadel olema vähemuutuvad kui noorloomadel (Яблоков А.В., 1966). Kolju kõrguse keskmine väärtus ja CV on vanaloomadel väiksem, võrreldes talvitumata isenditega. Osaliselt on see tingitud seniilsest kolju madaldumisest (vanuseline muutlikkus), kuid eelkõige on karihiire kolju kõrguse varieerumine sesoonse iseloomuga. Suur osa kolju mõõtmeid saavutab definitiivse väärtuse samaaegselt pesaperioodi lõppemisega ligikaudu ühekuuselt (Курьц Н.В., 1983). Seetõttu ei oma enamik kolju tunnuseid seaduspärase iseloomuga varieeruvust. Ka meie andmetel on kranioomeetrilised tunnused stabiilsed (A-A', B-B', C-C', D-D', E-E', F-F', r-s) ega muutu oluliselt ontogeneesi käigus.

Sesoonne muutlikkus

Esmakordselt täheldati mets-karihiire kehakaalu ja pikkuse sesoonseid muutusi käesoleva sajandi algul. Alles sajandi keskel leidis A. Dehneli (1949) töödes kinnitust morfoloogiliste tunnuste reeglipärase muutlikkuse avaldumine. Mõõtmete aastaajalist varieerumist hakati nimetama Dehneli efektiks. Sesoonsed kehakaalu ja -pikkuse muutused esinevad kogu karihiirte perekonnal kõigis populatsioonides, sõltumata geograafilisest piirkonnast (Niethammer J., 1956; Crowcroft P., 1957; Skaren U., 1979; Ивантер Т.В., 1976; Докучаев Н.Е., 1983). Ka kolju kõrguse sesoonset muutlikkust on uuritud karihiirte mitmetes populatsioonides (Crowcroft P., Ingles J., 1959; Pucek L., 1963; Homolka M., 1980; Викто-

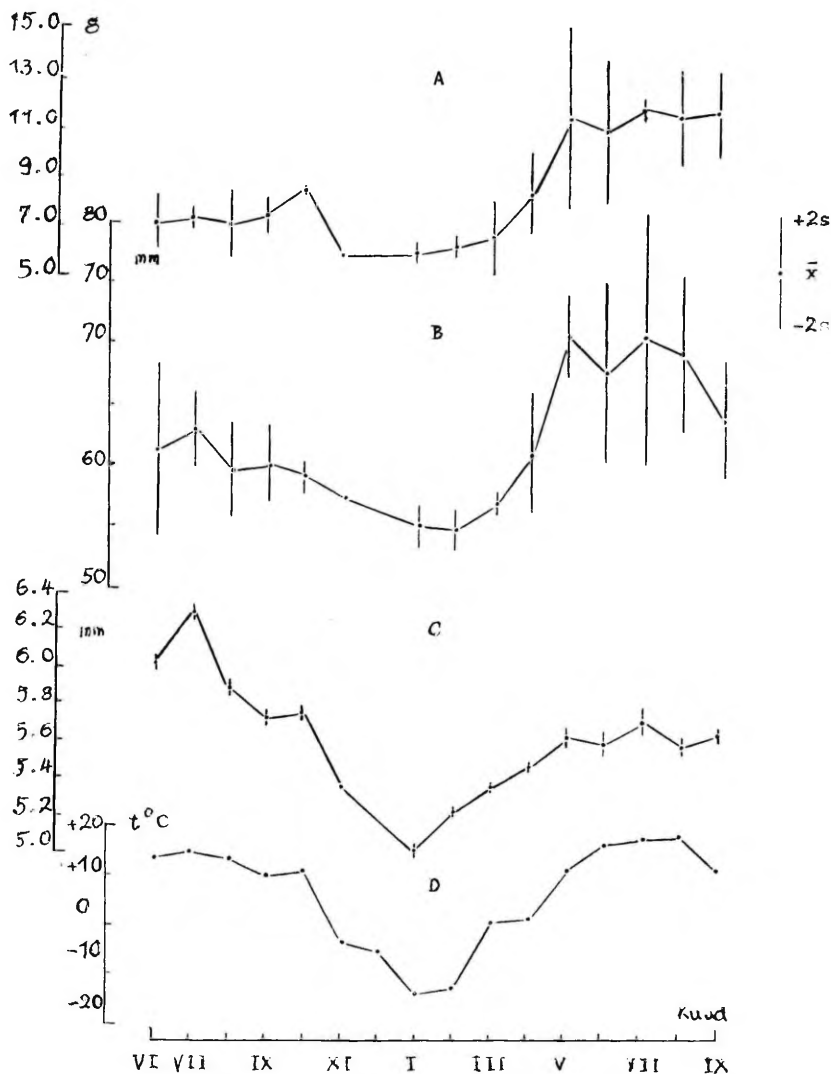
пов Л.В., 1974). Varasemates töödes on näidatud, et sesoonsetele muutustele allub ka kolju laius (Dehnel A., 1949; Jackson H., 1958; Schubarth H., 1958). Meie andmetel pole kolju laiuse jaanuarikuise miinimumi ning maikuise maksimumi erinevus 95 % tasemel usaldatav ($t = 1,16$, $P > 0,05$).

Järgnevalt käsitleme mets-karihiire sesoonset muutlikkust kolme tunnuse osas (jn. 2, lk. 22).

Kehakaal on noortel mets-karihiirtel küllalt stabiilne, saavutades maksimumi oktoobris (8,44 g), seejärel kaal väheneb järsult (regressioonifaas), miinimum saabub aastavahetuseks (november - 5,95 g; detsember - andmed puuduvad, jaanuar - 5,97 g). Noorloomade kehakaalu tõus augustist oktoobrini on 1,36 g (19,2 %), järgnev kadu oktoobrist novembrini 2,49 g (29,5 %). Sügisene maksimum erineb talvisest miinimumist oluliselt - $t = 9,47$, $P < 0,05$. Novembrist jaanuarini püsib talvine depressioonifaas. Seejärel tõuseb kaal aeglaselt - jaanuarist aprillini nelja kuu jooksul 2,98 g; järgneva kuu jooksul aprillist maini aga järsult - kevadine hüpe kaalus on 3,13 g. Massi juurdekasv novembrist maini (kaal vastavalt 5,95 g ja 11,38 g, diferents 5,43 g) on 91,3 % ($t = 8,46$, $P < 0,001$). Talvitumisjärgselt (maist septembrini) püsib kaal stabiilsena, märgatav on mõningane tõusutrend.

Kehapikkuse sesoonne muutlikkus on võrreldav kehakaalu varieerumisega. Noorloomade kehapikkus on maksimaalne juulis (63,0 mm). Järgnev regressioonifaas kestab veebruarini (54,9 mm). Seejärel toimub paralleelselt kehakaalu suurenemisega ka kehapikkuse suurenemine (mais 70,56 mm). Varieeruvus kehapikkuses on väiksem kui muutused kaalus: noorloomade suvise maksimumi ja talvise miinimumi vahe on 8,1 mm - diferents 12,9 % ($t = 4,37$, $P < 0,01$); talvitunud loomade kevadine kehapikkuse suurenemine veebruarist maini aga 15,66 mm - 28,5 % ($t = 8,66$, $P < 0,001$). Maist augustini pole muutused kehapikkuses ulatuslikud, kuid septembriks väheneb kehapikkus 5,3 mm võrra (august - 69,0 mm, september - 63,7 mm).

Kolju kõrguse muutused on väga ilmekad. Kõige kõrgem on kolju noortel mets-karihiirtel juunis (6,3 mm) - s.o. I kõrgusmaksimum. Seejärel kolju kõrgus väheneb kuni jaanuarini (4,98 mm). Regressiooni ulatus on 1,32 mm, 20,9 % ($t = 7,41$, $P < 0,05$). Peale kesktalvist depressioonifaasi hakkab kolju uuesti võlvuma. Maikuuks on kolju kõrgus 5,6 mm; tõus võrreldes jaanuariga on 0,62 mm, 12,4 % ($t = 4,94$, $P < 0,01$).



Joonis 2. Tartu rajooni Lemmatsi ja Rakvere rajooni Palmse mets-karihiire (*Sorex araneus*) sesoonne muutlikkus: A - kehakaal, B - kehapikkus, C - kolju kõrgus, D - kuu püüdmissaegse dekaadi keskmine õhutemperatuur (Agrometeoroloogiline ... 1984, 1985).

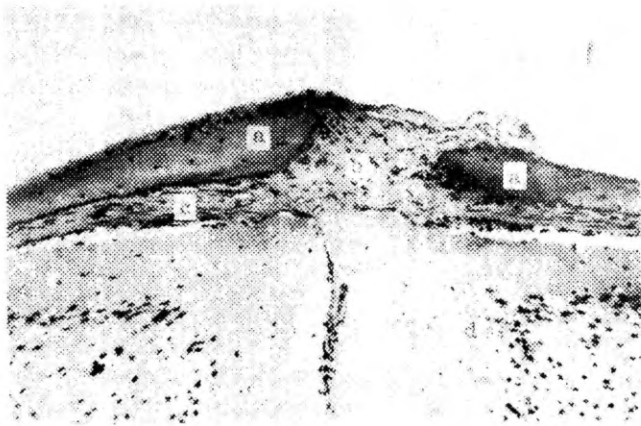
II kõrguse maksimum ei ületa möödunudsuvist esimest maksimumi. Vanaloomade kolju kõrgus püsib suve jooksul ühtlasel nivool. Kolju kõrguse seniilset regressiooni me ei täheldanud.

Graafikutel ilmneb kolme morfoloogilise tunnuse ja dekaadi keskmise õhutemperatuuri muutuste sünkroonsus. See viitab tunnuste varieeruvuse ja keskkonnatingimuste omavalhelisele korrelatsioonile.

Kehakaalu ja -pikkuse muutused sõltuvad tugevalt toitumistingimuste halvenemisest-paranemisest, mis seisneb põhiliselt toidu kättesaadavuses. Kehakaalu vähenemine on põhjustatud kudede veesisalduse vähenemisest. Kehapikkuse muutumise tagab intervertebraaldiskide paksuse varieerumine tänu kõhreketaste säsituumade (nucleus pulposus) suuruse muutustele (Saure L., Hyvärinen H., 1965). On leitud, et päevapikkuse lühenemine aktiveerib epifüüsi hormooni, melatoniini sekretsiooni, mis põhjustab säsituumade mõõtmete vähenemist ja seega kehapikkuse lühenemist (Baumeier M., Mock O., 1984). Sügisest karvavahetust ning kohanemist talviste temperatuuride ja toiduoludega põhjustavad muutused kilpnäärme aktiivsuses (Hyvärinen H., 1969b). Kehakaalu ja -pikkuse suurenemine kevadel langeb kokku suguküpsuse saabumisega. Neid protsesse käivitab kasvuhormooni, somatotropiini suurenenud sekretsioon hüpofüüsi eessagaras (Hyvärinen H., 1967).

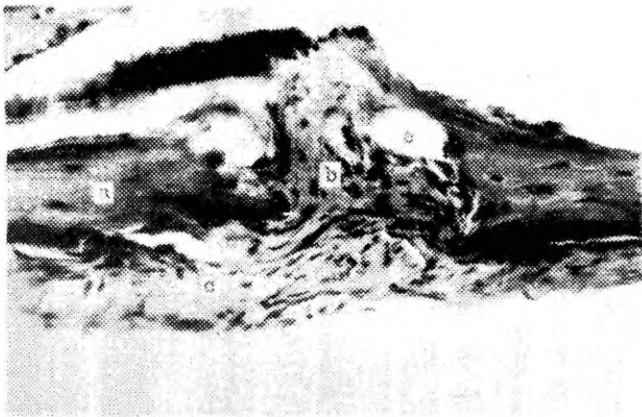
Kolju kõrguse sesoonne muutlikkus väljendab kohastumist talviste madalate temperatuuridega. Seetõttu on muutused lõunas väiksemad, suurenedes põhja poole. Eestis, mets-karihiire areaali põhjapoolses osas ilmneb talvine regressiooniefekt suhtelisest suure amplituudiga.

Histoloogilistel uuringutel on selgunud, et kolju kõrguse varieerumise põhjuseks on muutused luukoes (Pucek Z., 1955, 1957; Hyvärinen H., 1968; Kuuse S., Talvi T., 1987). Noortel karihiirtel toimub pidev koljuluu kasv (jn. 3). Alates oktoobrist algab ossa parietalia ja occipito-interparietale servaaladel luukoe resorptsioon sutura sagittalis ja sutura lambdoidee naabruses (jn. 4). Luukoe lammutusprotsessis talitlevad spetsiaalsed hulktuumased hiidrakud - osteoklastid, millede arv suureneb sügistalvisel perioodil, põhjustades resorptsiooni intensiivistumist. Luukoe lammutamises osaleb kõrvalkilpnääre, mille hormoon (parathormoon) aktiveerib resorptsiooni, pidurdades samal ajal



Joonis 3. Subadultse mets-karihiire (püütud juulis) kolju ristlõik sagitaalõmbluse (sutura sagittalis) kohal:

a - kiiruluude servad, b - neid ühendav sidekoeline liidus, c - periost, d - aju-kude. Kõik mikropreparaadid on värvitud van Giesoni meetodil pikrofuksiiniga, lõigu paksus 5 μm . Ob. 10 \times , ok. 16 \times .

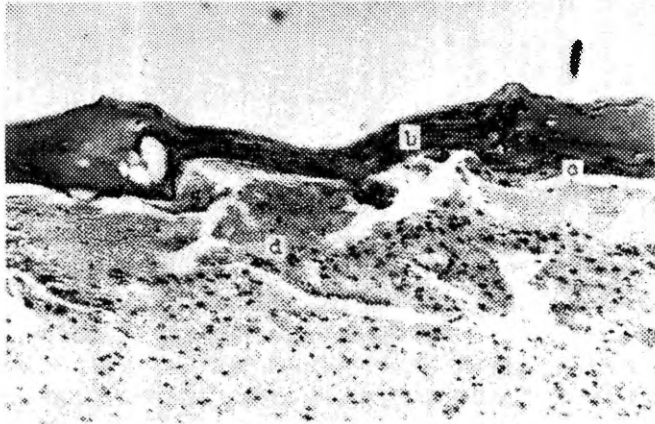


Joonis 4. Sutura sagittalis oktoobrikuisel isendil. Kiiruluude servades võib märgata erosiiooni- ehk Howshipi lakuune (e). Teised tähised vt. jn. 3. Ob. 10 \times , ok. 20 \times .

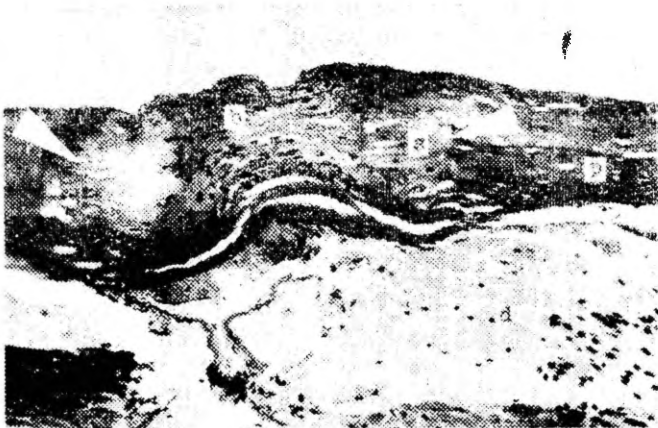
ossifikatsiooni (Hyvärinen H., 1969a). Resorptsiooni käigus väheneb koljuluude pindala, sidekoeliste õmbluste ala laieneb. Need protsessid saavutavad maksimumi jaanuaris (jn. 5). Kevadel algab kukla- ja kiiruluude servaaladel (samas, kus sügisel ja talvel toimus resorptsioon) aktiivne luukoe moodustumine (jn. 6). Koljuluude servad lähenevad ja kuna kasvamine kohe ei peatu, tekivad luukoe kasvamisel ja paksenemisel koljuõmbluste kohale kõrgemad vallid - kolju "harjad". Vana, esimesel eluaastal tekkinud luukude on lamellaarse ehitusega, luurakud ning rakuvaheaine paiknevad paralleelsete kihtidena. Peale talvitumist moodustuv luukude on teistsuguse ehitusega ja esineb ainult vanaloomadel. Osteotsüüdid ning rakuvaheaine kiulised elemendid paiknevad sekundaarses luukoes korrapäraselt, põimikjalt (jn. 7). Sügisel algab vanaloomadel teistkordne luukoe hävitamine - põimikluukoes tekivad erosioonilakuunid (jn. 8).

Paralleelselt kolju kõrguse muutustega varieeruvad peaaju mass, veesisaldus ja kuivaine hulk (Pucek M., 1965; Pucek Z., 1965). On tõenäoline, et kolju mõõtmete sesoonne varieerumine on sekundaarse iseloomuga fenomen, mis sõltub peaaju dehüdratatsioonist tingitud aju kaalu ja ruumala muutustest. Kuna seesuguseid aastaajalisi muutusi on täheldatud ka laboratooriumis katsetingimustes, võib öelda, et karihiirte kolju kõrguse sesoonsed muutused on evolutsioonis kinnistunud kui organismi füsioloogilise seisundi muutusi kajastav nähtus keskkonnatingimuste perioodilise muutlikkuse taustal.

Karihiirte perekonnale on omane tunnuste mitmekülgne muutlikkus. Kirjeldatud individuaalne, vanuseline ja sesoonne muutlikkus annavad pildi morfomeetriliste tunnuste varieerumise ulatusest, suundadest ja seaduspärasustest. Muutlikkuse võttu esineb morfomeetriliste tunnuste kattumist, mistõttu sobivate liigidiagnostiliste tunnuste leidmine on raskendatud. Just seepärast on oluline teada muutlikkuse kõiki aspekte. Keha- ja koljumõõtmete ning odontoloogiliste tunnuste (määramistunnuste) igakülgne analüüs populatsiooni kui terviku tasemel annab meile aluse mikroevolutsiooniliste muutuste modelleerimiseks.



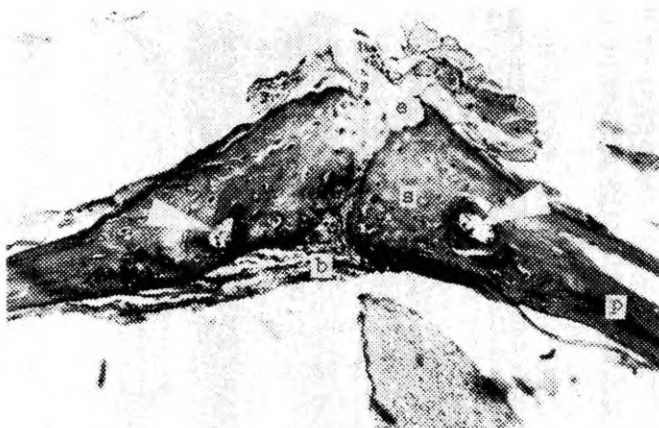
Joonis 5. Talvitüva isendi kukla-kiiruluid ühendav lambdaõmbelus (sutura lambdoides) Laude re-
 scriptiooni tagajärjel on moodustunud lai
 sidekoeline ala (b). Periosti (c) osteo-
 geenne aktiivsus on vaibunud, valdavalt lam-
 mutamisprotsessid. Ob 25 \times , ok. 8 \times .



Joonis 6. Märtsis prevaleerivad juba osteogeneesi-
 protsessid. Eristatav on primaarse luu-
 koe (p) ja talvitumisjärgselt tekkinud
 sekundaarse luukoe (s) vaheline piir
 (nool). Teised tähised vt. jn. 3. Ob 25 \times ,
 ok. 8 \times .



Joonis 7. Aduitse isendi primaarne ehk lamellaarne luukude (p) - luurakud ning rakuvaheaine paiknevad kihiliselt (nool). Sekundaarsed ehk põimikluukoes (s) paiknevad osteotsüüdid ning rakuvaheaine kiulised elemendid korrapäraselt. Ob 63 \times , ok. 10 \times .



Joonis 8. Täiskasvanud vanalooma (püütud septembris) kiiruluud on kokku kasvanud, moodustades kolju "harja". Põimikluukoes on näha valendik veresoontega (nool), on alanud kolju luude teistkordne resorptsioon (e). Teised tähised vt. jn. 3, 7. Ob. 25 \times , ok. 8 \times .

Kirjandus

- Agrometeoroloogiline bulletin. - Tallinn, 1984, 1985. - Nr. 853 - 868.
- Baumeier M., Mock O. The effects of melatonin on the intervertebral disks in the least shrew // J. Amer. Osteopath. Assoc. - 1984. - Vol. 84, N 2. - P. 213.
- Dehnel A. Studies on the genus Sorex L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sectio C. - 1949. - Vol. 4, N 2. - P. 17 - 202.
- Crowcroft P. The Life of the Shrew. - London, 1957. - 166 p.
- Crowcroft P., Ingles J. Seasonal changes in the brain-case of the common shrew (Sorex araneus L.) // Nature. - 1959. - Vol. 183, N 4665. - P. 907 - 908.
- Homolka M. Biometrischer Vergleich zweier Populationen Sorex araneus // Acta Sc. Nat. Brno. - 1980. - Vol. 14, N 10. - S. 1 - 34.
- Hyvärinen H. Variation of the size and cell types of the anterior lobe of the pituitary during the life cycle of the common shrew (Sorex araneus L.) // Aquilo. Ser. Zool. - 1967. - T. 5. - S. 35 - 40.
- Hyvärinen H. On the mechanism and physiological background of the seasonal variation of the height of the skull in the common shrew (Sorex araneus L.) // Aquilo. Ser. Zool. - 1968. - T. 6. - S. 1 - 6.
- Hyvärinen H. On the seasonal changes in the skeleton of the common shrew (Sorex araneus L.) and their physiological background // Aquilo. Ser. Zool. - 1969a. - T. 7. - S. 1 - 32.
- Hyvärinen H. Seasonal changes in the activity of the thyroid gland and the wintering problem of the common shrew (Sorex araneus L.) // Aquilo. Ser. Zool. - 1969b. - T. 8. - S. 30 - 35.
- Jackson H. A taxonomic review of the American long-tailed shrews // North American Fauna. - 1928. - N 51. - P. 12 - 21.
- Jalasto H. Elementaarstatistika käsiraamat. - Tln., 1978. - Lk. 63 - 225.
- Kuuse S., Talvi T. Dehneli efekt - karihiirte talvitumisstrateegia // Eesti Loodus. - 1987. - Nr. 1. - Lk. 13-18.
- Niethammer J. Das Gewicht der Waldspitzmaus, Sorex araneus Linne, 1958, im Jahreslauf // Säugetierk. Mitt. - 1956. - H. 4, N 4. - S. 160 - 165.

- Parmasto E., Parmasto I. Meetriliste tunnuste liigilise varieeruvuse ulatus ja selle bioloogiline tähendus // Schola biotheoretica. - Tartu, 1985. - Lk. 56 - 60.
- Pucek M. Water contents and seasonal changes of the brain-weight in shrews // Acta Theriol. - 1965. - Vol. 10, N 24. - P. 353 - 367.
- Pucek Z. Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Schädels in Lebenszyklus von Sorex araneus araneus L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sectio C. - 1955. - H. 9, N 4. - S. 163 - 211.
- Pucek Z. Histomorphologische Untersuchungen über die Winterdepression des Schädels bei Sorex L. und Neomys Kaup // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sectio C. - 1957. - H. 10, N 15. - S. 399 - 428.
- Pucek Z. Seasonal changes in the brain-case of some representatives of the genus Sorex from the Palearctic // J. Mamm. - 1963. - Vol. 44, N 4. - P. 523 - 536.
- Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews // Acta theriol. - 1965. - Vol. 10, N 26. - P. 369 - 438.
- Romeis B. Taschenbuch der Mikroskopischen Technik. - Die 14. Aufl. - München; Berlin, 1943. - 956 S.
- Saure L., Hyvärinen H. Seasonal changes in the histological structure of the spinal column of Sorex araneus (L.) // Nature. - 1965. - Vol. 208, N 5011.-P. 705 - 706.
- Schubarth H. Zur Variabilität von Sorex araneus araneus L // Acta Theriol. - 1958. - H. 2, N 9. - S. 175 - 202.
- Siivonen L. Über die Grössenvariationen der Säugetiere und die Sorex macropygmaeus Mill.: Frage in Fennoskandien // Ann. Acad. Scient. Fennicae. Series A, IV. - 1954. - H. 21. - S. 1 - 24.
- Simpson G., Roe A., Lewontin R. Quantitative Zoology. - New York, 1960. - 440 p.
- Skaren U. Variation, breeding and moulting in Sorex isodon Turov in Finland // Acta Zool. Fenn. - 1979. - N 159. P. 1 - 30.
- Викторов Л.В. Сезонно-возрастные изменения краниометрических признаков в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (Sorex araneus) из Калининской области // Эколого-фаунистические исследования позвоночных животных Центральной зоны. - Рязань, 1974. - С. 3-25.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. - М., 1985. - 220 с.

- Догучаев Н.Е. Сезонные изменения веса тела у средней и крупноразубой бурозубок в Северо-Восточной Сибири//Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 1983. - Т. 88, вып. 2. - С. 36-42.
- Ивантер Т.В. Краниометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.)//Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. - Петрозаводск, 1976. - С. 50-59.
- Куруц Н.В. Анализ некоторых возрастных и географических различий землероек (Soricidae, Insectivora, Mammalia)//Проблемы общей и молекулярной биологии. - Киев, 1983. - Вып. 2. - С. 117-120.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики/Пер. с англ. - М., 1971. - 454 с.
- Цаавер К. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. - Таллин, 1976. - 256 с.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. - М., 1966. - 360 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ БУРОЗУБОК
(Sorex, Insectivora) В ЭСТОНСКОЙ ССР

С. Куузе

Р е з ю м е

На основании материала, собранного в ЭССР в 1982-1985 гг. (Sorex araneus, N=317; Sorex minutus, N=56), анализируется индивидуальная, возрастная и сезонная изменчивость бурозубок. Для оценки индивидуальной изменчивости используется коэффициент вариации, который остается у 16 морфометрических признаков в пределах $1,3 \pm 0,3\%$ - $12,8 \pm 3,9\%$. Варьируются также одонтологические признаки и число промежуточных зубов (частотность аномалий $1,6\%$). Возрастная изменчивость проявляется в разности метрических признаков сеголеток и половозрелых. При старении уменьшается длина первого резца, длина верхнего и нижнего рядов зубов, увеличивается вес и длина тела. Стабильными признаками являются кондиллобазальная длина черепа, ширина черепа и межглазничного промежутка и высота нижней челюсти, из внешних признаков длина задней ступни. Наблюдается сезонная изменчивость веса и длины тела и высоты черепа - эффект Денеля. Зимняя регрессия соответственно $29,5\%$, $12,9\%$ и $20,9\%$, весенний подъем по сравнению с зимним минимумом равняется $47,7\%$, $22,2\%$ и $11,1\%$. На основании гистологического анализа черепов устанавливается резорбция черепных костей и последовательное образование секундарной костной ткани.

THE VARIABILITY OF THE MORPHOLOGICAL FEATURES
OF SHREWS (Sorex, INSECTIVORA) IN THE ESTONIAN SSR

S. Kuuse

S u m m a r y

Individual, seasonal and age variabilities in shrews were analyzed on the basis of materials (Sorex araneus, N = 317; Sorex minutus, N = 56) collected in the Estonian SSR from 1982 to 1985. The individual variability was evaluated by means of variation coefficient, which in the case of 16 morphometrical characteristics remained within the limits of $1.3 \pm 0.3 \%$ and $12.8 \pm 3.9 \%$. There occurred some variability in the odontological parameters, also in the number of the unicuspid teeth (the frequency of anomalies being 1.6 %). The variations caused by age were revealed in the differences between the metrical features of young and old shrews. In the course of the ageing process the length of the dentures of both jawbones as well as that of the first incisor decrease, while the body-weight and -length increase. The more stable features are: the condylobasal length of the skull, the distance between the orbits, the width of the brain-case and the height of the lower jawbone; and of the external features - the length of the back paws. There were seasonal changes (Dehnel's phenomenon) in bodyweight and -length variations and brain-case height variations. In winter the regression extent was 29.5, 12.9, and 20.9 % respectively, in spring the rise compared with the winter minimum was 47.7, 22.2, and 11.1 %. The histological studies of the skulls revealed resorption of the bones in winter and formation of new bone-tissue in spring.

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ОДОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ
СРЕДНЕЙ БУРОЗУБКИ (Sorex caecutiens Laxm.)

Сулев Куузе

Уже в 1971 г. среди обитавших на территории Эстонии 34 видов млекопитающих отметили и бурозубку. В начале XX века было подтверждено нахождение в Эстонии малой (Sorex minutus L.) и обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) /Aul, 1931; Greve, 1909; Washmuth, 1908/. Учитывая распространение бурозубок в Палеарктике можно было ожидать обитание в наших краях и других видов землероек /Ling, 1974/. Один из таких предполагаемых видов в Эстонии - средняя бурозубка (Sorex caecutiens Laxm.). В 1982 г. были впервые пойманы 2 особи из Тартуского района, а в 1985 г. снова 2 особи из Вильяндиского района /Kuuse, 1985; Kuuse et al., 1986/. Вероятно, этот вид постоянно обитает на территории Эстонии, но благодаря низкой плотности, большому сходству с другими симпатрическими видами и малоизученности так долго оставался необнаруженным.

Материал и методика

Материалом для работы послужили полевые сборы, проведенные автором и другими специалистами с 1982 по 1985 г. в Эстонской ССР. Обработанный материал обыкновенной и малой бурозубки (всего 432 экз.) сравнили с данными средней бурозубки (4 экз., сеголетки), чтобы лучше характеризовать межвидовые различия. Использовали 16 морфометрических признаков: кондилобазальную длину черепа (A-A'), ширину черепа (B-B'), высоту черепа (H-H'), ширину между скуловыми отростками (C-C'), ширину межглазничного промежутка (D-D'), ширину между foramina infraorbitalia (E-E'), ширину роstrума (F-F'), длину верхнего ряда зубов (k-l), длину ряда промежуточных (одновершинных) зубов верхней челюсти (m-n), длину нижнего ряда зубов (o-p), длину первого резца (a-a'), высоту нижней челюсти (r-s), вес тела (M), длину тела (L), длину задней ступни (P) и длину хвоста (C) (табл. I). Краниометрические признаки измеряли бинокуляром МБС-9 с точностью до 0,05 мм. Материал

был обработан статистическими методами /Tiit et al., 1977/. Рассмотрены также строение и соотношение одновершинных зубов верхней челюсти, так как они имеют выраженную видоспецифичность.

Автор благодарит за возможность использовать данные средней бурозубки А. Кирк, М. Мазинга, У. Тимма.

Результаты и обсуждение

Вес и размеры тела эстонских средних бурозубок, несмотря на малочисленность материала, характеризуются обыкновенными для этого вида цифрами /Докучаев, 1983; Ивантер, 1976; Пучковский, 1974; Строганов, 1957; Siivonen, 1954, 1977/. У наших сеголеток вес тела немного больше, чем, например, в Карелии, но все коэффициенты вариации (CV) меньше (табл. I). Самая высокая вариабельность у веса тела - $CV=7,67 \pm 5,45\%$. Это объясняется лабильностью данного признака. Наиболее стабильным признаком является длина задней ступни - $CV=2,57 \pm 1,78\%$. То, что ошибка CV (S_{CV}) почти равна самому CV, зависит, вероятно, тоже от маленького выбора. Вес и размеры тела бурозубок (малая, средняя, обыкновенная) различаются в общем мало, хотя, например, средние значения веса у трех видов различаются статистически достоверно ($P \leq 0,05$). Существует межвидовая трансгрессия признаков. Например, у половозрелых малых бурозубок средний вес тела равняется 4,31 г; максимальный вес - 5,1 г (у сеголеток - 4,3 г). Средний вес неполовозрелых средних бурозубок составляет 4,36 г (минимальный - 4,0 г). Была поймана даже обыкновенная бурозубка (сеголетка), имеющая вес 4,3 г (средний вес сеголеток - 3,37 г). Следовательно, неоправдано использование веса и метрических признаков тела в области диагностики и таксономии землероек. Некоторое значение имеет длина задней ступни, поскольку этот признак малоизменчивый и из внешних признаков хорошо и точно измеряемый.

Размеры черепа. Краниметрические показатели являются наиболее надежными видовыми критериями, чем вес и размеры тела. По типу строения черепа и по величине признаки средней бурозубки сходны с таковыми у малой бурозубки.

Все краниметрические показатели совпадают с литературными данными. По данным И.В. Лобова /1983/ средняя кондиллобазальная длина черепа составляет $16,4 \pm 0,4$ мм. В Карелии

Таблица I

Морфометрические признаки средней
бурозубки (*Sorex saecutiens*)

Признак	N	\bar{x}	$t_{0.05}^m$	CV	S_{CV}	R
A-A'	3	17.17	1.12	4.71	3.77	16.3 - 17.9
B-B'	3	8.73	0.65	5.41	4.33	8.2 - 9.1
H-H'	3	5.38	0.35	4.58	3.67	5.1 - 5.55
C-C'	4	4.50	0.16	3.14	2.18	4.4 - 4.4
D-D'	4	3.16	0.09	2.37	1.64	3.1 - 3.25
E-E'	4	2.11	0.09	4.04	2.80	2.0 - 2.2
F-F'	4	1.09	0.06	5.79	4.01	1.0 - 1.15
k-l	4	7.59	0.18	2.18	1.51	7.4 - 7.8
m-n	4	2.45	0.06	2.36	1.63	2.4 - 2.5
o-p	4	7.00	0.11	1.17	0.81	6.9 - 7.1
a-a'	4	3.38	0.12	3.08	2.14	3.25- 3.5
r-s	4	3.76	0.18	3.66	2.54	3.6 - 3.9
M	4	4.36	0.37	7.67	5.45	4.0 - 4.8
P	4	11.25	0.33	2.57	1.78	11.0 - 11.5
C	4	38.75	1.43	3.25	2.25	37.0 - 40.0
L	4	56.25	2.98	4.68	3.24	54.0 - 59.0

Примечание: N - число индивидов, \bar{x} - средние значения выбора (мм), $t_{0.05}^m$ - ошибка средней ($P < 0,05$), CV - вариационный коэффициент (%), S_{CV} - ошибка CV ($P < 0,05$), R - предельные значения признака. Обозначение признаков см. на рис. I предыдущей статьи этого сборника (стр. 15).

этот признак равняется в среднем 16,8 мм (Ивантер, 1978), в Сибири - 17,1 мм (Юдин, 1971); как в центральной Финляндии /Skaren, Jäderholm, 1985/, так и в Эстонии значения признака очень близки - соответственно $17,20 \pm 0,03$ мм и $17,17 \pm 1,12$ мм. По многим данным Старого Света кондиллобазальная длина черепа в среднем у молодых бурозубок $17,20 \pm 0,02$ мм, у взрослых - $17,41 \pm 0,05$ мм /Долгов, 1985/. Привлекает внимание отсутствие трансгрессии этого признака у малой, средней и обыкновенной бурозубок. Максимальные показатели у Sorex minutus - 16,1 мм, пределы у Sorex caecutiens - от 16,3 до 17,9 мм, минимальные - у Sorex araneus - 18,2 мм. Причиной отсутствия трансгрессии является, возможно, маленький выбор средней бурозубки. Кондиллобазальная длина черепа позволяет все же использовать ее в качестве надежного критерия при диагностике этих видов.

Ширина черепа ($8,73 \pm 0,65$ мм) несколько больше, чем у зверьков других популяций. Высота черепа, ширина между скуловыми отростками, межглазничный промежуток, ширина между foramina infraorbitalia и длина ряда промежуточных зубов совпадают с литературными данными. Данные по ширине роострума не сравниваются, поскольку использованы разные методы измерения. Длина верхнего и нижнего ряда зубов и длина первого резца в общем варьируют в сравнительно широких пределах и поэтому надо рассматривать отдельно сеголетов и половозрелых (нивелируется возрастная изменчивость). В таком случае эти показатели весьма характерны для вида.

Высота нижней челюсти в среднем $3,76 \pm 0,14$ мм. В среднем эстонские средние бурозубки близки к финским - $3,72 \pm 0,01$ мм /Skaren, Jäderholm, 1985/ и к польским - 3,71 мм /Buchalczyk, Raczynski, 1961/, но превышают карельские - $3,6 \pm 0,01$ мм /Ивантер, 1978/ и западно- и центрально-европейские - $3,66 \pm 0,26$ мм /Ruprecht, 1971/. Четких половых и возрастных отличий в литературе не отмечено. По нашим данным индивидуальная изменчивость невелика - $CV=3,66 \pm 2,54\%$; межвидового перекрытия признака не существует. Средняя и обыкновенная бурозубка отличаются по средним значениям достоверно - $t=11,90$; $p < 0,001$; дифференция средних значений (сд) - 0,78 мм, дифференция предельных значений (пд) - 0,35 мм. Достоверно отличаются малая и средняя бурозубки - $t=14,30$, $P < 0,001$; сд=0,77 мм, пд=0,45 мм. То, что отсутствует межвидовая трансгрессия признака, позволяет потреблять этот размер при диагностике эстонских бурозубок. Если кроме высоты нижней челюсти учитывать и длину нижнего ряда зубов и рассмотреть их вместе, то повы-

сится надежность видового различия и мы сможем достоверно определить видовую принадлежность. Наши данные показывают, что эти три вида легко различить с помощью данных показателей. Высота нижней челюсти и длина нижнего ряда зубов у малой бурозубки соответственно 3,15-6,1 мм (индивид с максимальными показателями признаков), а у средней бурозубки - 3,7-7,0 мм (индивид с минимальными показателями признаков). Сравнивая среднюю бурозубку (максимальные показатели) с обыкновенной (минимальные показатели) выявляется, что различия не так велики - соответственно 3,9-7,1 мм и 4,3-7,1 мм. Как видно, у обоих видов совпадают предельные данные длины нижнего ряда зубов, но дифференция высоты нижней челюсти сохраняется. Такая же картина различий, установленная с помощью обоих показателей нижней челюсти, была замечена уже раньше. Но трансгрессия между средней и обыкновенной бурозубками выявилась не в длине зубного ряда нижней челюсти, а в высоте нижней челюсти /Ruprecht, 1971/.

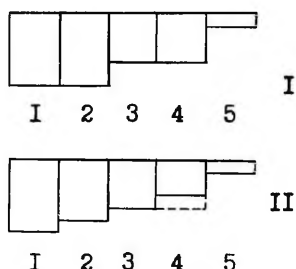
Одонтологические признаки. Зубы у средней бурозубки в общем мелкие. Промежуточные (одновершинные) зубы верхней челюсти конусовидные, с острыми вершинами. Хотя их строение повреждено значительной индивидуальной и возрастной изменчивостью, но сохранилась видовая специфика строения зубов. Характерно, что продольный диаметр оснований коронок первого промежуточного больше его высоты (у одного индивида, например, 0,85 и 0,75 мм; в среднем 0,76 и 0,71 мм). На задней стороне зубов (особенно первого) имеется вырезка, вследствие чего они кажутся редко стоящими. Относительно сильно развит четвертый одновершинный зуб, который нередко больше третьего. Индивидуальная изменчивость одонтологических признаков (варьирование соотношения промежуточных зубов) у средней бурозубки по данным литературы выражена примерно как у обыкновенной бурозубки, но сильнее, чем у малой /Долгов, 1985; Ивантер, 1976; Строганов, 1957/. Мы обнаружили два типа промежуточных зубов (рис. I):

Тип I Парная группировка: первые два в общем одинаковой величины и крупнее двух следующих, равных между собой; пятый очень мал, примерно на половину или даже меньше половины мельче четвертого ($I=2 > 3=4 > 5$)

Тип II Первые четыре одновершинных зуба образуют единую (убывающую от первой к четвертой) группу; пятый, как и у первого типа, слабо развит; чет-

верный промежуточный может быть равен третьему ($I > 2 > 3 \geq 4 > 5$).

Рис. I Варьирование соотношения промежуточных зубов (I-5) верхней челюсти средней бурозубки. I, II - типы варьирования.



Изучение морфометрических особенностей средней бурозубки в Эстонии вызывает разносторонний интерес. Это важно как с позиции популяционной морфологии, экологии, генетики (с точки зрения микроэволюционных изменений), так и с точки зрения целей практической видовой диагностики. При незначительности межвидовых отличий видовую дифференцировку затрудняет еще до сих пор слабо изученная популяционная, географическая, индивидуальная, половая, возрастная и сезонная изменчивость многих основных морфометрических показателей. Недостаточная изученность землероек в Эстонии, тем более, что материал о новом виде в нашей республике, о средней бурозубке, незначительный, вызывает необходимость специального исследования эстонской фауны насекомыхядных.

Литература

- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. - М., 1985. - 220 с.
- Докучаев Н.Е. Сезонные изменения веса тела у средней и крупнозубой бурозубок в Северо-Восточной Сибири//Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биологии. - 1983. - Т. 88. - Вып. 2. - С. 36-42.
- Ивантер Т.В. О видовой диагностике и внутривидовой таксономии землероек Карелии//Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. - Петрозаводск, 1976. - С. 59-68.
- Ивантер Т.В. Материалы по морфологии средней бурозубки Карелии//Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. - Петрозаводск, 1978. - С. 68-82.

- Добов И.В. Изменчивость краниометрических признаков средней бурозубки Мещеры// Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих: Тез. докл. Всес. совещ. - М., 1983. - С. II8-II9.
- Пучковский С.В. Материалы по морфометрии бурозубок (Soricidae, Mammalia)//Териология. - Новосибирск, 1974. - Т.2. - С. 42-47.
- Строганов С.У. Звери Сибири. Насекомоядные. - М., 1957. - 240 с.
- Удин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. - Новосибирск, 1971. - 170 с.
- Aul J. Kodumaa neljajalgset (kahepaiksed, roomajad, imetajad). - Tartu, 1931. - Lk. 80-87.
- Buchalczyk T., Raczynski J. Taxonomischer Wert einiger Schädelmessungen inländischer Vertreter der Gattung Sorex Linnaeus, 1758 und Neomys Kaup//Acta Theriol. - 1961. - Vol. 5, N 9. - P. 115-124.
- Greve K. Säugetiere Kur-, Liv-, Eßtlands. - Riga, 1909. - S. 19-44.
- Kuuse S. Jälle veidi karihiirtest//Eesti Loodus. - 1985. - Nr. 1. - Lk. 28-33.
- Kuuse S., Masing M., Timm U. Eestis leiti teist korda laanekarihiir//Eesti Loodus. - 1986. - Nr. 2. - Lk. 103.
- Ling H. Rohkem tähelepanu karihiirtele ja teistele pisiimetajatele//Eesti Loodus. - 1974. - Nr. 5. - Lk. 283-288.
- Ruprecht A. Taxonomic value of mandible measurements in Soricidae (Insectivora)//Acta Theriol. - 1971. - Vol. 16, N 21. - P. 341-357.
- Siivonen L. Über die Grössenvariationen der Säugetiere und die Sorex macropygmaeus Mill: Frage in Fennoskandien//Ann. Acad. Sci. Fennicae. Series A, IV. - 1954. - H. 21. - S. 1-24.
- Siivonen L. Pohjolan nisäkkäät. - Helsinki, 1977. - S. 34-78.
- Skaren U., Jäderholm K. Skull structure of sympatric shrews (Sorex and Neomys fodiens) in central Finland//Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. - 1985. - Vol. 61, N 2. - P. 61-69.
- Tiit E., Parring A., Möls T. Tõenäosusteooria ja matemaatiline statistika. - Tallinn, 1977. - 470 lk.
- Wasmuth P. Tabellarische Naturgeschichte der Säugetiere der Ostseeprovinzen mit besonderer Berücksichtigung des Gouvernements Estland. - Reval, 1908. - S. 21-29.

MORPHOMETRICAL AND ODONTOLOGICAL FEATURES
OF THE LAXMANN'S SHREW (SOREX CAECUTIENS LAXM.)

S. Kuuse

S u m m a r y

In 1982 and 1985 four subadult specimens of the Laxmann's shrew were caught in the Estonian SSR. For the first time the occurrence of this species was mentioned in our territory. The morphometrical measurements of these four shrews were similar to those mentioned in the literature, except the width of the brain-case which appeared to be a little larger. The variation in the odontological features was analyzed: two types of the unicuspid teeth were mentioned. The best characteristics for distinguishing the Laxmann's shrew from the Common and the Lesser shrews are: the condylobasal length of the skull, the length of the denture on both jaw-bones (taking into consideration the age variability), and the height of the lower jaw. A good indicational feature is the allometrical ratio of the height of the lower jaw-bone and the length of the mandibular tooth row.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В ЗИМНИХ УБЕЖИЩАХ РУКОКРЫЛЫХ

Эве Лийва, Матти Мазинг

Зимовка рукокрылых всесторонне изучена как в Эстонской ССР /Линг, 1953; Поотс, 1956 и др.; Randle, 1969; Masing, 1982a и др.), так и на прилегающих территориях /Стрелков, 1958, 1971, 1974; Курсков, 1981 и др.; Паужа, Мальджюнайте, 1982; Мазинг, Буша, 1983; Буша, 1984/. Однако еще относительно мало известно об активности и поведении рукокрылых в зимнее время, что, очевидно, связано как с недостаточным количеством наблюдений, проводимых регулярно в течение зимы, так и с однородностью мест наблюдений. До последнего времени подобные наблюдения велись лишь в пещерах Эстонской ССР /Линг, 1953; Поотс, 1956; Randle, 1969/ и Ленинградской области /Стрелков, 1971, 1974/. В Ленинградской области получен наиболее интересный материал, являющийся результатом регулярных и продолжительных наблюдений и глубокого анализа накопленных данных.

В последнее время в республиках Прибалтики возник интерес к изучению рукокрылых не только в пещерах, но и в других типах зимних убежищ. Таким образом, за последние 10 лет в Эстонии и Латвии установлено большое значение убежищ относительно малого размера (погреба и подвалы) для зимовки двух обычных видов рукокрылых (Plecotus auritus и Eptesicus nilssonii). В отношении ночниц пока известна зимовка только в некоторых пещерах и погребах-подвалах /Masing, 1982a et al., Буша, 1984/. В Литве и в Калининградской области удалось найти зимующих рукокрылых (иногда в большом количестве) в старых фортах, особенно в их подземных ходах /Паужа, Мальджюнайте, 1982; Мазинг, Буша, 1983 и др./. Но так как форты имеются в основном только на территории старых крупных городов (Каунас, Калининград), то они, конечно, не могут играть особой роли в жизни рукокрылых других районов Южной Прибалтики.

До последнего времени в погребах-подвалах изучались в основном только видовой состав и численность рукокрылых, что

было важно для выяснения роли этих убежищ в общих чертах. Но в последние годы мы стали проводить здесь и регулярные наблюдения в течение всего года. Часть результатов работы (в основном о сезонной динамике численности зверьков и температурном режиме мест зимовки) уже опубликована на эстонском языке /Masing, 1981b, 1982b, 1984; Masing et al., 1982; Masing, Poots, 1984/.

В данной статье мы остановимся на двух аспектах: 1) сезонная динамика численности рукокрылых в подземных убежищах (в пещерах и в подвалах) как показатель, имеющий связь с многими сторонами жизни этих животных, и 2) питание рукокрылых в подземных убежищах в течение года.

Материал и методика

Наблюдения велись в одной пещере и в двух подвалах.

Пещера Клгазе (Северная Эстония, окрестности города Таллина; рис. 1А) вырыта в песчанике с целью добывания фосфорита в 20-х и 30-х годах нашего века. В 1940 году подземная добыча здесь прекратилась и пещера с тех пор пустует, хотя (особенно в последние годы) сюда довольно часто заходят случайные посетители. Пещера представляет собой систему ходов общей длиной около 4100 м. Высота и ширина ходов обычно 1,5–2,5 м, местами до 4 м. В некоторых местах пол залит водой. Эти "коридоры" находятся в сообщении с низкими углублениями, где непосредственно добывали фосфорит. Пещера имеет 8 входов, но благодаря тому, что все они расположены по одному краю, внешние климатические условия почти не влияют на температуру в задних ходах, и там круглогодично держится стабильная температура в пределах +6...10°C.

Подвалы Рутиквере и Хуукси (Центральная Эстония, близ гор. Пыльтсамаа; рис. 1, Б, В) расположены в развалинах главных зданий бывших имений. Они состоят из нескольких помещений высотой от 1,7 до 2,4 м. В Рутиквере подвал построен в основном из гранита (фундамент) и кирпича (потолок и верхняя часть стен), а в Хуукси – из известняка. Люди не пользуются этими помещениями уже несколько десятилетий; в стенах и потолке подвалов образовалось множество углублений и расщелин, где в основном и прячутся зимующие летучие мыши. На микроклимат подвалов значительное влияние оказывают внешние условия, так как потолки их нетолстые и на месте бывших дверей и окон сейчас зияют большие отверстия (особенно много их в

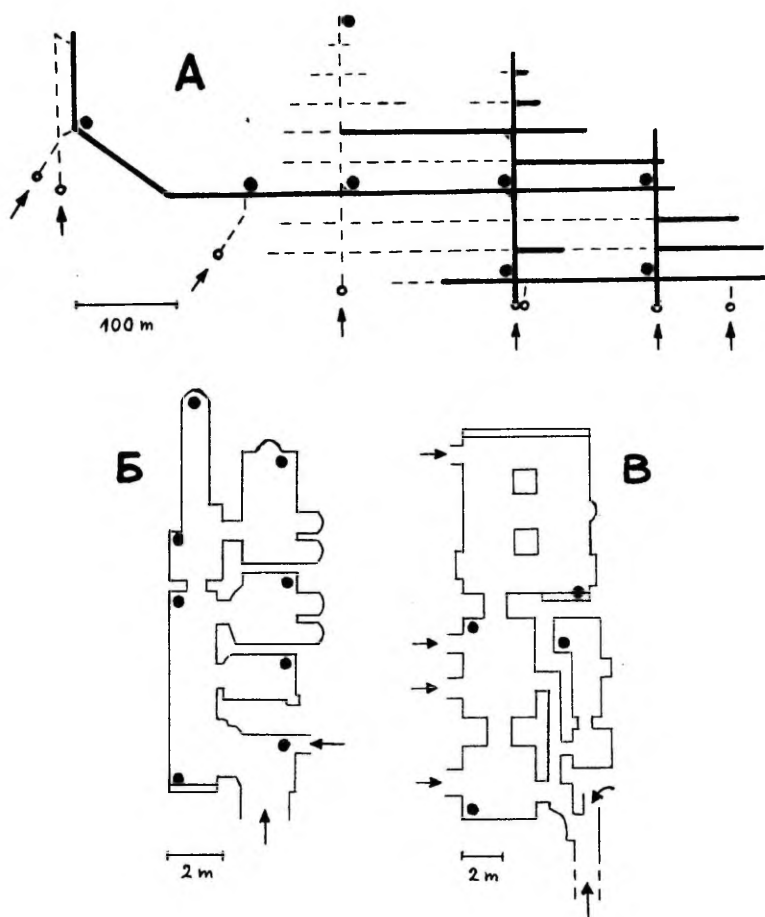


Рис. I. Схемы исследованных убежищ.

А - пещера Юлгазе: сплошная линия - просмотренные ходы, прерывистая линия - непросмотренные ходы; Б - подвал Рутиквере; В - подвал Хуукси.

Точками обозначены места измерения температуры воздуха.

подвале Хуукси).

Вышеописанные убежища – типичные места зимовки рукокрылых в Эстонии. Наблюдения в них ведутся регулярно с 1976 года, однако в данной статье мы рассматриваем в основном материал, собранный в 1984–1985 гг.

В пещере наблюдения велись с марта 1984 г. по июнь 1985 г., обычно один раз в месяц. Рукокрылых подсчитывали так, чтобы они не пробудились из спячки. Для облегчения работы мы осматривали только часть ходов общей длиной 2200 м, где по данным учетов последних 6 лет зимовало от 71 до 84%, в среднем 81% рукокрылых всех коридоров этой пещеры. В низких боковых помещениях наблюдения не велись, т.к. здесь рукокрылых было очень мало. Каждый раз измеряли температуру воздуха под потолком и над полом. Также собирали остатки съеденных насекомых (в основном передние крылья бабочек) с трех пробных площадок на расстоянии 20–100 метров от ближайших ходов.

Аналогичные наблюдения велись и в подвалах (с января 1984 г. по март 1985 г.), но значительно чаще – интервал между наблюдениями обычно не превышал недели. В подвале Рутиквере мы покрывали около половины пола бумагой, чтобы легче найти остатки насекомых; в пещере такая необходимость отпадала: на светлом песчаном полу крылья бабочек выделялись четко. В подвалах нам удалось наблюдать за всеми (или почти всеми) особями, а в пещере под наблюдением было, вероятно, около 50–80%.

Данные о внешней температуре получены от метеостанции Пяйнурме, которая находится на расстоянии 3–9 км от исследованных подвалов.

Авторы признательны нашим энтомологам проф. Х. Ремм и Я. Вийдалепп, которые помогали определять остатки насекомых.

Обсуждение результатов

Результаты наблюдений представлены на рисунках и в таблицах. В тексте мы ограничиваемся лишь их обсуждением.

I. Сезонная динамика численности рукокрылых в пещере и в подвалах

Динамика численности рукокрылых в убежищах в сопоставлении с температурными условиями показана на рис. 2–4.

На рис. 2 видно, что пещера Юлгазе играет определенную роль в жизни рукокрылых не только как место зимовки; она, по всей вероятности, связана и с другими (до сих пор мало изу-

ченными) аспектами их жизни. Например, выделение пика численности в середине августа, т.е. в осенний миграционный период, наводит на мысль, что M. dasycneme и M. daubentoni используют пещеру в качестве места остановки во время перелетов. (Хотя вернее, пожалуй, говорить о кочевках, т.к. миграции дальше 300 км у этих видов не известны.) Близость пещеры к морю, очевидно, способствует накоплению зверьков в ее окрестностях, поскольку странствующие рукокрылые могут концентрироваться на побережье. Но не исключена также возможность, что рукокрылые просто исследуют пещеру перед началом зимнего периода.

В сентябре наблюдается снижение численности рукокрылых. Чем это объясняется, не совсем ясно. Может быть, окончанием миграционного (кочевого) периода? Или более активным образом жизни перед зимовкой, связанным с необходимостью накапливать энергетические запасы на зимний период, что также может заставлять зверьков покидать подземелье и занимать на некоторое время надземные укрытия близ наиболее богатых кормовых участков.

Как и можно было ожидать, численность является наиболее высокой в середине зимы, в самое холодное время. Тогда в пещере можно найти от 100 до 300 особей (в зависимости от года и месяца) из 5 видов. Интересно отметить, что численность отдельных видов в течение зимы время от времени меняется. Это может быть объяснено, хотя бы частично, перегруппированием зверьков внутри пещеры.

В подвалах динамика численности рукокрылых (рис. 3-4) иная, чем в пещере. Дело тут, очевидно, как в размерах, так и в микроклимате убежищ. Зверьки, по-видимому, довольно тщательно выбирают себе места для зимовки, так как от этого в конечном счете зависит для них очень многое. В условиях Эстонии температура воздуха зимой весьма редко и ненадолго падает ниже -25°C . В подвалах с открытыми входами (типа Рутиквере и Хуукси) эти кратковременные похолодания вызывают снижение температуры в задних помещениях всего на несколько градусов. А в расщелинах стен и потолков, где зверьки обычно находятся в таких убежищах, влияние внешней температуры еще меньше. P. auritus и E. nilssoni приспособились к таким условиям и зимуют здесь (иногда по несколько недель или даже дольше) при отрицательных температурах до -3°C . В Эстонии установлены критические температуры зимовки для P. auritus $-2,24^{\circ}\text{C}$ и для E. nilssoni $-3,13^{\circ}\text{C}$. Эти показатели являются

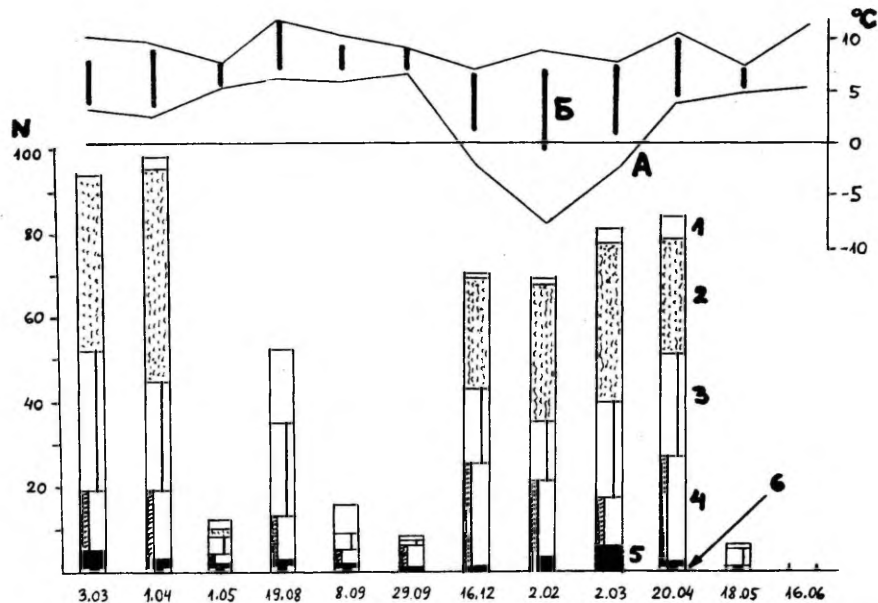


Рис. 2. Температурные условия и численность рукокрылых в пещере Шлазе.
 А - интервалы температур в пещере (в верхних слоях воздуха); Б - расположение зимующих рукокрылых в интервале температур. 1 - вид не определен, 2 - *E. nilssonii*, 3 - *M. daubentoni*, 4 - *M. dasycneme*, 5 - *P. auritus*, 6 - *M. brandti*.

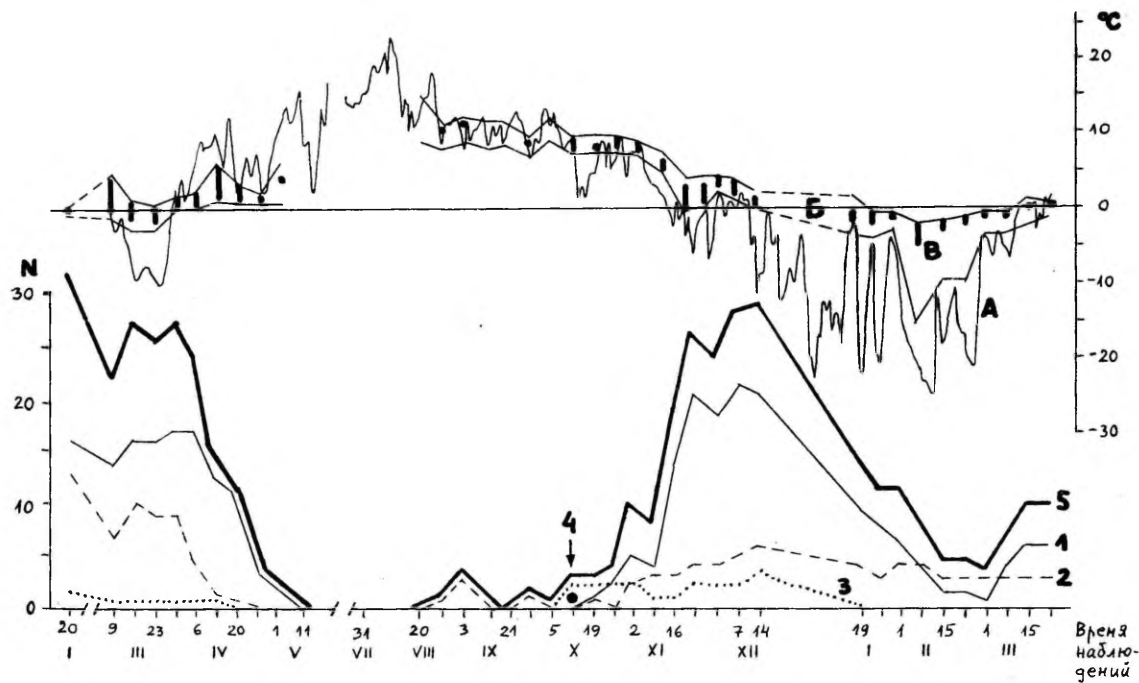


Рис. 3. Температурные условия и численность рукокрылых в подвале Рутиквере.
 А - среднесуточная температура воздуха в Пяйнурме; Б - интервалы температур в подвале (в верхних слоях воздуха); В - расположение зимующих рукокрылых в интервале температур. 1 - *E. nilssonii*, 2 - *P. auritus*, 3 - *M. daubentonii*, 4 - *M. nattereri*, 5 - все виды вместе.

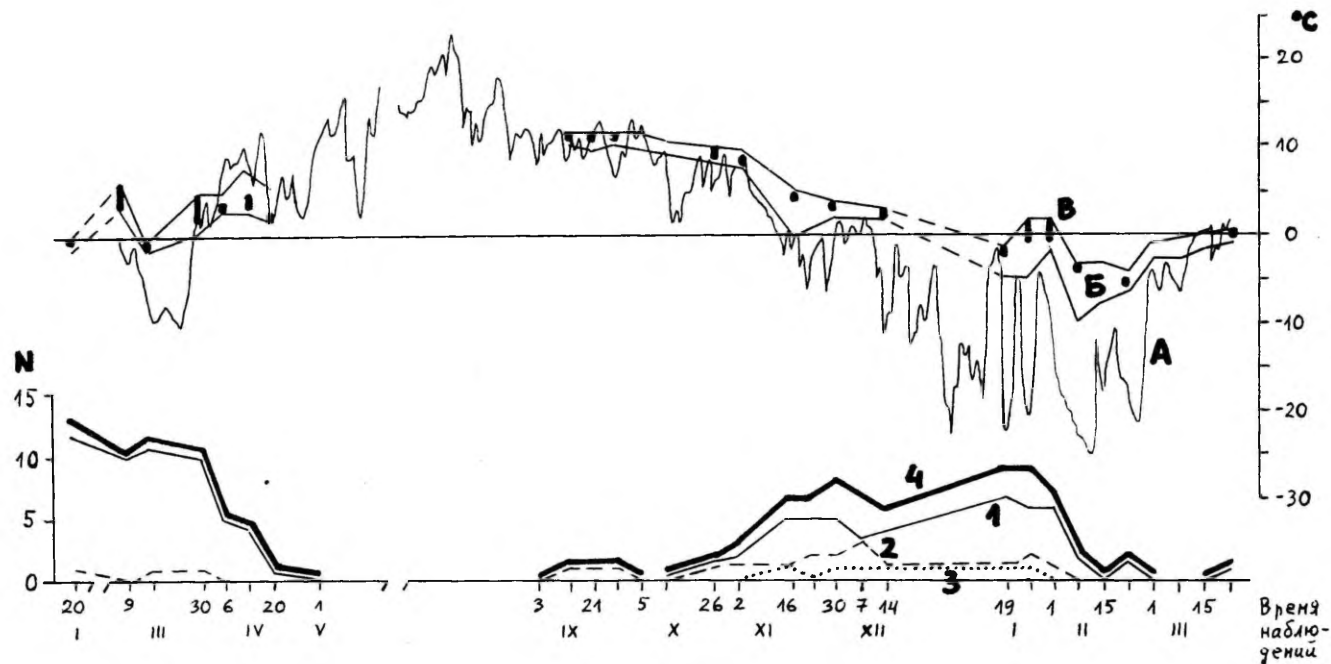


Рис. 4. Температурные условия и численность рукокрылых в подвале Хуукси.
 А, Б, В - см. рис. 3; 1 - *E. nilssoni*, 2 - *P. auritus*, 3 - *M. daubentoni*,
 4 - все виды вместе.

средними данными многих наблюдений за животными, которые просыпались и меняли место спячки в результате постепенного снижения температуры в зимних убежищах. Ниже критической температуры продолжение спячки невозможно (Masing, 1981b). Но зима 1984/85 гг. оказалась особой. Сильные морозы держались необычайно долго: по сравнению с зимой 1983/84 гг., когда морозных дней с температурой -25°C и ниже было зарегистрировано всего 2, зимой 1984/85 гг. их было 24 (!). При этом в течение двух суток температура воздуха снизилась до -34°C . За этот период температура в задних уголках подвалов упала до $-3...-6^{\circ}\text{C}$, т.е. ниже критической температуры зимовки рукокрылых. Вследствие этого рукокрылые покинули убежище. Нужно подчеркнуть, что описанное тут явление носит массовый характер, т.к. аналогичная картина наблюдается во всех зимних убежищах такого типа, а их на территории Эстонии тысячи (Masing, 1982a). Все же в эту экстремальную зиму мы не находили погибших зверьков больше, чем в нормальные зимы. (В подвале Рутиквере раньше иногда находили по одному мертвому зверьку за зиму, обычно это был *P. auritus*; зимой 1983/84 гг. здесь обнаружен один мертвый ушан, а в суровую зиму 1984/85 гг. также один ушан; в подвале Хуукси за обе зимы мертвых рукокрылых вообще не находили.)

2. Питание рукокрылых в подземных убежищах

О том, что в песчаниковых пещерах можно находить крылья бабочек, оставленные там кормящимися рукокрылыми, известно уже давно. Но в наших краях исследования по питанию рукокрылых в подземных убежищах до сих пор не велись. Можно лишь отметить, что П. П. Стрелков (1971:260), изучавший зимовку рукокрылых в Ленинградской области, считает употребление ими зимующих на стенах пещер насекомых в качестве корма мало-реальным.

Для уточнения этих вопросов нами были проведены сборы остатков пищи рукокрылых в исследованиях убежищах. Особенно заинтересовали нас две проблемы: 1) в какое время года и при каких микроклиматических условиях возможно здесь питание рукокрылых, 2) какими видами насекомых питаются рукокрылые, какая доля приходится на те виды насекомых, которые зимуют вместе с летучими мышами.

Ответы на оба вопроса можно частично найти в таблицах I и 2. В пещере остатки съеденных насекомых встречались в течение всего зимнего периода (с октября по март). В основном это были крылья бабочек *Triphosa dubitata* и *Scoliopteryx li-*

batrux, которые зимуют в той же пещере. Остатки же насекомых, не найденных зимовавшими в пещере, были обнаружены (на расстоянии 20–50 м от входа) в основном только в теплое время года. Очевидно, рукокрылые приносили этих насекомых в пещеру извне.

В подвалах характер питания рукокрылых в общем аналогичен, хотя в наиболее холодные месяцы (с декабря по март) остатков насекомых накопилось мало. Объяснить это можно, по-видимому, более холодным микроклиматом подвалов, где рукокрылым невыгодно тратить энергию на питание; впрочем и нужды для этого здесь, вероятно, меньше, чем в пещерах, где теплее и энергетические ресурсы зверьков должны расходоваться быстрее. Кстати, в подвалах концентрация зимующих насекомых гораздо выше, чем в пещерах (что, очевидно, опять связано с более холодным микроклиматом подвалов) и не исключено, что это одна из причин, почему численность рукокрылых в некоторых подвалах возрастает весной и осенью, когда добывание корма в подземелий затруднено.

Интересно отметить, что подземные убежища используются рукокрылыми и летом в качестве "ночных столовых", хотя днем летучих мышей там может и не быть.

Заключение

В статье затронуты некоторые вопросы экологии рукокрылых в Эстонской ССР. Выяснилось, что динамика численности рукокрылых в подземных убежищах (пещерах и подвалах) может быть связана с разными явлениями в их жизни. При снижении температуры среды ниже критического уровня зимовки рукокрылые покидают зимние убежища, иногда в значительном количестве. В подземных убежищах летучие мыши питаются в течение всего года, хотя при низкой температуре среды это наблюдается редко. Установлено, что зимой рукокрылые питаются теми видами бабочек, которые зимуют вместе с ними, а в другие периоды года корм состоит из других видов.

Таблица I

Сезонные изменения в количестве найденных остатков насекомых, съеденных рукокрылыми в пещере Плгазе

	Число передних крыльев насекомых										
	1984					1985					
	IV VIII	V- VIII	IX	X- XII	XI- II	III- IV	V- V	VI- VI	VI	VI	
Macrolepidoptera											
<i>Triphosa dubitata</i>	I	26	97	60	187	81	85	60	21	II	
<i>Scoliopteryx libatrix</i>		6	21	26	6	2	I				
<i>Cerastis leucographa</i>		5									
<i>Orthosia gothica</i>		2									
<i>O. stabilis</i>		I									
<i>O. incerta</i>		6									
<i>Xylena vetusta</i>		I									
<i>Conistra vaccinii</i>		I									
<i>Lycia hirtaria</i>				I							
<i>Allophyes oxyacanthae</i>					I						
<i>Inachis io</i>					2						
<i>species</i>									3		
Trichoptera											
<i>Micropterna lateralis</i>		2	3	4		I					
Neuroptera											
<i>Chrysopa sp.</i>									I		
Coleoptera											
Итого		17	35	122	93	193	84	87	60	24	II

Таблица 2

Сезонные изменения в количестве найденных остатков насекомых, съеденных рукокрылыми в подвале Рутиквере

	Число передних крыльев насекомых										
	1984						1985				
	III	IV	V-VII	VIII	IX	X	XI	XII-I	II-III		
Macrolepidoptera											
<i>Triphosa dubitata</i>			I	I	I36	I23	IOO	I5	4		
<i>Scoliopteryx libatrix</i>					7	2I	I	2			
<i>Agrotis clavis</i>				2							
<i>A. exclamationis</i>				4							
<i>Xestia c-nigrum</i>				2							
<i>X. sexstrigata</i>					I						
<i>Diarsia brunnea</i>				3							
<i>Mythimna impura</i>				2							
<i>M. comma</i>				I							
<i>M. pallens</i>				3							
<i>M. turca</i>				2							
<i>Apamea monoglypha</i>				4							
<i>A. crenata</i>				2							
<i>Noctua pronuba</i>					I						
<i>Amphipyra perflua</i>					I						
<i>Inachis io</i>					2						
Neuroptera											
<i>Chrysopa sp.</i>					I						
Coleoptera											
					I						
Итого			I	26	150	144	IOI	I7	4		

Литература

- Буша И.К. О зимовке рукокрылых в Латвии//Фаунистические, экологические и этологические исследования животных. - Рига, 1984. - С. 147-158.
- Курсков А.Н. Рукокрылые Белоруссии. - Минск, 1981. - 135 с.
- Линг Х.И. Материалы по фауне летучих мышей Эстонской ССР// Юбилейный сборник Общества естествоиспытателей АН ЭССР. - Тарту, 1953. - С. 293-312.
- Мазинг М.В. О местах зимовки рукокрылых в Эстонии//Рукокрылые. Вопросы териологии. - М., 1980. - С. 196-198.
- Мазинг М., Буша И. О зимовке рукокрылых в Южной Прибалтике// Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц. - Тарту, 1983, № 16. - С. 102-114.
- Паужа Д.А., Мальджюнайте С.А. О зимовке рукокрылых в Каунасе//Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. - М., 1982. - Ч.2. - С. 305.
- Поост Л.К. О зимовке летучих мышей в Эстонской ССР//Ежегодник общества естествоиспытателей АН ЭССР, 49. - Таллин, 1956. - № 49. - С. 219-226.
- Стрелков П.П. Материалы по зимовкам летучих мышей в Европейской части СССР//Труды ЗИН АН СССР. - 1958. - XXV. - С. 255-303.
- Стрелков П.П. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (*Chiroptera, Vespertilionidae*) Ленинградской области//Труды ЗИН АН СССР. - 1971. - XLVIII. - С. 251-303.
- Стрелков П.П. Опыт кольцевания рукокрылых на местах зимовок//Материалы Первого Всесоюзного совещания по рукокрылым. - Л., 1974. - С. 21-30.
- Masing M. Nahkhiirte talvitumisest Lääne-Eestis//Loodusevaatlusi, 1979, 1. - Tallinn, 1981a. - lk. 172-182.
- Masing M. Nahkhiirte talvitumisest madalatel õhutemperatuuridel//Eesti Loodus. - 1981b. - Nr. 12. - lk. 760-764.
- Masing M. On the hibernation of bats in Estonia//Myotis. - 1982a. - S. 5-10.
- Masing M. Õhutemperatuurist nahkhiirte talvituspaikades// Eesti ulukid. - Tallinn, 1982b. - lk. 67-74.
- Masing M. Lendlased. - Tallinn, 1984. - 110 lk.

Masing M., Keppart P., Keppart V. Nahkhiirte talvitumisest Põhja-Eestis//Loodusevaatlusi 1980, 1.- Tallinn,1982. - Lk. 99-115.

Masing M., Poots L. Nahkhiirte talvitumisest Lõuna-Eestis//Loodusevaatlusi, 1981, 1. - Tallinn, 1984. - Lk. 95-109.

Randla T. Nahkhiirte talvitumisest Põhja-Eestis//Loodusuuri-
jate Seltsi aastaraamat,60. - Tallinn, 1969. - Lk. 138-
155.

ECOLOGICAL OBSERVATIONS IN THE WINTER QUARTERS OF BATS

E. Liiva, M. Masing

S u m m a r y

Observations were made in the underground winter quarters of bats - in one artificial cave and in two abandoned cellars (Fig. 1) from January, 1984 to June, 1985. In the cave the interval between observations was usually one month while in cellars it was one week. In the cave M. dasycneme and M. daubentoni were found in high numbers already in mid-August. This is probably connected with their migration activities or seeking for winter quarters (Fig. 2). Relatively low numbers of bats in September were probably caused by their pre-hibernation feeding activities. High numbers were reached again in midwinter and in early spring.

In the cellars it has been possible to count all (or almost all) bats roosting there. P. auritus appeared in cellars already in September while E. nilssoni came here mostly in November (Fig.-s 3-4). After prolonged frost most bats disappeared from the cellars, probably flying to other winter quarters. This phenomenon has, in fact, a mass-character because there are thousands of winter quarters of cellar type in Estonia.

In Tables 1-2 the seasonal variation in the number of insect remnants found in the feeding sites of bats in underground roosts is shown. In caves bats can feed all year round (in winter only the remnants of Macrolepidoptera, hibernating there - S. libatrix and T. dubitata - have been found) but in cellars they do it very rarely in winter. These differences are, probably, due to the lower environmental temperature of cellars in winter when feeding becomes energetically too expensive. Here it can be added that the concentration of hibernating insect prey in cellars is much higher than in caves (again, possibly, due to differences in the temperature conditions) and this might be one of the reasons why in some cellars bats are most numerous in autumn and in spring when feeding outdoors becomes a problem.

ЗИМНЕЕ ПЕРЕДВИЖЕНИЕ РУКОКРЫЛЫХ МЕЖДУ УБЕЖИЩАМИ

Матти Мазинг

Настоящее сообщение является логическим продолжением предыдущей статьи данного сборника о рукокрылых, где рассматривался конкретный материал, собранный из трех мест в течение 18 месяцев.

Наблюдения, проведенные в Рутиквере и Хуукси в 1984-85 гг., показали, что во время длительных морозов рукокрылые покидают зимние убежища. Однако в этих местах нам не удалось узнать, продолжали ли зверьки спячку в других убежищах или же погибали во время поисков подходящего убежища.

Ниже будут рассмотрены некоторые аспекты передвижения рукокрылых зимой, особенно в связи с температурными условиями среды.

Данный вопрос неоднократно обсуждался в литературе (см. Стрелков, 1971, 258) и нет необходимости повторять сказанное. Однако до сих пор исследовались передвижения рукокрылых между зимними убежищами в основном в районах с более мягкими зимами; для нашего же края по этому вопросу еще очень мало известно. П.П. Стрелков, исследовавший зимовку рукокрылых в Ленинградской области, сообщает, что зверьки редко перемещались между соседними пещерами зимой (Стрелков, 1971, 260). Аналогичная картина наблюдалась и в пещерах Эстонии. Однако, как было сообщено в предыдущей статье, рукокрылые трех видов (*E. nilssoni*, *P. auritus* и *M. daubentoni*) покидали свои убежища под влиянием сильных морозов на микроклимат убежища. Кроме того, имеется много наблюдений - как других исследователей, так и наших (Стрелков, 1971, 1974; Мазинг, Буша, 1983) - о том, что после кольцевания рукокрылых в зимних убежищах значительная часть их (до 90%!) исчезает. Если в обширных пещерах исчезновение зверьков можно объяснить их передвижением в недоступные исследователю места в пределах пещеры, то в убежищах меньшего размера, где таких мест, как правило, нет, это объяснение исключено. Здесь исчезнувшие зверьки наверняка покидали убежище.

В предыдущей статье нам не удалось доказать перемещения

рукокрылых из одного убежища в другое, хотя по динамике численности в подвалах видно, что в течение зимы зверьки (особенно *E. nilssoni*) то появлялись в этих убежищах, то опять исчезали.

Но нам известны соответствующие наблюдения из других мест Эстонии. Например, имеется довольно много данных о том, что некоторые особи *E. nilssoni* появлялись в убежищах лишь после сильных морозов, иногда только во второй половине зимы. В этих случаях зверьки, очевидно, вынуждены были покидать убежища, менее защищенные от мороза. Так как этот вид предпочитает зимовать в холодных местах с температурой воздуха около 0 °С, то он, естественно, довольно долго задерживается в прохладных убежищах (иногда, по-видимому, весь зимний период), а не передвигается в более теплые подземелья. Можно предполагать, что эти малозащищенные от мороза убежища (хотя бы часть из них) — надземного типа (дупла деревьев, полости в стенах и крышах зданий и др.). Известно несколько случаев нахождения *E. nilssoni* в поленницах дров в холодное время года. В Западной Эстонии, где климат мягче, рукокрылые, очевидно, используют весьма распространенные здесь старье ограждения из известняковых плит или же трещины в старых каменных зданиях.

Что касается других видов рукокрылых кроме *E. nilssoni*, зимующих в Эстонии, то доказательств об их передвижении между зимними убежищами мало. В одном случае две особи *E. nilssoni* и один *P. auritus* появились в одном погребе в середине марта. Погребом пользовались люди и в течение зимы ежедневно посещали его. Расщелин в стенах и потолке не было, так что зверьков наверняка заметили вскоре после их появления здесь. Очевидно, зверьки влетели в погреб через узкие щели в дверях (шириной в I-I,5 см).

Но не всегда рукокрылым удается находить новое убежище. В морозный день 28 декабря 1977 г. работники роддома г. Тарту (здание находится в парке в центре города) заметили между оконными стеклами порхающую летучую мышь. В следующий день зверек находился там же, но больше не двигался. Еще через день выяснилось, что он погиб (вероятно, замерз, т.к. не смог выбраться из узкого и очень холодного пространства). Первоначальное его порхание было, по-видимому, попыткой покинуть непригодное убежище. Зверек оказался самкой *E. nilssoni*, после смерти она весила 9 г, что указывает на сильное истощение энергетических ресурсов (обычно в это время зимую-

шие особи его вида, пола и размеров весят на 3-5 г больше). Очевидно, этот зверек залетел в поисках зимнего убежища в междуоконье в ночь на 28 декабря, ранее там его не было (а в кабинете врача его, естественно, заметили бы сразу).

Зарегистрировано также замерзание *M. daubentoni* (два случая, при температуре воздуха около -2°C) и *F. auritus* в подвалах, но не доказано, что они прилегли в убежище зимой. Скорее наоборот - в одном случае путем кольцевания установлено, что замерзшая в середине зимы *M. daubentoni* находилась там с осени. Обычно ночницы покидают убежище до того, как температура воздуха упадет там ниже нуля.

Приведем также данные по самым низким температурам, при которых мы находили зимующих рукокрылых. (Температура воздуха измерялась на расстоянии нескольких сантиметров от зверька.) В некоторых случаях особи *E. nilssoni* наблюдались при -5°C , хотя и в течение относительно короткого времени. При $-5,5^{\circ}\text{C}$ отмечено пробуждение одной особи из спячки. Остальные две особи, зимующие вместе с ней, покинули это место уже раньше, при температуре -4°C /Masing, 1981/. Длительная спячка (более нескольких суток) *E. nilssoni* ниже $-3,5^{\circ}\text{C}$ по нашим наблюдениям невозможна. Особи *F. auritus* также неоднократно наблюдались при отрицательных температурах. Рекордной была температура $-3,7^{\circ}\text{C}$, которую зверек выдерживал в течение нескольких часов, после чего он исчез. Продолжительная спячка этого вида при температуре ниже $-2,5^{\circ}\text{C}$ нами нигде не регистрировалась. При -2°C отмечалась спячка одной особи *M. daubentoni* и одной *V. barbastella* (в Калининграде). *M. nattereri* зимовала при $-0,3^{\circ}\text{C}$ в Эстонии и при 0°C в Калининграде. В Каунасе *E. serotinus* зимовал при 0°C . Спячка *M. brandti* и *M. dasycneme* ниже 0°C нигде не зарегистрирована. Приведенные здесь данные могут оказаться полезными при поисках зимних убежищ рукокрылых и в других районах.

Предполагаем, что в случаях передвижения летучих мышей между убежищами зимой эти убежища должны быть разного типа. Длительные наблюдения, проводившиеся нами в близко расположенных убежищах одного типа (например, пещер), доказывают, что зверьки там исключительно редко передвигаются из одного убежища в другое.

На перемещения, по-видимому, влияют и другие факторы. Например, относительно высокая температура среды ($+6...+10^{\circ}\text{C}$) в некоторых пещерах, при которой длительная зимовка может быть затруднена по причине высоких энергетических

затрат: 1) прямое влияние температуры среды на обмен веществ зверьков и 2) косвенное ее влияние – активные зверьки вызывают пробуждение спящих тем чаще, чем выше температура в убежище (получается своего рода биологическая цепная реакция). Однако эти явления еще малоизучены. Поэтому ограничимся только предположениями, основанными на немногочисленных наблюдениях, проводившихся, однако, в течение уже более 10 лет.

Литература

- Мазинг М., Буша И. О зимовке рукокрылых в Южной Прибалтике// Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц. – Тарту, 1983, № 16. – С. 102-114.
- Стрелков П.П. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Ленинградской области//Труды ЗИН АН СССР. – 1971. – XVIII. – С. 251-303.
- Стрелков П.П. Опыт кольцевания рукокрылых на местах зимовок// Материалы Первого Всесоюзного совещания по рукокрылым. – Л., 1974. – С. 21-30.
- Masing M. Nahkiirte talvitumisest madalatel õhutemperatuuridel//Eesti Loodus. – 1981. – Nr. 12. – Lk. 760-764.

MOVEMENTS OF BATS BETWEEN WINTER QUARTERS

M. Masing

S u m m a r y

In the previous paper of this book we have shown that bats disappeared from the winter quarters during prolonged frost. These data indicated that bats probably have several roosting sites between which they can move during winter.

In this paper some problems connected with these movements are discussed and some observations where bats appeared in roosts in cold time of the year are described.

In the case of E. nilssoni such movements have been ascertained several times. One case is known for P. auritus. Some bats (M. daubentoni and P. auritus) have been found frozen in the badly protected winter quarters and in one case a female E. nilssoni appeared between window-frames at severe frost and froze there, unable to get out.

We have found bats hibernating at quite low temperatures. The most lower of them for certain species were: E. nilssoni - $-5,5$; P. auritus - $-3,7$; M. daubentoni and B. barbastella - -2 ; M. nattereri - $-0,3$; M. brandti, M. dasycneme and E. serotinus - about 0°C . Still, at very low temperatures (such as $-5,5$ and $-3,7^{\circ}\text{C}$) bats did hibernate no longer than only some hours. After that they arouse and left these places. We have observed no specimen of E. nilssoni to hibernate for a longer time (several days) at a lower temperature than $-3,5^{\circ}\text{C}$ and those of P. auritus - $-2,5^{\circ}\text{C}$. Myotis-species usually leave the place before the temperature falls below zero.

It is supposed that several other factors, besides the falling of environmental temperature under the critical level of hibernation, may cause movement of bats between winter quarters. In relatively warm caves (or parts of caves) with the temperature $+6...+10^{\circ}\text{C}$ hibernation probably becomes energetically too expensive. Higher temperatures can act on bats in several ways: 1) lifting their metabolism rate, 2) increasing the number of active bats that cause more frequent arousal of the sleeping ones (an example of biological chain reaction).

LEETHIIRE POPULATSIOONI VANUSELISEST
JA SOOLISEST STRUKTUURIST PAIMSES

Urmas Lekk

Praegusaegse ökoloogia üheks olulisemaks probleemiks on populatsioon ja arvukuse dünaamika regulatsioonimehanismide selgitamine. Üldtunnustatud seisukoha järgi on populatsioon organismide eksisteerimise peamine vorm ja mikroevolutsiooni elementaarüksus, mis tervikuna reageerib muutuvatele keskkonnatingimustele (Ling H., 1977; Шварц С., 1967; Большаков В.Н., Кубанцев Б.С., 1984).

Kuna termini populatsioon variante on tegelikkuses ilmselt sama palju kui aktiivselt töötavaid biolooge maailmas (Большаков В.Н., Кубанцев Б.С., 1984), siis on edaspidi terminit 'populatsioon' kasutatud H. Lingi (1977) järgi (täpsustamata ja üldises tähenduses) kui uuritava alal esinevate ühe liigi isendite kogumit.

Käesoleva töö eesmärgiks oli:

1) leethiire (Clethrionomys glareolus Schreb.) suhtelise asustustiheduse ja selle dünaamika selgitamine Palmse ümbruse populatsioonis;

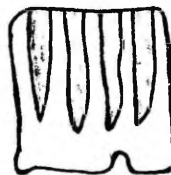
2) vanusgruppide eraldamine morfoloogiliste tunnuste (molaari juure areng; kehamõõtmed) alusel ning vanuselise struktuuri dünaamika uurimine;

3) soolise struktuuri muutuste selgitamine; erinevate vanusgruppide viljakuse muutuste kindlakstegemine ja nende seos arvukusega.

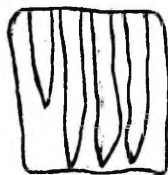
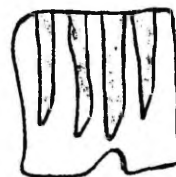
Nimetatud probleemide lahendamisel kasutati 1978... ..1985 bioloogia II kursuse üliõpilaste selgroogsete zooloogia välipraktika käigus ning 1982... 1984 autori poolt Palmse ümbrusest (Rakvere raj.) kogutud materjali. Hiired püüti lineaarse lõksuliiniga palu- ja salumetsast, lõksude vahekaugus oli ca 5 m. Püügiaeg oli igal aastal 24. juunist 7. juulini. Kokku püüti 565 leethiirt (219 ♀♀; 346 ♂♂). Vanuse määramisel võeti aluseks alumise esimese molaari - M_1 juure arengu aste (Европейская ... , 1981; jn. 1). Selle alusel püstitatud vanusrühmade vahel analüüsiti erinevusi kehamõõtmetes ja nende indeksites: tüve pikkus (L), saba pikkus (C), tagakäpa pikkus (P), mass (m_a), C/L, P/L, m_a/L . Erinevuse olulisuse hindamisel (tasemel $p > 0,5$) ka-



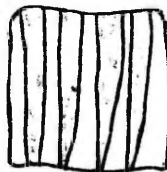
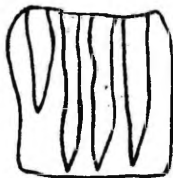
I



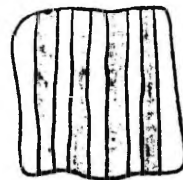
II



III



IV

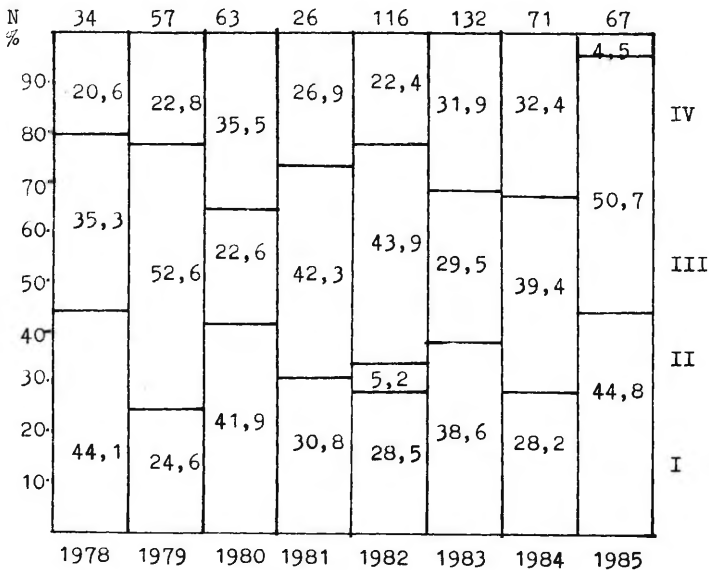


Joonis 1. M_1 juure arengu alusel eraldatavad vanusegrupid (I - IV).

sutati Studenti e. t-kriteeriumi (Jalasto, 1978). Lõhkamisel selgitati järgmisi sigimise näitajaid: emastel loodete ja implantatsioonitäppide arv emakas, isastel testiste pikkus, kusjuures suguküpseiks loeti isased testise pikkusega vähemalt 8 mm ja massiga 350 mg (Большаков В., Васильев А., 1975; Ивантер Э., 1975). Suhtelise asustustiheduse (isendit 100 lõksuööpäevas) arvutamisel arvestati kindiläinud ja söödata lõksud koefitsiendiga 0,5. Aluseks võeti püügi kolm esimest ööpäeva. Selle aja jooksul saadi ca 60 % materjalist. Tõenäoliselt iseloomustab see aeg kõige paremini antud piirkonna hiirte asustustihedust, kuna järgnevatel päevadel suureneb invasioon (eriti noorte isaste) naaberaladelt (Krylov D., 1975; Турутина Л.В., 1982; Сафронов В.М., 1983).

Kogutud andmeil aastaist 1978...1985 domineerisid püügiperioodil samal aastal sündinud isendid - 65 % populatsioonist.

Enamikul aastatel oli vanuseline struktuur vaadeldaval ajavahemikul ühesugune: talvitunud isendid (I vanusgrupp); 1,5...3-kuused isendid (III) ja kuni 1,5-kuused (IV) (jn. 2).



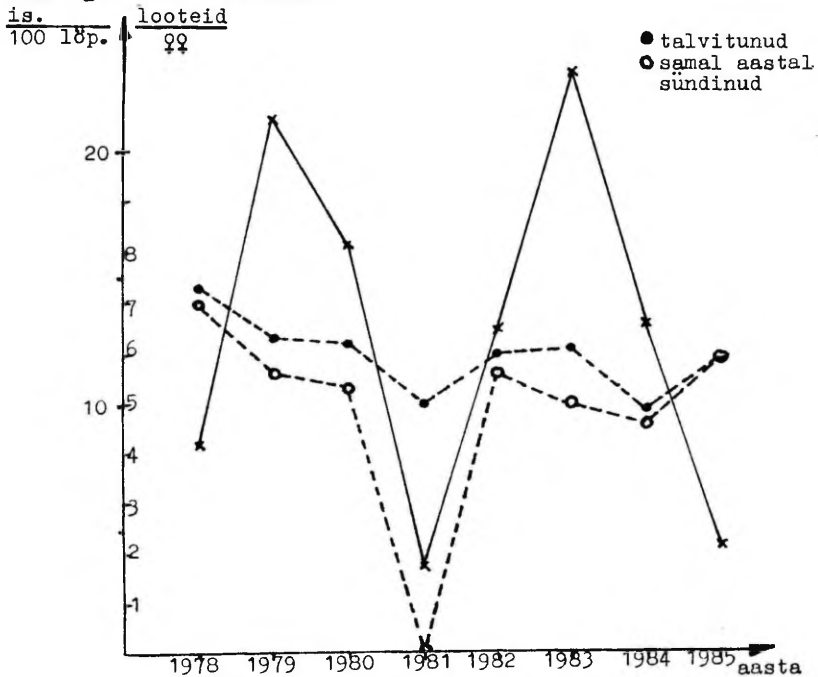
Joonis 2. Vanusrühmade osakaal (%) Palmse ümbruse leet-hiirte populatsioonis (tulba kohal isendite arv).

Erandlik oli 1982. aasta, kus populatsioonis leidis ka 3...4-kuuseid leethiiri (M_1 juure alge olemas), s.o. II vanusgrupp. Nende arvukus oli aga madal - 6 isendit (5 ♀ ♀; 1 ♂ ♂). Üldse püüti sel aastal 116 leethiirt. Kuna II vanusgrupi isendid on maksimaalselt 4-kuused, siis võib oletada, et esimene generatsioon leethiiri sündis 1982. a. märtsikuus.

Eestis algab leethiirte sigimine tavaliselt aprillis-mais (Aul J. jt., 1957). 1982. a. võis varasemat sigimise algust soodustada eelkõige 1981/1982. a. pehme talv ja suhteliselt varane kevad.

III ja IV vanusgrupi isendid (maksimaalselt 3-kuused) sündisid kõigil aastatel aprillis-juunis.

Leethiirte vanuse määramise meetoditest (kehamõõtmete, tuumuse, silmaläätse kaalu jt. järgi) on M_1 alusel määramine kõige täpsem (Gliwicz J., 1983; Тупикова Н.В. и др., 1970; Башенина Н.В., 1975) ning ka käesolevas töös toetuti eelkõige sellele meetodile.



Joonis 3. Leethiire suhtelise asustustiheduse dünaamika Palmes (aluseks 3 esimese ööpäeva tulemused) (—) Talvitunud ja samal aastal sündinud leethiirte viljakus (looteid/♀♀) (-----)

Püüti leida ka seost kehamõõtmete ning vanuse vahel. Mitmetes töödes (Ивантер Э.В., 1975; Оленев Г.В., 1982) toodud statistilised arvutused on näidanud, et kehamõõtmed on küllaldased ($p > 0,10$) erinevate leethiirte generatsioonide eraldamiseks. Täpsemaid tulemusi vanuse määramisel massi ja pikkusemõõtude (L, P, C) alusel annab indekse (m_a/L; C/L; P/L) kasutamine (Gliwicz J., 1983; Европейская ..., 1981), mis võimaldab elimineerida mõne mõõtme keskmistest piiridest kõrvalekaldumise üksikutel isenditel ning seega vältida viigu.

Järgnevalt on vastavate vanusgruppide all käsitletud järgmisi generatsioone: talvitunud isendid (I vanusgrupp); antud aasta esimene (III vanusgrupp) ja teine generatsioon (IV vanusgrupp).

Ülevaade leethiirte kehamõõtmete ja nende indekse seosest M₁ arenguastmega on esitatud tabelites 1 ja 2.

Kehamõõtmete (L ja C) alusel võib öelda, et 95 % usaldatavuse tasemel ($p = 0,05$) üheski generatsioonis emaste ja isaste mõõttudes olulist erinevust ei olnud.

Olulised erinevused ($p > 0,05$) ilmnisid (mõlema sugu poole andmed koos võetuna) järgmiste näitajate puhul:

1) tüve pikkus: (L)

I ja III vanusgrupi isendite vahel ($t = 14,8$),
III ja IV vanusgrupi isendite vahel ($t = 7,84$);

2) saba pikkus (C):

I ja III vahel ($t = 4,61$); III ja IV vahel ($t = 3,94$);

3) mass (m_a):

I ja III vahel ($t = 10,62$); III ja IV vahel ($t = 9,21$).

Eespool toodut kinnitavad ka vastavate indekse alusel saadud tulemused (tabel 2).

Eelnevast järeldub, et Palmse ümbruse populatsiooni leethiirte generatsioone võib määrata lähtudes kehamõõtmetest ja nende indeksest. Teades iga generatsiooni vanuspiire (oluliselt arvestamata sesoonseid muutusi molaaride arengus), võime küllalt suure tõenäosusega määrata isendi vanuse ka kehamõõtmete järgi. Kindlasti peaks määrama leethiirte vanust varakevadistel generatsioonidel, sest siis on leethiirte (s.h. ka M₁ juure) kasv intensiivne. Nii selgus kasutatud vähese materjali põhjal (II vanusgrupist 1982. a. vaid 6 isendit), et talvitunud (I vanusgrupp) ja esimese generatsiooni (II) isendite kehamõõtmetes olulist erinevust (vähemalt $p = 0,10$) ei esinenud. Nende kahe generatsiooni eristamine on võimalik

T a b e l 1

Leethiirte keskmised kehamõõtmed erinevatel vanusgruppidel

Vanusgrupp	Sugu	Üldhulk (n)	L (mm)	C (mm)	P (mm)
			M ± m	M ± m	M ± m
I	♀♀	60	92,48 ± 1,72	48,84 ± 0,98	28,32 ± 0,98
	♂♂	107	94,19 ± 1,03	46,58 ± 0,88	24,86 ± 0,69
III	♀♀	86	82,26 ± 1,67	39,68 ± 1,22	20,09 ± 1,06
	♂♂	99	82,71 ± 0,92	40,10 ± 1,31	19,32 ± 1,61
IV	♀♀	45	72,32 ± 2,13	36,37 ± 1,52	12,87 ± 0,81
	♂♂	95	71,47 ± 2,18	37,13 ± 0,73	13,66 ± 0,70

T a b e l 2

Leethiirte keskmiste kehamõõtmete indeksid vanusgrupiti ja nende erinevuse olulisus

Vanus- grupp, sugu	Üld- hulk (n)	C/L			Erinevuse olulisus				
		M ± m	P/L	m _a /L	C/L	P/L	m _a /L		
I ♀♀	60	0,594±0,01	0,177±0,02	0,307±0,01	t=5,9 p=0,01	t=3,0 p=0,01	t=6,6 p=0,01	t=9,1 p=0,01	
♂♂	107	0,536±0,01	0,177±0,03	0,265±0,01					
III ♀♀	86	0,501±0,01	0,201±0,04	0,243±0,01	t=5,7 p=0,01	t=6,0 p=0,01	t=3,04 p=0,01	t=3,1 p=0,01	t=8,0 p=0,01
♂♂	99	0,488±0,01	0,201±0,04	0,225±0,01					
IV ♀♀	45	0,526±0,01	0,226±0,01	0,174±0,04	t=2,6 p=0,01	t=2,6 p=0,01	t=7,5 p=0,01		
♂♂	95	0,521±0,02	0,223±0,05	0,186±0,01					

ainult M_1 järgi. Kui aga sigimisperiood algab tavalisel ajal (aprillis-mais), siis on (arvestades töömahukust) leethiirte vanuse (generatsioonide) määratlemiseks otstarbekam kasutada massi ja pikkust.

Leethiire arvukuse dünaamika selgitamisel võeti aluseks lõksupüügi 3 esimese ööpäeva tulemused. Kokku püüti 1978... ..1985 3505 lõksuööpäevaga 353 isendit kogu püügiperioodil, mis moodustab 62,5 % saadud leethiirte üldhulgast (565 isendit).

Arvukuse dünaamikas ilmnesid vaadeldud aastatel järgmised perioodid (jn. 3):

1) kõrge asustustihedusega aastad - maksimum aastatel 1979 (21,2 is/100 lõp.) ja 1983 (23,3 is/100 lõp.);

2) madala asustustihedusega aastad - miinimum aastatel 1981 (3,6 is/100 lõp.), 1985 (4,2 is/100 lõp.) ja 1978 (8,3 is/100 lõp.).

Järelikult kordus maksimaalne asustustihedus igal neljandal aastal, minimaalne kolmandal või neljandal aastal. H. Lingi (trükis) poolt pikema aja (1967...1980) vältel Palm- ses läbi viidud leethiirte arvukuse dünaamika analüüsist ilmneb maksimum- ja miinimumaastate samasugune vaheldumine.

Kogu vaadeldud ajal olid juunis-juulis arvulises ülekaalus samal aastal sündinud isendid (56...75 %). Arvukuse tõustes suurenes samal aastal sündinud leethiirte (II kuni IV vanusgrupp) osa veelgi - 1979. a. 75,4 % ja 1982. a. 71,5 %. Arvukuse languse faasis suurenes talvitanud isendite (I vanusgrupp) osa 1980. ja 1985. a. (võrreldes eelnenud aastaga vastavalt 17 % ja 16 % võrra). Mitmotest töödest (Ивантер Э.В., 1975; Оленев Г.В., 1979, 1982) on ilmenud, et arvukuse languse faasis (miinimumaastad) domineerivad leethiire populatsioonis arvuliselt just talvitanud isendid ja arvukuse tõusu faasis (maksimumaastad) samal aastal sündinud isendid. Sel juhul määrab arvukuse dünaamika noorte sugulise küpsemise kiirus. Erandlik oli selles suhtes 1981. a. (miinimumaasta), sest siis talvitanud isendite osakaal (30,8 %) hoopis vähenes võrreldes eelneva aastaga (41,9 %). Sel aastal oli madal arvukus nähtavasti suure talvise suremuse tagajärg. Populatsiooni arvukuse tõusu või languse seisukohast on suur tähtsus erinevate generatsioonide osal sigimises. Reguleerivaks mehhanismiks on sigivate talvitanud emasate hulk sigimisperioodi alguses. Mida rohkem on talvitanud emasloomi, seda hiljem toimub samal aastal

sündinud emaste suguline küpsemine ning järelikult sigib viimaseid ka vähem (Тупикова Н.В., Коновалова Э.А., 1971; Ивантер Э.В., 1975). Seega sõltub populatsiooni arvukuse suurenemine eelkõige samal aastal sündinud leethiirte sigimisest, sest talvitunud isendid sigivad kevadel tavaliselt kõik (Buljalska G., 1983; Большаков В.Н., Кубанцев Б.С., 1984).

Uuritavas populatsioonis moodustasid talvitunud emasloomad 1981. a. 42,9 % ja 1985. a. 43,5 % kõigist emastest. 1985. a. sigisid samal aastal sündinud leethiired intensiivselt (83 %). Erandlik oli 1981. aasta, mil vaatamata madalale arvukusele meie poolt püütud samal aastal sündinud leethiired juunis ei siginud (tabel 3). Tõenäoliselt on see seletatav mitte üksnes talvitunud emaste suhteliselt kõrge arvukusega, vaid ebasoodsate ilmastikuoludega (märtsi-aprilli keskmine temperatuur vaadeldud aastate keskmisest ca 3,5 °C madalam; pärast lume sulamist märtsis oli aprillis veel kuuel päeval lund, lumikate kadus alles aprilli II dekaadil - see kõik pidurdas sigimisperioodi algust ning suurendas noorte suremust. 1978. aastal moodustasid talvitunud emasloomad 63,6 % kõigist emastest ning samal aastal sündinud emaseid sigis vähe (25 %). Seega toimus populatsiooni juurdekasv põhiliselt talvitunud isendite sigimise arvel.

Arvukuse tõusu aastatel (1979, 1982...1983) suurenes populatsioonis samal aastal sündinud emaste arv ning nad võtsid sigimisest intensiivsemalt osa. Ilmekalt selgub see 1982. a. materjali põhjal, kus samal aastal sündinud emased moodustasid 81,3 % emaste üldhulgast ning mil oli kõige enam sigivaid II...IV vanusgrupi leethiiri (56,4 %). Arvukuse maksimum saavutati vaadeldavas populatsioonis kahel tippaastal sisuliselt erineval viisil: 1979. a. saavutati see noorte emaste intensiivse sigimise, 1983. a. suhteliselt kõrge talvitunud emaste hulga tõttu.

Leethiirtel on sigimisvõimelised tõenäoliselt kõik talvitunud isased (testiste pikkus ca 10 mm). Nagu näitab talvitunud ja suguküpsete mittetalvitunud isaste hulga (%) võrdlus, sõltub noorte isaste sugukypsuse saavutamise kiirus talvitunud isaste arvust. Näiteks 1980. a. oli talvitunud isaste osatähtsus (29 % üldhulgast) võrreldes teiste aastatega kõrge ning mittetalvitunud isastest suguküpsete

T a b e l 3

Sigivate leethiirte (♀♀) arvukus ja viljakus; L ja m_a keskmised väärtused

Aasta	♀♀ Arv	I vanusgrupp			Arv	II - IV vanusgrupp			Keskised väärtused			
		Looteid				Sigivaid isen- deid		Looteid				
		min	max	\bar{x}		Arv	%	min	max	\bar{x}	L	m_a
1978	7	6	9	7,3	4	1	25,0	(7)	(7)	(7)	82,0	22,4
1979	5	5	8	6,3	19	9	47,4	3	7	5	81,0	20,2
1980	16	4	10	6,25	8	3	37,5	4	7	5,3	81,6	20,6
1981	3	4	6	5,0	4	-	-	-	-	-	-	-
1982	9	4	8	6,0	39	22	56,4	1	7	5,6	86,2	25,8
1983	21	4	7	6,1	33	10	30,3	4	6	5,0	86,7	20,1
1984	7	3	7	4,8	29	7	24,1	3	5	4,6	86,7	21,4
1985	8	5	7	5,9	12	10	83,3	4	7	6,0	87,2	24,2

isendite protsent väiksem (54% noortest isastest), 1981. a. talvitunud isaste madala arvu korral (19,2%) aga suurim (87%) (tabel 4) $r_s = -0,71$; $N = 7$, $p > 0,1$).

Asustustiheduse ja vanuselise struktuuri dünaamika vahelise korrelatiivse seose hindamiseks arvutati Spearmani korrelatsioonikordaja - r_s (Jalasto H., 1978). Asustustiheduse ja samal aastal sündinud sigivate emaste hulga dünaamika vahel on tugev positiivne seos: mida suurem samal aastal sündinud sigivate emaste hulk, seda kõrgem asustustihedus ($r_s = 0,96$; $N = 7$; $p > 0,05$). Seega saavutatakse kõrge asustustihedus põhiliselt suurema hulga samal aastal sündinud emaste sigimisega. Samal aastal sündinud emaste sugulise küpsemise kiirus sõltub üsna suure ulatuses talvitunud emaste esinemissagedusest ($r_s = -0,5$; $N = 7$).

Samal aastal sündinud suguküpsedel leethiirtel selgitati kehämõõtmete keskmised näitajad (tabel 3 ja 4). Selgus, et oma sünniaastal sigivad emased kaalusid keskmiselt ($M \pm m$) $22,7 \pm 1,8$ grammi ning keskmine tüvepikkus oli $85,1 \pm 2,15$ mm ja sigimisevõimelistel isastel vastavalt $18,2 \pm 1,76$ g ning $79,2 \pm 1,82$ mm. Kuna nendes mõõtmistes erinevatel aastatel olulist erinevust ei ilmnenu ($p > 0,05$), siis võiks antud mõõtmel kasutada Palmse ümbruse populatsiooni sigivate III...IV vanusgrupi isendite ühe iseloomuliku näitajana.

Samuti selgus, et arvukuse tippaastatel (1979, 1983) oli sigivate noorte emaste keskmine mass (vastavalt 20,1 ja 20,2 g) väiksem kui teistel aastatel (tabel 3). Minimaalne mass oli sigivatel noortel emastel 14,5 g (1979. a.) ja 16,0 g (1983. a.). Ka sigimisevõimelistest isastest oli väikseima massiga isendeid just kõrge arvukusega aastatel. Mõnevõrra üldisest seaduspärasusest erandlik oli 1985. aasta (arvukuse miinimum) suveperiood, mil minimaalse massiga sigiv noor emane kaalus vaid 11,5 g ($L = 74$ mm) ning sigimisevõimeline isane (testis 8 mm) 14,8 g ning ta tüvepikkus oli vaid 59 mm. Seega võiks arvata, et noorte leethiirte varajase sigimine iseloomustab ka arvukuse miinimumaastaid (sõltuvus kliimast?) ning noorte massiline sigimine võimaldab prognoosida arvukuse kiiret tõusu sel aastal.

Püüti selgitada, kas arvukuse kõikumised on tingitud viljakuse muutustest erinevatel aastatel. Võttes aluseks loodete ja implantatsioonitäppide keskmise arvu ühe emase kohta, selgus et kõigil aastatel oli talvitunud emaste viljakus juunis-juulis suurem kui noortel sigivatel emastel (j.n. 3, tabel 3).

T a b e l 4

Suguküpsete leethirte ($\sigma\sigma$) arvukus; L ja m_a keskmised väärtused

Aasta	Talvitunud isendid (n)	Samal aastal sündinud isendid					
		Arv	Suguküpsed			M_a keskm. (g)	
			arv	%	L keskm. (mm)		
1978	8	15	7	46,7	82,7	18,3	23
1979	9	24	19	79,2	78,1	18,2	33
1980	18	28	15	53,6	79,4	17,4	46
1981	5	15	13	86,7	79,0	18,1	20
1982	24	44	38	84,6	79,6	19,3	68
1983	30	48	27	56,3	79,2	18,5	78
1984	13	22	19	86,4	78,0	16,5	35
1985	20	23	20	87,0	78,0	19,1	43

Viljakuse dünaamika ühtib üldiselt asustustihedusega, see tähendab, et viljakus määrab suures osas arvukuse tõusu või languse (jn. 3).

Kokkuvõtlikult võiks öelda, et Palmse ümbruse leethiire populatsiooni struktuuri mõjutavad käsitletud ajal (juuni-juuli) nii populatsioonisisese kui välised tegurid.

1. Arvukuse tõusu kiirus sõltub talvitunud leethiire osakaalust sigimisperioodi alguses, selle kaudu noorte küpsemise kiirusest ja antud aasta ilmastikutingimustest.

2. Populatsiooni arvukuse langemine (pärast arvukuse tippaastat) on põhjustatud isaste (eeskätt noorte) hulga suurenemisest populatsioonis.

3. Kõrge arvukus võib olla põhjustatud talvitunud emasloomade kõrgest arvukusest (nagu 1983. a.) või ka vastupidi - talvitunud emasloomade madala arvukuse korral kiirest noorte emasloomade sugulisest küpsemisest (nagu 1979. a.).

4. Sigimisperioodi algust mõjutavad kevadised ilmastikutingimused.

5. Arvukuse tipp-aastad on Palmse seni kordunud igal neljandal aastal.

Kirjandus

Aul J., Ling H., Paaver K. Eesti NSV imetajad. - Tallinn, 1957. - Lk. 193 - 197.

Bujalska G. Reproduction // Ecology of the bank vole: Acta Theriol. - 1983. - Vol. 28, N 1 - P. 148 - 153.

Gliwicz J. Age structure // In: Ecology of the bank vole: Acta Theriol. - 1983. - Vol. 28, N 1. - P. 111 - 117.

Jalasto H. Elementaarstatistika käsiraamat. - Tallinn, 1978. - 296 lk.

Krylov D. Tendency to grouping in spatial distribution of small mammals in a forest habitat // Ecol. Pol. - 1975. - Vol. 23. - P. 335 - 345.

Ling H. Populatsiooni ja ta alaühikute piiritlemine II// TRÜ toimetised: Zoologia-alaseid töid XI. - Tartu, 1977. - Vihik 408. - Lk. 54 - 68.

- Башенина Н.В. Руководство по содержанию и разведению новых в лабораторной практике видов мелких грызунов. - М., 1975. - С. 61-87.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г. Пространственная структура и изменчивость популяции рыжей полевки на южной границе ареала//Популяционная изменчивость животных. - Свердловск, 1975. - С. 3-31.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. - М., 1984. - С. 6-14, 182-207.
- Европейская рыжая полевка / Отв. ред. Н.В. Башенина. - М., 1981. - С. 193-260.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. - Петрозаводск, 1975. - С. 93-119.
- Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки//Популяционные механизмы динамики численности животных. - Свердловск, 1979. - С. 23-33.
- Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры некоторых видов грызунов//Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибии. - Свердловск, 1982. - С. 9-21.
- Сафронов В.М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. - Новосибирск, 1983. - С. 11-13.
- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А. Размножение и смертность рыжих полевок//Фауна и экология грызунов. - М., 1971, № 10. - С. 19-24.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.В., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок//Фауна и экология грызунов. - М., 1970, № 19. - С. 160-167.
- Турутина Л.В. Изучение внутривидовой структуры позвоночных животных//Фенетика популяций. - М., 1982. - С. 174-187.
- Шварц С.С. Популяционная структура вида//Зоол. журн. - 1967. - Т. 46, № 10. - С. 1456-1467.

Käsikiri

- Iång H. Andmeid Lahemaa piisimetajate faunast // Looduskaitse kogumik/Toimet. E. Kumari. - Tartu (trükis).

О ВОЗРАСТНОЙ И ПОДОВОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ
ПОЛЕВКИ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПОС. ПАЛМСЕ

У. Лекк

Р е з ю м е

В июне-июле 1978-1985 гг. было отловлено давилками 565 рыжих полевок. Возраст полевок определяли по степени развития корней первого моляра нижней челюсти (M_1) и по данным изменений и соответствующих индексов (G/L ; F/L ; $\text{вес}/L$). Максимальную плотность населения рыжей полевки регистрировали каждый четвертый, минимальную - каждый третий или четвертый год. В июне-июле популяция состояла из особей 3 генераций: прибылые и две генерации сеголеток.

Возрастные группы, выделенные по M_1 , совпадали с выделенными по внешним изменениям при достоверности различий у всех групп - по $p > 0,05$. Следовательно, данные измерений достаточны для выделения генераций полевки в данных условиях.

Высокая плотность населения достигалась за счет интенсивного размножения сеголеток. Чем меньше было прибылых особей, тем быстрее и в большей степени приступали к размножению сеголетки, и наоборот. Самое раннее созревание сеголеток отмечено в возрасте 18 суток (вес тела - 12 г; длина тела - 65 мм).

AGE AND SEX STRUCTURE OF THE BANK VOLE AT PALMSE

U. Lekk

S u m m a r y

Totally 565 individuals of the bank vole were snap-trapped in Palmse (northern Estonia) during June and July in 1978-1985. Ageing of the bank vole was determined on the bases of the first molar of the lower jaw, on body measures and their indexes. The age categories determined by the first molar were in good correlation to those determined by the body measures.

To evaluate the birthrate the number of embryos were counted. The length of testis is an acceptable predictor of males' maturity; they are sexually mature when testes are as long as 8 mm or more. During the whole period animals born in the same year dominated. The peak of abundance depended on the high reproduction rate of young animals. When the number of the overwintered animals was low, the reproduction rate of the younger animals was high and vice versa. Annual differences seem to be considerable. The peak of abundance occurred in every fourth year, the lowest number in every third or fourth year.

Anne Kirk

Sissejuhatus

Pisiimetajate arvukuse dünaamika regulatsioonimehhanismide kohta leidub arvukalt hüpoteese. Faktiilist materjali piisab ka ristivastupidiste hüpoteeside argumenteerimiseks, eriti lühiajaliste uurimiste andmeid. See iseloomustab olukorda, kus puudub üldtunnustatud teooria, mis võimaldaks arvukuse muutusi ka edukalt prognoosida. Enamlevinud seisukoha järgi määravad populatsiooni asustustiheduse reproduktsioonivõime ning sooline ja vanuseline struktuur, olles tagasisides asustustihedusega (s.t. populatsioonisisised faktorid). Arvukuse kõikumiste amplituud on piiratud keskkonna mahutavusega (s.t. populatsioonivälised faktorid). Juba N. Naumovi (Наумов Н.П., 1948) järgi on näriiliste arvukuse dünaamikas juhtiv roll endogeensetel faktoritel, areaali serva suunas aga kasvab eksogeensete, eriti abiootiliste faktorite osa (Наумов Н.П., 1948).

Areaali optimumis peaks arvukuse tase olema stabiilsem ja perioodiliste kõikumistega, pessimumtsoonis aga võivad atsüklilised kõikumised olla järsemad. Sellega ühtib sisuliselt G. Bujalska (1985) seisukoht, et sama liigi tsüklilise ja mittetsüklilise arvukuse dünaamika regulatsioonimehhanismid võivad olla erinevad.

Populatsiooni reproduktsioonivõime oleneb põhiliselt tema demograafilistest näitajatest, millena käsitletakse sigimisperioodi pikkust, sigimise intensiivsust, noorte sugulise küpsemise kiirust, viljakust, populatsiooni struktuuri. Neist enamik on üsnagi labiilsed näitajad, mille muutumine arvukuse dünaamika käigus on väljaspool kahtlust. Viljakuse muutlikkus ja selle tähtsus arvukuse dünaamikas on aga senini diskuteeritavad (Чернявский Ф.Б., Короленко Г.Е., 1979). Seetõttu pakub erilist huvi viljakuse analüüs arvukuse muutumise foonil. Meie tavalisim pisiimetaja on leethiir, seepärast on vajaliku massmaterjali kogumine võimalik eelkõige selle liigi kohta. Kuna leethiir on akadeemik K. Paaveri (1953) järgi Eestis oma ökoloogilises ja zoogeograafilises optimumis, võib eeldada selle liigi tsüklilisi arvukuse kõikumisi ja populatsioonisiseste faktorite juhtivat osa selles. Ainsad pi-

kaajalisemad andmed leethiire arvukuse kohta pärinevad Palmse ümbrusest (Rakvere rajoon), kus ilmses väga korrapärane tsüklilisus arvukuse tipuga igal neljandal aastal (Ling H., trükis). Järgnevalt analüüsitakse leethiire viljakust seoses arvukuse dünaamikaga nimetatud alal ning Tartu lähistel Lemmasis ajavahemikus 1982...1985.

Materjal. Metoodika

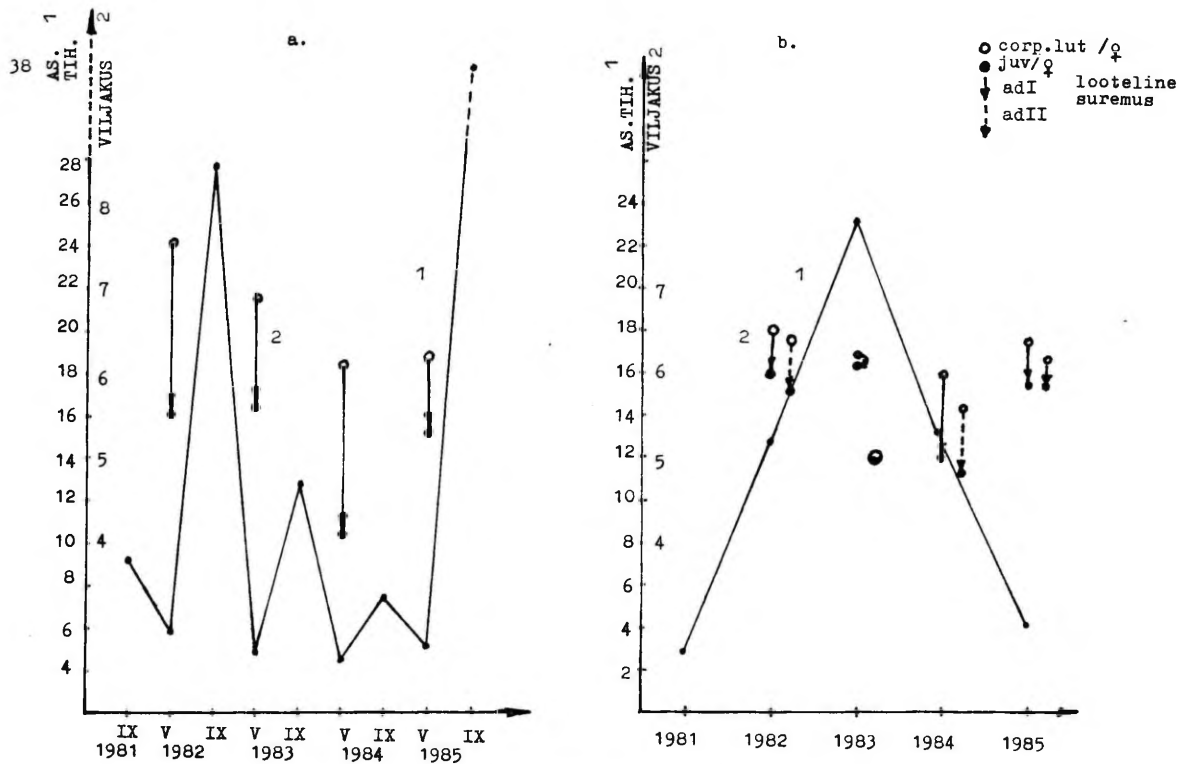
Leethiire püük toimus vedrulõksudega standardsel liinipüügimeetodil (lõksude vahe 5 m, söödaks päevalilleõliga leib). Püügiperiood kestis tavaliselt 3...4 ööpäeva, kuid suhtelise asustustiheduse näitaja (isendit 100 lõksuööpäeva kohta) arvutamiseks kasutati alati kolme esimese püügipäeva andmeid. Mõjutab ju pikem lõksude püügil oleku aeg tugevasti lõksuööpäevade arvu, viies seega asustustiheduse näitaja madalamaks. Hommikusel kontrollimisel leitud juhuslikult kinni läinud või söödata jäänud lõksud arvestati koefitsiendiga 0,5, oletades, et pool ööd oli see lõks töökorras.

Tartu rajoonis püüti leethiiri põldudevahelistest metsatukkadest mais ja septembris, 1985. a. igal kuul maist oktoobrini, Valga rajoonis Palupera ümbrusest 1983. - 1985. a. mais, 1985. a. ka juulis ja augustis, Tartu rajoonis Järveljal 1981. a. oktoobris, 1982. a. augustis, 1983. a. mais. Lisaks on käsitletud Palmse 1982. - 1985. a. juuni lõpus saadud andmeid, kokku 191 viljastatud emaslooma kohta. Leethiirte vanus on määratud purihamba (m_1) juure arengu alusel (Европейская ... 1981).

Viljakuse iseloomustamiseks kasutame kolme selle komponenti.

Reaalne viljakus on emakas olevate loodete arv (juv/♀), potentsiaalne viljakus on kollakehade arv munasarjas. See vastab leethiirel kui mittesponsaanse ovulatsiooniga liigil ovuleerunud (ja viljastatud) munarakkude arvule (corp. ltv♀). Reaalne viljakus on potentsiaalsest väiksem implantatsioonieelse suremuse võrra, s.t. mõned viljastatud munarakud on hävinud enne emaka limaskestale kinnitumist. Selle embrüonaalse suremuse puudumisel on reaalne ja potentsiaalne viljakus võrdsed. Metoodika pärineb J. Artemjevilt ja S. Okulovalt (Артемьев Ю.Т., Окулова С.М., 1981).

Ka implanteerunud loodetest võivad mõned hävida, resorbeeruda. Resorbeerumise sagedus on suhteliselt madal,



Joonis 1. Leethiire viljakus ja asustustihedus Tartu (a) ja Palmse (b) piigialal.

T a b e l 1

Leethiire viljakus ja implantatsioonieelne suremus eri püügikohtades

		corp. lut/♀	SD	N	juv/♀	SD	N	Impl-eelne suremus %	Asustus- tihedus
Tartu	1982 V	7,5	2,83	8	5,5	0,93	8	33	5,9
	IX								27,8
	1983 V	6,9	1,76	18	5,6	1,32	17	20	4,9
	IX								12,8
	1984 V	6,1	1,66	10	4,1	1,95	7	31	4,7
	IX								7,4
1985 V	6,2	1,39	9	5,3	1,06	10	11	5,2	
IX									38,5
Palupera	1983 V	7,8	3,42	5	6,7	2,31	3	21	2,6
	1984 V	5,6	1,52	5	5,6	2,42	6	0	4,5
	1985 V	(7,1	1,42	3)	5,0	1,30	5	(32)	3,2
Palmse	1982 adI	6,5	1,30	6	6,0	1,32	9	15	12,9
	VI adII	6,4	1,83	18	5,8	1,17	21	17	
	1983 adI	6,2	1,30	17	6,1	1,06	18	6	23,3
	VI adII	5,0	0,82	7	5,0	0,82	10	0	
	1984 adI	6,0	1,0	4	5,0	1,29	7	4	13,2
	VI adII	5,6	1,82	6	4,8	1,53	7	15	
	1985 adI	6,4	0,91	8	5,9		8	8	
	VI adII	6,2	1,54	11	5,9	1,19	10	5	4,2
Järvselja	1983 V	4,8	1,87	10	4,3	2,12	9	8	3,5

selle põhjuseks peetakse ebasoodsaid ökoloogilisi mõjusid emasloomale. Implantatsioonieelne suuremus aga on kümneid kordi sagedasem ja muutlikum. Põhjuseks arvatakse olevat leitaalsete ning semiletaalsete geenide kuhjumine populatsioonis, mis homosügootsena avaldades põhjustavad sügooti varase hukkumise (Апретмев Ю.Т., 1981). Looduslikes populatsioonides on seda määranud üsna vähesed uurijad. Kuna varane looteline suuremus on üsnagi labiilne ja meetoodiliselt lihtsalt hinnatav, võib selle uurimine avada populatsiooni viljakuse ja arvukuse regulatsioonimehhanismide mõistmisel mõne uue võimaluse.

Viljakuse ja arvukuse dünaamika

Tartu lähistelt saadud andmeist ilmneb, et reaalne viljakus on kõikunud vähe, kuid see oli madalaim arvukuse miinimumaastal - 1984. a. (tabel 1, jn. 1a). Kuigi aastatevahelised erinevused pole statistiliselt usaldatavad, on ilmne, et 1984. a., kui leethiire asustustihedus oli kevadel madalaim, ei tõusnud viljakus, vaid pigem langes. Selle tagajärjel jäi asustustihedus eelmiste aastatega võrreldes septembriks väiksemaks. Ka potentsiaalne viljakus oli 1984. a. kevadel väiksem kui kahel eelneval aastal. Implantatsioonieelne suuremus oli Tartu andmeil üldiselt suur (20...30%). Arvukuse tipus 1982. a. oli see maksimaalne (kokkulangevus J. Artemjevi (Апретмев Ю. Т., 1981) hüpoteesiga), miinimumaastal 1984. a. peaaegu sama suur (erinevus nimetatud hüpoteesist). Kuna pole veel teada maksimumaastate kordumise sagedus, ei saa teha lõplikke otsustusi implantatsioonieelse suuremuse seose kohta arvukuse dünaamikaga. Äratab tähelepanu selle kõrge protsent ja tähtsus miinimumaastal madala reaalse viljakuse kujundamisel (jn. 1a).

Arvukuse dünaamika tsüklilisus on teada Lahemaal Palmse ümbruses (Lekk U., käesolev kogumik). Implantatsioonieelne suuremus on määratud juunikuus alates 1982. aastast. Sel ajal on populatsioonis kaks generatsiooni sigivaid emasloomi: talvitunud (adI) ja samal sigimisperioodil (mais - juuni algul) sündinud ja suguküpseks saanud emased (adII). Nende kahe reprodutseerijategrupi viljakuse andmed on vaadeldud eraldi, kuigi materjali vähesuse tõttu pole erinevus igal üksikul aastal usaldatav. Pikemal perioodil ilmneb viljakuse ja arvukuse dünaamika täielik kokkulangevus (Lekk U.,

jn. 3). See näitab ilmekalt viljakuse tähtsust arvukuse kum-
bundamises. Seaduspärasusest kõrvalekaldumised esinesid vaid
arvukuse suuna muutuse pöördepunktides. 1983. a. oli noorte
emaste (adII) viljakus madalam kui eelmisel aastal, mis viis
arvukuse langusele 1984. aastaks. 1985. a. oli nii adI kui
adII viljakus eelnevast kõrgem, mis lubab ennustada järsku
arvukuse tõusu 1986. a.

Asustustiheduse tagasiside viljakusega ilmneb selgelt
Palmses: 1981. a. madal asustustihedus - 1982. a. kõrge vil-
jakus ning 1983. a. kõrge asustustihedus - 1984. a. adI ma-
dal viljakus. Oli ju viimane taastootjate rühm (adI) sündi-
nud ja kasvanud 1983. a. kõrge asustustiheduse tingimustes.
Selle mõju avaldus juba samal aastal adII madalal viljaku-
ses. Enamasti oli implantatsioonieelne suurem adI-1 kõrgem
kui adII-1. Palmses oli varane looteline suurem arvukuse
tõusu faasis (1982. a.) kõrge, tippaastal (1983. a.) aga mi-
nimaalne vaadeldava perioodi kohta (jn. 1b). Nii Tartu kui
Palmses ümbruses oli implantatsioonieelne suurem kõrgem 1982.
ja 1984. a., hüppeliselt madalam 1983. ja 1985. a. Selle põh-
jusi ning kokkulangevust eri piirkondades praegu seletada ei
oska. Varase lootelise suuremuse tase oli Palmses kõigil neil
aastail oluliselt madalam kui Tartu ümbruses ($X^2 = 12,8$; $df =$
 $= 1$), kahjuks pole materjal üheaegselt kogutud. See puudus on
välistatud Paluperas ja Järvelja andmeis, mis on aga ajali-
selt piiratumad. Paluperas oli implantatsioonieelne suurem
1983. - 1984. a. madalam kui Tartus, 1985. a. aga üllatavalt
kõrge (kuigi vähesel materjalil). Järvelja andmed näitasid
madalaimat viljakust (4,4 corp. lut/♀; 4,1 juv/♀) ja ka ma-
dalaimat varast lootelist suuremust (8 %).

Antropogeenne mõju lootelisele suuremusele

Kuna materjali kogumise kohad asuvad kardinaalselt eri-
neva antropogeense mõjuga piirkondades (A...C; Ягомьяги Ю.,
Паллок В., 1985) ja implantatsioonieelse suuremuse andmed neis
on erinevad, tekib idee üldise antropogeense mõju ja varase
suremuse omavahelisest seosest (tabel 1).

Püügiavad on antropogeense mõju järgi reastatavad järg-
miselt:

A₁ - Tartu rajoon, Lemmatsi - metsatukad agrotsönoosis, in-
tensiivne inimõju, võimalik tugev põllumajanduslik
reostus;

- A₃,D₁ - Valga rajoon, Palupera - metsatukad ja mets, nõrk inimõju, võimalik nõrk põllumajanduslik reostus;
- G₃ - Rakvere rajoon, Palmse - mets, rahvuspark, nõrk inimõju, põllumajanduslik reostus puudub;
- G₁ - Tartu rajoon, Järvelja - mets, pikaajalise looduskaitse all, inimõju peaaegu puudub, põllumajanduslik reostus välistatud.

Kuigi varase suremuse languse tendents selles reas on ilmne (välja arvatud Palupera 1985. a.), vajab probleem edasist täiendavat uurimist. Arvatavasti sõltub implantatsiooniline suremus primaarselt arvukuse dünaamika tsüklilist ja sekundaarselt keskkonna reostusastmest.

Võimalused arvukuse prognoosimiseks

Kuna erinevalt püügi-aladelt jääb materjali hulk (tiined emasloomad) viljakuse parameetrite erinevuste kindlakstegemiseks väheseks, on andmestik rühmitatud kahte ossa: 1) arvukuse tõusu faas ja 2) languse faas (tabel 2). Sellest on võimalik teha rida otsustusi. Talvitunud emasloomade (adI) ja samal aastal sündinud emasloomade (adII) reaalne viljakus on arvukuse tõusu faasis ühesugused, languse faasis aga adII viljakus, nii potentsiaalne kui reaalne, on madalamad kui talvitunutel. Arvukuse tõusu ja languse faaside viljakuse omavaheline võrdlus näitab, et languse faasis on adII viljakus oluliselt väiksem kui tõusu faasis. Samal ajal adI viljakus oluliselt ei erine. Seega viib arvukuse langusele noorte isendite viljakuse langus, ka talvitunute stabiilse viljakuse korral. Noorte viljakuse järgi on võimalik prognoosida arvukuse muutuse suunda. Erandiks näib siin olevat vaid 1984. a. Palmes, kus adII viljakuse tõusule vaatamata oli arvukus madal - seekord adI väga madala viljakuse tõttu. 1985. a. tõusis adII viljakus talvitunutega ühele tasemele. Arvatavasti juba 1985. a. sügiseks tõusis siin leethiirte arvukus tugevalt ja 1986. a. on arvukus palju kõrgem kui 1985. a. Nelja-aastase intervalliga korduv tipp peaks jõudma 1987. a-ks, seekord võib aga arvukus 1985. a. noorte erakordselt intensiivse sigimise tõttu 1986. aastaks tippu jõuda.

T a b e l 2

Viljakus arvukuse tõusu ja languse faasis

		Potentsiaalne viljakus				Reaalne viljakus			
		adI	t	adI adII	adII	adI	t	adI adII	adII
Tõusu faas	\bar{X}	6,85	2,08	6,05	5,80	ei erine		5,75	
	SD	1,95		1,76	1,26			1,44	
	N	39		62	45			59	
Tõusu- languse vahe	t	ei erine		2,41	ei erine		12,26		
Languse faas	\bar{X}	6,49	4,11	5,15	5,48	1,90		4,75	
	SD	1,50		1,07	1,42			0,86	
	N	51		13	54			16	

Tõusu faas: Tartu 1982, 1985; Palupera 1983, 1985; Palmse 1982, 1985

Languse faas: Tartu 1983, 1984; Palupera 1984; Palmse 1983, 1984

Järeldused

Viljakus, eriti potentsiaalne, pole sugugi muutumatu suurus. Reaalse viljakuse tõusule järgneb asustustiheduse tõus ja vastupidi. Kõrge asustustihedus mõjutab omakorda viljakust - tippaastal sündinud emasloomad on järgmisel aastal madalama viljakusega. Kui adII on kõrge viljakusega, järgneb asustustiheduse tõus. Põhiliselt selle järgi on võimalik prognoosida asustustiheduse muutuse suunda. Talvitunute (adI) viljakus võib olla muutumatu, adII viljakus määrab populatsiooni edasise saatuse.

Implantatsioonieelne suremus võib meie andmeil varieeruda väga suures ulatuses - 0...33 %. See on oluline faktor reaalse viljakuse kujundamisel. Võib oletada antropogeenset mõju (kemikaalide näol) implantatsioonieelsele suremusele.

Kirjandus

- Bujalska G. Population dynamics of an island population Clethrionomys glareolus. - Acta Zool. Fenn. - 1985. - N 173. - P. 29 - 34.
- Paaver K. Eesti NSV imetajatefauna kaasaegsest koostisest // Loodusuurijate Seltsi Juubelikoguteos. Tallinn, 1953. - Lk. 276 - 292.
- Артемов Ю.Т. Метод зародышевых летелей при микроэволюционном изучении природных популяций млекопитающих // Микроэволюция. - Казань, 1981. - С. 5-30.
- Артемов Ю.Т., Окулова С.М. Методика полевого изучения эмбриональной смертности до имплантации у грызунов // Микроэволюция. - Казань, 1981. - С. 64-74.
- Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. - М., Л., 1948.
- Чернявский Ф.Б., Короленко Г.Е. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на крайнем Северо-Востоке Сибири // Экология. - 1979. - № 1. - С. 80-88.
- Ягомяги Ю., Паллок В. Функциональное зонирование сельского хозяйства // Научные труды по охране природы. - Тарту, 1985. - Т. VIII. - С. 36-41.
- Kasutatud käsikiri
- Ling H. Andmeid Lahemaa pisiimetajate faunast // Looduskaitse kogumik/Toimet. E. Kumari. Tartu (trükis).

ИЗМЕНЕНИЯ ПЛОДОВИТОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ

А. Кирк

Резюме

На основании вскрытия 191 беременной самки рыжей полевки, отловленной в 1982-1985 гг. в окрестностях г. Тарту и пос. Палмсе (Лахемааский нац. парк), в 1983-85 гг. - в Палупера (Валгаский р-н) и в 1981-1983 гг. - в Ярвселья (Тартуский р-н), были установлены связи между потенциальной и реальной плодовитостью, преимплантационной смертностью и плотностью населения. Выяснилось, что низкая реальная плодовитость ведет к снижению численности. В пике численности плодовитость сеголеток (ад II) оказалась низкой. Плодовитость ад II определяет направление изменения численности, независимо от плодовитости перезимовавших самок. Взаимосвязь преимплантационной смертности с динамикой численности пока не ясна. Она, видимо, связана с общим антропогенным влиянием на местообитание.

PRODUCTIVITY CHANGES IN THE POPULATION
DENSITY CYCLE OF BANK VOLE

A. Kirk

S u m m a r y

On the basis of data from 191 pregnant females that were caught in the vicinity of Tartu and in Palmse (Lahemaa NP) from 1982 to 1985, in Palupera (Valga district) from 1983 to 1985, and in Järvselja (Tartu district) from 1981 to 1983, the relations between potential and real productivity, pre-implantational mortality and population density were analyzed in the population of bank vole. The analysis revealed that a fall in real productivity is followed by a fall in population density. In years of high density the productivity of the young (adII) is very low. The direction of change in population density depends on adII productivity and not on overwintered (adI) productivity. The relations between pre-implantational mortality and density of population are not clear. They seem to depend on antropogenic influence on the habitat.

LEETHIIRE POPULATSIOONI VANUSELISE STRUKTUURI SESOONSEST DÜNAAMIKAST

Anne Kirk



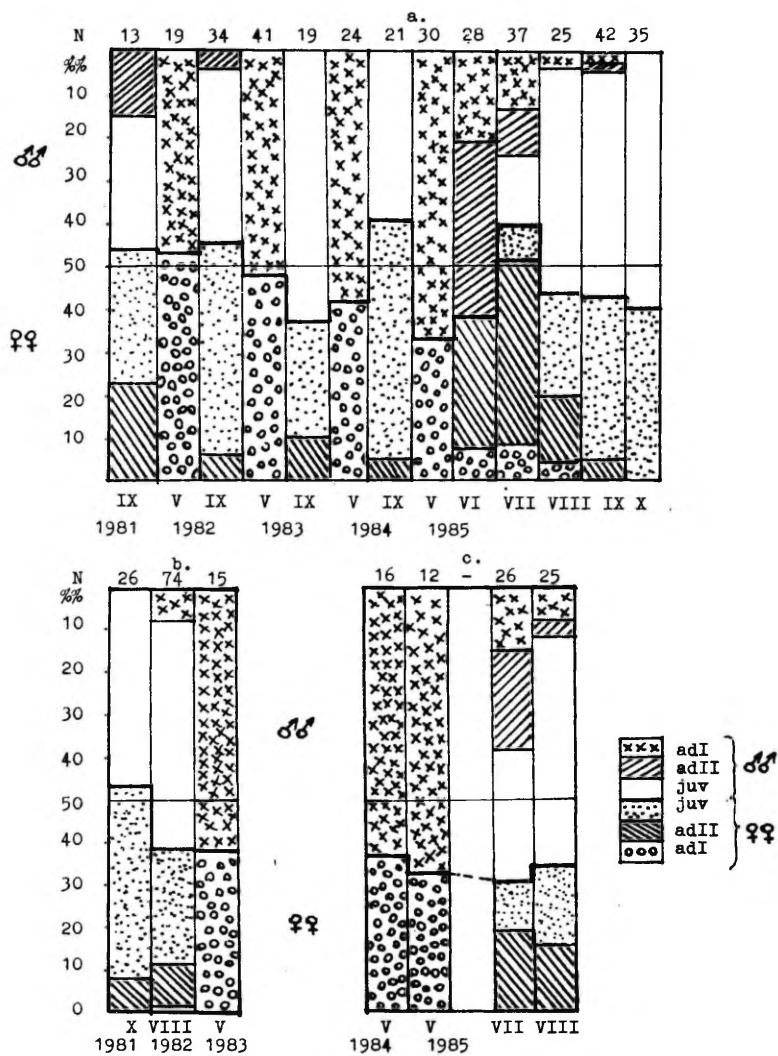
Keerulise vanuselise struktuuri tähtsust, mis seisneb eri generatsioonide erinevates bioloogilistes ülesannetes, on pisinäriiliste populatsioonides käsitletud alates 1964. aastast S. S. Schwarzzi ja tema koolkonna töödes (Шварц С.С. и др., 1964). On selgunud, et sigimisperioodi algul (mais, juunis) sündinud noored hiired kasvavad ja arenevad kiiresti. Saavutades noorelt suguküpsuse, on nende põhifunktsioon populatsiooni taastootmine. Kuna ainevahetus on intensiivne, vananevad nad ruttu ja surevad juba samal sügisel välja. Sigimisperioodi lõpul (juulis, augustis) sündinud noored kasvavad aeglaselt, talvituvad juveniilseina, väikseina. Nende kasv ja areng jätkuvad varakevadel, nad sigivad järgmisel suvel. Selle generatsiooni ülesandeks on populatsiooni võimalikult väikeste kadudega talvitumine. Sügisel generatsioonil on pikk nn. vegetatiivne periood vastandina kevadisele, kellel see on väga lühike ja kelle elu koosneb põhiliselt generatiivsest perioodist. Siiski on seni selles küsimuses mitmeid selgusetu aspekte: millistel lauskraadidel, millistel liikidel sõltuvalt nende ökoloogilistest iseärasustest selline "tööjaotus" avaldub, kuidas see muutub arvukuse tsüklis jne. Meile lähimast piirkonnast on E. Ivanteri uurimused Karjalast. Nende kohaselt oli talvitunuid keskmiselt augustis vaid 9 %, septembris 1,5 %, oktoobris 0,5 %. Ka samal aastal sündinud taastootjaid (adII) on septembris vähe - 16,6 %, oktoobris 8 %, novembris on ka need välja surnud (Ивантер Э.В., 1975).

Eestist on andmeid leethiire populatsiooni vanuselise struktuuri muutuste jälgimise kohta 1985. a. peaaegu kogu sigimissesoonil Tartu ümbrusest ja Paluperast (Valga raj.), lisaks alates 1981. a. septembrist igal aastal mai- ja septembrikuu andmed Tartu ümbrusest ning Järvseljalt 1981. a. sügisest 1983. a. kevadeni.

Maikus on populatsiooni struktuur lihtne, koosnedes vaid talvitunud suguküpsetest isenditest (adI). Kevadine asustustihedus on Tartu lähistel üsna stabiilne olnud erinevalt G. Bujalska (1985) andmeist Poola kohta, mille kohaselt seal on leethiire kevadine asustustihedus väga kõikum,

sõltudes ilmastikutingimustest. Esimesed pesakonnad sünnivad siin tavaliselt mai algul, soojemal kevadel aprillis. Juunikuus tulevad lõksudesse juba iseseisvunud noored leethiired (jn. 1a). 1985. a. said noored kiiresti suguküpseks, mistõttu juunikuus oli kõrge adII protsent. Juulikuus ilmuvad lõksudesse ka juveniilid, augustis nende hulk suureneb. Ilmselt on need aeglase arenguga talvitujad; kes oma sünniaastal ei saa suguküpseks. Nii on augustikuus 15...17-grammise kehakaaluga isastel leethiirtel testised vaid 4 mm pikkused, juunis aga on sama kehakaaluga isasloomad kõik suguküpsed (testis üle 8 mm). Sigimisperiood lõpeb põhiliselt augustikuus, septembris leidus vaid üksikuid tiineid või äsjapoeginud emasloomi, välja arvatud 1983. ja 1984. a., mil septembriks oli sigimine täiesti lõppenud.

Viie aasta andmeil võib järeldada, et septembrikuuks on talvitunud (adI) praktiliselt välja surnud (jn. 1). Sel ajal koosneb populatsioon põhiliselt juveniilidest, kes suguküpseks saamata lähevad talvituma (testis 4 mm). 1983. ja 1984. a. puudusid sel ajal ka adII isasloomad. Emasloomi adII on septembris vähesel määral, kuni 10 %, vaid 1981. a. 23 %. Seega adII isasloomad näivad olevat lühema elueaga kui emasloomad. Oktoobris on säilinud ainult juveniilid. Vaid Järveljal tulid sel ajal lõksu mõned adII emasloomad (jn. 1b). Võrreldes juunikuu andmeid Tartu ja Palmse ümbruses (vt. Lekk, samas kogumikus) pikemas ajavahemikus, ilmneb, et 1985. a. on iseloomulik väga kiire noorte suguline küpsemine. Tavaliselt on juveniilide osatähtsus juunis olnud Palmstes ca 20...35 %, 1985. a. vaid 4,5 %, samal aastal sündinuist. Teistel aastatel on selleks ajaks saanud suguküpseks 24...56 % emasloomadest ja 47...86 % isasloomadest, 1985. a. 92 %. Sigima hakkavad leethiired tavaliselt umbes ühe kuu vanuselt 16...17 g raskusena. 1985. a. aga olid juba 10,2 g ja 11,5 g raskused leethiired viljastatud, nagu kollakehade järgi võis kindlaks teha. Sellise suurusega loomad on umbes 20 päeva vanused (Gebczynski M., 1983), järelikult pesakonnast lahkumise järel pärast imemisperioodi lõppu kohe viljastatud. Selline intensiivne noorte sigimine lubab eeldada kiiret arvukuse tõusu, mis Tartu püügialal sügiskuudel ka kindlaks sai tehtud. Septembrikuu asustustihedus oli 1985. a. vaatlusperioodi kõrgeim. Sesonne arvukuse tipp on augustis, mil hakkab ka adI väljasuremine; võib-olla juba juulis, aga olemasolevail andmeil ei saa seda piiri kindlaks teha. Järveljas oli august-



Joonis 1. Leethiire vanuseline ja sooline struktuur Tartu (a), Järvelja (b) ja Palupera (c) püügialadel.

tikuus adI osatähtsus väga väike. Augustikuus toimub ka adII osatähtsuse järsk vähenemine, võrreldes juuli andmetega ($\chi^2 = 4,57$; $df = 1$ / Tartu ja Palupera andmeil), septembris nende vähenemine jätkub, oktoobris adII praktiliselt puudub (olij vaid Järveljal 1981. a.). Selleks ajaks on säilinud vaid talvitujad. Talvituvate isendite purihammaste juured (M_1) - põhiline vanuse määramise tunnus - pole oktoobrikuus veel arenenud, enamasti hakkavad alles tekkima. Sellise juurega leethiired on maksimaalselt 3 kuu vanused (Европейская ... 1981), seega põhiliselt juulis-augustis sündinud.

Järeldused

Talvitunud leethiirte (adI) väljasuremine toimub põhiliselt augusti- ja septembrikuu vältel; pole võimatu, et see algab juba juulis. Samal aastal sündinud ja siginud leethiired (adII) surevad välja augusti- ja septembrikuu jooksul. Oktoobris koosneb populatsioon praktiliselt vaid juveniilidest, kes on kuni 3 kuu vanused ja kes talvituvad. Seni pole selge sügisese vanuselise struktuuri muutuse seos arvukuse tsükliga.

Kirjandus

- Bujalska G. Population dynamics of an island population of Clethrionomys glareolus // Acta Zool. Fenn. - 1985. - N 173. - P. 29 - 34.
- Gebczynski M. Individual development // Ecology of the Bank Vole. Acta Theriol. - 1983. - Vol. 28, N 1. - P. 20 - 30.
- Lekk U. Leethiire populatsiooni soolisest ja vanuselisest struktuurist Palmses // Käesolevas kogumikus.
- Европейская рыжая полевка/Отв. ред. Н.В. Башенина - М., 1981. - 351 с.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология млекопитающих мелких таежного Северо-Запада СССР. - Л., 1975. - 244 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В., Пястолова О.А. Чередование поколений и продолжительности жизни грызунов//Журнал общей биологии, 1964. - № 6. - С. 417-433.

О СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

А. Кирк

Резюме

Весной возрастная структура популяции рыжей полевки простая, состоит из перезимовавших особей. Размножение начинается в конце апреля - в мае; в июне месяце в дачилки попадают уже молодые особи. В 1985 г. отмечено их быстрое созревание, за счет чего процент половозрелых сеголеток был очень высоким. В июле-августе доля молодых особей повышается, достигая к осени 100%. Вымирание перезимовавших и размножавшихся сеголеток происходит в основном в течение августа-сентября. В октябре популяция практически состоит только из молодых, неполовозрелых полевок (в 1985 г.) в возрасте до трех месяцев.

ABOUT THE SEASONAL DYNAMICS OF AGE STRUCTURE
IN BANK VOLE POPULATIONS

A. Kirk



S u m m a r y

In spring the structure of the population is simple, consisting only of wintered specimens. As the breeding season begins at the end of April or in May, young specimens will appear in traps in June. In 1985 young specimens achieved sexual maturity very quickly, as a result of which the percentage of adII (mature current-year individuals) was very high. In July-August the relative importance of juvenile specimens increases, reaching 100 % by autumn. Overwintered individuals die mainly in August and September. AdII specimens also die during August and September. In October the population is virtually made up of juveniles. In 1985 the juveniles were not older than three months.

PÕDRA ARVUKUSEST LAHEMAA RAHVUSPARGIS

Jüri Tõnisson

Lahemaa rahvuspark Põhja-Eestis kuulub oma naaberlaldega nii maastiku, taimestiku kui ka loomastiku poolest ühte. Kuna rahvuspargi kasutusrežiim on siiski teistsugune kui ümbritsevatel aladel, on teistsugused ka ulukite elutingimused. Seetõttu nälvivad ulukite arvukus ja seda mõjutavad tegurid nii teaduslikku kui ka praktilist huvi. Vähem oluline pole ulukite loendamise täpsus ja saadud andmete tõlgendamine. Kõige enam materjali on kogutud põdra, meie ühe tähtsama uluki kohta. Järgnevalt esitataksegi lühike analüüs viimastel aastatel saadud andmetest.

Kõrvuti nn. ametliku, metsavalvetöötajate tähelepanekuil põhineva loendusega on viimastel aastatel loendatud põtru talviste ekskremendihunnikute järgi (tabel 1). Aluseks on võetud V. Padaiga välja töötatud meetodika (Падаяра В.И., 1970). Põdra elupaiku läbivateel marsruutidel loendatakse 4 meetri laiusel ribal kõik põdra talvised ekskremendihunnikud. Teades, et üks põder jätab talve jooksul maha keskmiselt 2800 ekskremendihunnikut, saab leida põtrade arvu loendusribal ja ekstrapoleerida saadud tulemuse kõigi elupaikade pindalale. Täpsuse $\pm 10\%$ saavutamiseks on nõutav läbida 1 km marsruuti 100 ha elupaikade kohta. Niisugune täpsus saavutati alles aastail 1984...1985. Tabelist 1 nähtub kahe loendusviisiga saadud andmete suur erinevus. Kuigi absoluutset loendust pole tehtud, on tõenäoline kindla meetodika järgi tehtud loenduse suurem täpsus.

Põdra arvukuses Lahemaa rahvuspargis on juba pikka aega püsinud languse tendents (tegelik arvukus 1976. a. tõenäoliselt 800...900 is., 1980. a. 500...600 is.) ja seetõttu näib arvukuse märgatav suurenemine 1985. aastal üllatavana. Arvukuse langus võinuks 1985. a. hoopis jätkuda, arvestades tabelis 1 toodud asurkonna juurdekasvu ning 1984. a. kütitud ja hukkunud isendite arvu (suremust). Miks arvukus ikkagi tõusis?

Loendusandmete analüüs Eesti Metsaprojekti poolt (1977) moodustatud fauna valve- ja kaitsepiirkondade (lüh. piirkond) viisi (tabel 2, jn. 1) näitab, et põdra arvukus Lääne-Lahemaal erines 1984. ja 1985. aastal vähem kui 10%. Lokaalselt piirkonnas tõusis põdra arvukus oluliselt.

T a b e l 1

Põdra arvukus rahvuspargis 1982...1985 ja seda mõjutavad tegurid

Aasta	Arvukus (ümardatult)			Asurkonna juurdekasv			Suremus	
	amet- likel andmeil	talviste ekskree- mentide järgi is.	is/1000 ha	Vasikaid % (nähtud vasikaid / nähtud kokku põtru)	Küti- tud is.	Leitud hukkunud is.	Kokku is.	Minim. % tõenäol. arvukusest
1982	320	430	8,7	13,7 (24/183)	211	21	232	46
1983	270	420	8,5	20 (21/105)	139	16	155	31
1984	240	300	6,1	23,8 (99/415)	117	11	128	35
1985	220	370	7,5			10		

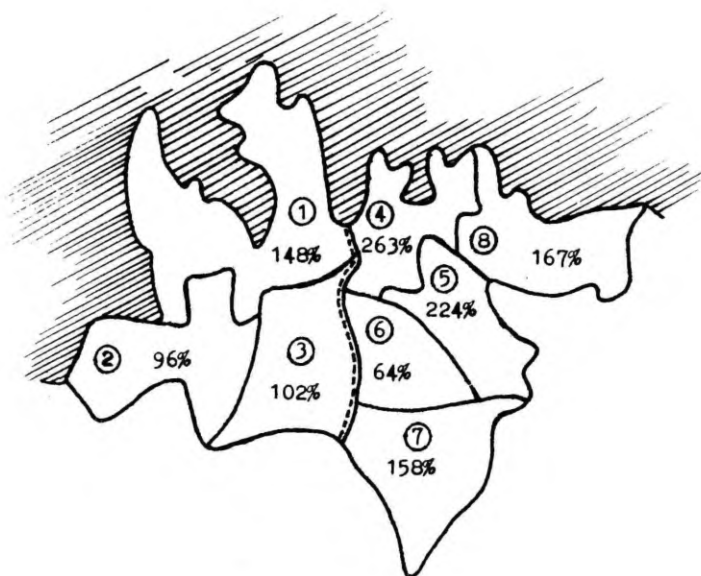
Põdra arvukus Lahemaa rahvuspargi fauna valve- ja
kaitsepiirkondades 1984. ja 1985. a.

Piirkond	Põdra arvukus		
	1984	1985	erinevus \pm %
I. Lääne-Lahemaa (Harju raj.)	138	150	+ 9
1. Loksa	27	40	+ 48
2. Kolga	45	43	- 4
3. Valgejõe	66	67	+ 2
II. Ida-Lahemaa (Rakvere raj.)	164	223	+ 36
4. Käsmu	8	21	+ 163
5. Palmse (Oruveski)	25	56	+ 124
6. Loobu	67	43	- 36
7. Viitna	40	63	+ 58
8. Sagadi	24	40	+ 67
Kokku Lahemaa RP	302	373	+ 24

Märgatavalt tõusis arvukus Ida-Lahemaal. 1985. aastal talvitus Käsmu ja Palmse piirkonnas põtru isegi üle kahe korra enam kui eelnenud aastal. Üheks võimalikuks seletuseks on jahipidamise ja elupaikade erinevused rahvuspargis ja sellest ida poole jäävatel aladel. Rahvuspargis kütitakse põtru peamiselt vintrelvadega varitsus- ja hiilimisjah-tidel. Ajujahi osatähtsus on tunduvalt väiksem kui ida poole jäävail Eesti Jahimeeste Seltsi jahimaadel. Ka algab põtrade küttimine suurel osal rahvuspargi maadel (eriti selle idaosas) tavaliselt hiljem kui ametlik jahihooaeg ning kül-laltki suure pindalaga reservaatides ei kütita põtru üldse. Rahvuspargist itta jäävatel niiskematel aladel³ pole niihäid talvitumistingimusi kui rahvuspargi idaosas. Kõik eelnenu võiski saada aluseks põtrade invasioonile rahvusparki ida poolt, kuid ka mõningatele rahvuspargisisestele ümberpaik-nemistele. Et rahvusparki tulnud põdrad jäid sinna paigale,

³ L. Laasimeri (1965) järgi on mainitud aladele, mis kuuluvad ENSV 37. geobotaanilise mikrorajooni, omased suhteliselt rohkete põldudega vahelduvad arupuuisniidud, soostunud jt. kuusikud ja rabastunud männikud. Rohkesti on hariliku lepa puistuid.

sellele aitasid tõenäoliselt kaasa 1984/85. a. talvetingimused. Viimased põhjustasid suurel määral ka põtrade koon-
dumise ning püsimise männinoorendikes ja teistel aladel, kus
nad olid paremini toiduga kindlustatud.



Joonis 1. Põdra arvukus Lääne-Lahemaa rahvusparkis 1984...1985.

Protsentides 1985. a. arvukuse erinevus 1984. a. arvukusest. Fauna valve-kaitsepiirkonnad: 1 - Loksas, 2 - Kolga, 3 - Valgejõe, 4 - Käsmu, 5 - Palmse, 6 - Loobu, 7 - Viitna, 8 - Sagadi.

---- Harju ja Rakvere raj. piir (tinglik piir Ida- ja Lääne-Lahemaa vahel)

— Eesti metsakorralduskeskuse poolt moodustatud fauna-kaitsepiirkondade piirid

Et ilmastik 1984/85. a. talvel erines tunduvalt 1983/84. a. omast, nähtub tabelis 3 toodust.

1985. aastal olid jaanuari- ja veebruarikuu keskmised maksimum- ja miinimumtemperatuurid märgatavalt madalamad. Sulata päevi ($t^{\circ}_{max} < 0^{\circ}C$) on olnud märksa enam. Lumesügavus eri dekaadidel ja maksimaalne lumesügavus olid 1985. a. jaanuaris-vebruaris märksa suuremad kui 1984. a. samal ajavahemikul (Метеорологический ... 1984. - № 1, 2; 1985 - № 1, 2). Lisaks eeltoodule oli juba 1984. a. detsember suhteliselt

Jaanuari- ja veebruarikuu ilmastik aastail 1984...1985 Kunda
hüdro meteoroloogiajaama ja Oandu vaatlusposti andmeil

Vaadeldav segur	1984				1985				Kahel aastal oluliselt erinevad te- gurid +
	jaanuar		veebruar		jaanuar		veebruar		
	Kunda	Oandu	Kunda	Oandu	Kunda	Oandu	Kunda	Oandu	
Keskm. maks. t°	-0,6		-1,2		-7,8		-11,3		+
Keskm. min. t°	-5,1		-5,4		-16,1		-20,1		+
Sulata päevi (t° _{max} < 0°)	12		19		29		28		+
Külmapäevi (t° _{min} < 0°)	28		29		31		28		
Päevi, mil sademeid oli vähemalt									
1 mm	12	17	4	5	11	13	5	7	
5 mm	2	4	-	1	1	1	-	1	
10 mm	-	1	-	-	-	1	-	-	
Sademeid kuus mm	46,8	65,9	9,3	17,3	31,3	47,6	14,1	23,1	
Lumesügavus: I dek.	3	14	7	24	5	13	19	33	+
II dek.	4	14	5	22	9	20	24	39	+
III dek.	6	20	4	21	14	27	32	39	+
Lümpäevi	31	31	29	29	31	31	28	28	
Maks. lumesügavus:									
lagedal	36		42		44		42		
metsas		20		34		28		54	+

külm ja lumerohke. Kättesaadavate ametlike andmete järgi (Agrometeoroloogiline bulletin - 1984. - Nr. 12) olid Narva vaatlusjaama andmeil detsembrikuu keskmine, minimaalne ja maksimaalne õhutemperatuur $-4,1^{\circ}\text{C}$, -18°C ja $+4^{\circ}\text{C}$. Kuu sademetehulk oli 50 mm. Lumesügavus oli põllul III dekaadi lõpus 15 cm (Tooma vaatlusjaamas metsas 28 cm). Vähemalt 1 mm sadas 11-1, 5 mm kahel ja 10 mm ühel päeval.

T a b e l 4

Põdrakahjustused Käsmu ja Sagadi metskonnas asuvatel proovitükkidel 1983...1985

Aasta	Keskmsed andmed proovitükkidelt				Talviseid ekskremendihunnikuid
	Puude jaotumine kahjustuse järgi %	Elujõulisi	Tugevalt kahjustatud	Hukkunud	
1983	78,7 \pm 5,7	14,0 \pm 3,4	7,3 \pm 2,7	100	5,2 \pm 2,8
1984	78,4 \pm 4,8	14,3 \pm 3,0	7,3 \pm 2,7	100	7,1 \pm 2,8
1985	69,9 \pm 4,6	23,1 \pm 3,2	7,0 \pm 2,8	100	28,7 \pm 5,9

Põtrade pikaajalisele paigalpüsimisele 1984/85. a. talvel I vanuseklassi männinoorendikes viitavad vaatlused mändide söömise (kahjustuste) ja talviste ekskremendihunnikute hulga kohta kümnel kahjustuste jälgimise alalisel proovitükil (ä 500 m²) Käsmu ja Sagadi metskonnas (tabel 4). 1983. ja 1984. a. olid põdra poolt tugevalt kahjustatud puude osatähtsus ja talviste ekskremendihunnikute arv ühe proovitüki kohta tunduvalt väiksemad kui 1985. aastal. Elujõuliste puude osatähtsus aga oli märgatavalt väiksem 1985. a. talve järel.

Põtrade tihedamast kontsentreerumisest toitumisaladele 1984/85. a. talvel annab tunnistust loendusandmete analüüs (tabel 5): 1985. a. on nii toitumisaladel^{*} loendatud põtrade arv kui ka protsent kõigist loendatuist tunduvalt ületanud samu näitajaid kahel eelnenud aastal. See ilmneb Lääne- ja Ida-Lahemaa 1984. ja 1985. a. andmete detailsemal analüüsil: Ida-Lahemaal on põtrade kontsentreerumine toitumis-

* Kuna põdra peamiseks talitoiduks Lahemaal on männi- ja pajuvõrsed, mida põder saab männinoorendikest, pajustikest ja soode-rabade servaaladelt, siis see osa põdra elupaikade pindalast ongi eristatud kui talvine toitumisala.

T a b e l 5

Põtrade jaotumine rahvuspargi eri piirkondades talviste toitumisalade ja muude elupaikade vahel (1983. a. kohta LRP üksikute piirkondade andmed puuduvad)

Piirkond	Kokku toitumisalaid/ muid elupaiku ha	Aasta	Ühik	Loendatud põtru		
				toitumis- aladel	muudes elupaikades	kokku
Lääne-Lahemaa (Kolga, Loksa, Valgejõe)	1280/20330 kokku 21610	1984	is.	42	96	138
			is / 1000 ha	32,8	4,7	6,4
			%	30,4	69,6	100
		1985	is.	55	95	150
			is / 1000 ha	43	4,7	6,9
			%	36,7	62,3	100
Ida-Lahemaa (Käsmu, Palmse, Loobu, Viitna, Sagadi)	1790/26010 kokku 27800	1984	is.	64	100	164
			is / 1000 ha	35,8	3,8	5,9
			%	39	61	100
		1985	is.	97	126	223
			is / 1000 ha	54,2	4,8	8
			%	43,4	56,6	100
LRP	3070/46340 kokku 49410	1983	is.	99	321	420
			is/1000 ha	32,2	6,9	8,5
			%	23,6	76,4	100
		1984	is.	106	196	302
			is/1000 ha	34,5	4,2	6,1
			%	35	65	100
		1985	is.	152	221	373
			is/1000 ha	49,5	4,8	7,5
			%	41	59	100

aladele olnud tugevam, väljaspool toitumisalaid on elutse-
nud väiksem osa põtru kui Lääne-Lahemaal. Samal ajal on Lää-
ne- ja Ida-Lahemaal põdra asustustihedus väljaspool toitu-
misalaid olnud praktiliselt võrdne.

Ekskrementide järgi loendamine annab meile tulemuseks
"põdratalved". Seetõttu ei selgu, kas põtrade tegelik asus-
tustihedus toitumisaladel oli veelgi kõrgem ja samad põdrad

viibisid mõne aja väljaspool toitumisalasid, või olid toitumisalad tõepoolest põtradest sedavõrd küllastatud, et osa põtru pidi talvituma üsna halbades tingimustes väljaspool neid. Põdra ühtlaselt madal asustustihedus väljaspool toitumisalasid kolmel järjestikusel aastal (tabel 5) näib kindlitavat oletust, et 4...8 is/1000 ha ongi arvatavasti see hulk põtru, mida hajusa esinemise ala suudab talve vältel ära toita. On muidugi iseasi, kuidas selline kogus põtrumõjub alusmetsale, looduslikule uuendusele jm., mida toiduks tarvitatakse.

Eeldades, et põdra arvukus 1985. a. tõusis peamiselt invasiooni tõttu, võib järeldada, et osa (eriti aga Ida-Lahemaal) talvitunud põtru lahkus taas endistesse elupaikadesse. Põtrade 1985. a. kevadisel elupaigavahetusel jäi hajusa esinemise alale suhteliselt palju ekskrementihunnikuid. Et 1985. a. loendus toimus kauase lume püsimise tõttu ligi kaks nädalat hiljem kui 1984. a., pakub huvi, kui palju võis loendusaja nihkumine loendustulemust mõjutada. Kuna loendus põhines talveperioodi vältel jäetud ekskrementihunnikute arvul, toimime järgmiselt: Et 200-päevane periood andis 373 põtra, siis 1 päeva kohta tuleb 1,87 põtra. 15 päeva annab seega 28 põtra e. 7,5 % saadud põtrade arvust. Koos muude võimalike vigadega on see arvestatav suurus. Siit järeldus: loendus tuleks läbi viia kindlal ajal (aprilli II pool) ja võimalikult kiiresti.

Põdra arvukust Lahemaa rahvusparkis on kõige enam mõjutanud küttimine, kuid kindel koht on ka teistel teguritel. Nendest vaatleme lähemalt suremust.

Suremuse kohta aastail 1976...1985 kogutud materjal põhineb metsavalve küsitlustel, ametlikel loendusandmetel ja isiklikel tähelepanekutel. Materjal ei peegelda suremust ja surma põhjusi täielikult, kuna korjused leitakse enamasti mõni aeg pärast hukkumist või jäävadki leidmata (suvel hukkunud põdravasikad). Mõni korjus võib olla leitud mitme vaatleja poolt.

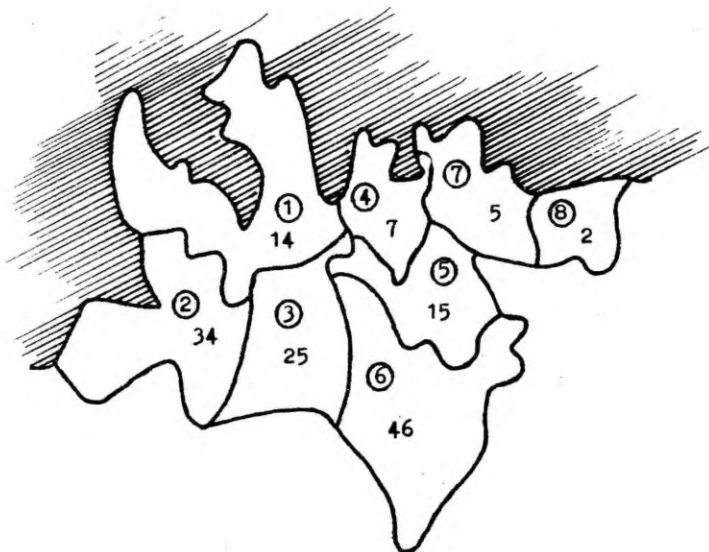
Isiklikel ja osalt ka metsavalve vaatlustel on korjustel vastavate tunnuste säilimise korral (kolju, alalõualuu jm.) määratud sugu ja vanus.

Kümne aasta jooksul on kõige enam põdrakorjuseid, kokku 105 isendit e. 61 %, leitud Loobu, Kolga ja Valgejõe metskonnas (tabel 6, jn. 2). 1976...1980 on korjuseid leitud märksa enam kui 1981...1985. Kõige rohkem on leide aas-

T a b e l 6

Põtrade hukkumine Lahemaa rahvuspargi lääne- ja idametskondades 1976...1985

Metskond	A a s t a										1976 ...1980	1981 ...1985	1976 ...1985	%
	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985				
Loksa	5	3	1			1	1	2		1	9	5	14	8,1
Kolga	4	8	3	1	4	2	6	1	3	2	20	14	34	19,8
Valgejõe	5	3	3		2	5	3	1		3	13	12	25	14,5
?								2				2	2	1,2
Käsmu		2		1		1	1	1		1	3	4	7	4,1
Palmse (Oruveski)	3	2	2	1	2	3				2	10	5	15	8,7
Loobu	4	15	6	10		1	6	1	2	1	35	11	46	26,7
Sagadi		2	1				1	1			3	2	5	2,9
Vihula			1				1				1	1	2	1,2
?					7		2	7	6		7	15	22	12,8
Lääne- Lahemaa	14	14	7	1	6	8	10	6	3	6	42	33	75	43,6
Ida- Lahemaa	7	21	10	12	9	5	11	10	8	4	59	38	97	56,4
Kokku	21	35	17	13	15	13	21	16	11	10	101	71	172	100,0
%	12,2	20,3	9,9	7,6	8,7	7,6	12,2	9,3	6,4	5,8	58,7	41,3	100	



Joonis 2. Hukkunud põtrade arv Lahemaa rahvuspargi metstkondades 1976...1985. a.

Metskonnad: Lääne-Lahemaa: 1 - Loksa, 2 - Kolga, 3 - Valgejõe; Ida-Lahemaa: 4 - Käsmu, 5 - Palmse (Õruveski), 6 - Loobu, 7 - Sagadi, 8 - Vihula.

taist 1976, 1977 ja 1982. Peame oluliseks selgitada, miks see oli nii. 1976. ja 1977. aastal võis Lahemaal elutseda 700...800 põtra. Kütitud isendite arv moodustas asurkonnast alla kümnendiku, juurdekasv aga oli 1977. a. 19 % (1976. aastast pole andmeid). Hundi arvukust 1976...1977 ametlikud andmed ei peegelda, ent leiti kuni 16 neil aastail huntide murtud põtra. See arv võib olla suuremgi, kuna 24 leitud isendil jäi hukkamise põhjus teadmata. Murtud põtrade arv viitab küllaltki pingsale hundi ja põdra arvukussuhtele.

1976. ja 1977. aasta talv olid nelja eelnenud aasta väga pehmetest talvedest tunduvalt karmimad. See võis kaasa aidata soojadel talvedel sirgunud põdrapõlvkondades seni elu jäänud nõrkade loomade hukkamisele.

1982. a. oli põtru üle 400. Kütiti juurdekasvust (13,7%) märksa enam. Paikseid ja läbikäijaid hunte oli ametlikel andmeil väga palju: 25 isendit. Põtru tuli ühe loendatud hundi kohta 16...20. Hundid mürdsid teadaolevalt 11 põtra, kuid see arv võis olla veelgi suurem, kuna 4 põdra surma-

põhjus ei selgunud. 1982. aasta talv oli kahest eelnenust karmim. Suhteliselt madalate temperatuuride juures sadas enam, saju- ja lumepäevade arv ning eriti lumesügavus ületasid eelnenud talvede omi (tabel 7).

T a b e l 7

1979/80...1981/82. a. talvede ilmastik Kunda vaatlusjaama (1...3) ja Oandu vaatlusposti (4...8) andmeil (Метеорологический ... 1979. - N^o 12; 1980. - N^o 1, 2, 12; 1871. - N^o 1, 2, 12; 1982. - N^o 1, 2)

Ilmastikutegur (dets. + jaan. + veebr. andmed)	1979/80	1980/81	1981/82
1. Temperatuur: keskmine	-18,1	-9,5	-17,1
keskm. maksimum	-9,0	-2,5	-8,7
keskm. miinimum	-25,5	-17,6	-27,1
2. Sulata päevi (t°_{\max} 0 °C)	66	53	68
3. Külmapäevi (t°_{\min} 0 °C)	85	75	85
4. Sajupäevi, mil sadas 1 mm	28	34	39
5 mm	5	9	14
10 mm	0	1	2
5. Sademeid mm	98,7	143,3	175,8
6. Kolme dekaadi lumesügavuste summa cm	79	46	345
7. Maksimaalne lumesügavus metsas cm	64	43	145
8. Lumepäevi	78	72	85

1976...1985 kogutud materjal võimaldab anda ülevaate põtrade hukkumisest eri aastaaegadel, hukkunute soolis-vanuselisest jaotumisest ja hukkumise põhjustest (tabelid 8...10). Hukkumise struktuur on olnud järgmine: 40 % kõigist surnuist e. 62 % teadaoleva surmaaajaga põtradest on hukkunud talvel (tabel 8). Talvel hukkunute osatähtsus on tõenäoliselt suuremgi, ning seda 37 täpsustamata surmaaajaga põdra arvel.

Täiskasvanud põtru on teadaoleva vanusega põtrade seas olnud 64 % (tabel 8). Hukkunud vasikad, mullikad ja üle 8...9 aasta vanused isendid aga moodustasid antud kategooriast ligi poole. Noorte ja väga vanade osatähtsus on eriti märgatav talvel hukkunud põtrade seas.

T a b e l 8

Eri aastaegadel hukkunud põtrade vanuseline jaotumine

Aastaaeg	Vasikad, mullikad	Täis- kasvanud	Üle 8...9 a. vanad	Vanus teadmata	Kokku	%
Talv	17	22	6	24	69	40,1
Kevad	5	2		6	13	7,6
Suvi	3	4		2	9	5,2
Sügis	2	6		12	20	11,6
Aastaaeg täpsustamata	6	15	4	36	61	35,5
Kokku	33	49	10	80	172	100,0
%	19,2	28,5	5,8	46,5	100	

Põdralehmi on hukkunute seas olnud enam kui pulle (tabel 9). Mõlemast soost isendite seas on olnud ülekaalus täiskasvanud. Selline jaotus viitab asjaolule, et suvel hukkunud vasikaid ei leita. Küsimusele, kas põdralehmi hukkub pullidest enam, ei anna kasutatud materjal ühest vastust. 1981...1985 asurkonnas registreeritud lehmade ja pullide suhe oli 473 : 275 e. 1 : 0,6. Hukkunute seas oli vahekord 20 : 13 e. 1 : 0,65. Seega on võimalik, et hukkunud lehmade ja pullide osatähtsus asurkonna kummastki soost isendite seas on ligilähedane.

Kaheks olulisemaks põtrade hukkamise põhjustajaks on olnud kiskjad ja liiklusvahendid (tabel 10). Põtru on siiski otsa saanud ka küttemise praagi, salaküttemise ja uppumise tõttu. Kuivõrd hukkamist soodustasid muud põhjused, nagu parasitid, haigused, toltumishäired, jääb antud materjali puhul selgusetu.

Kuna karud on murdnud vaid mõne põdra, jääb valdav osa kiskjate murtud põtradest huntide arvele. Hundid on üle poole ohvritest murdnud talvel, kuid märgatav on ka kevaditi ja sügiseti murtud põtrade osa.

Kokkupõrgetes liiklusvahenditega on põtru hukkunud aasta ringi. Elava liiklusega Tallinna-Leningradi maantee on peamiseks põtrade tekitatud liiklusõnnetuste tandriks. Liiklusõnnetustes hukkunud põtrade hulk peaks olema küllaldaseks ajendiks, et piirata rahvuspargisisestel teedel suurimat lubatavat liikluskiirust, nt. 70 kilomeetrile tunnis.

Tabel 9

Hukkunud põtrade sooline jaotumine

Periood	Lehmad			Pullid			Kokku		
	Vasikad, mullikad	Täiskas- vanud	Kokku	Vasikad, mullikad	Täiskas- vanud	Kokku	Vasikad, mullikad	Täiskas- vanud	Kokku
November ... aprill	4	12	16	1	10	11	5	22	27
Mai ... oktoober	2		2		1	1	2	1	3
Aeg teadmata		2	2		1	1		3	3
Kokku	6	14	20	1	12	13	7	26	33
%	18,2	42,4	60,9	3,0	36,4	39,4	21,2	78,8	100

Tabel 10

Põtrade hukkamise põhjused

Aastaag	Kiskjad (hunt)	Liiklus- vahendid	Küttimispraak, salaküttimine	Uppumine	Muud (teadmata) põhjused	Kokku	%
Talv	22	7		2	38	69	40,0
Kevad	8	3			2	13	7,6
Suvi	4	1		1	3	9	5,2
Sügis	6	4	8		2	20	11,6
Täpsustamata	3	21			37	61	35,5
Kokku	43	36	8	3	82	172	100
%	25	20,9	4,7	1,7	47,7	100	

Käesolevas artiklis pole küll võimalik pikemalt käsitleda põdraasurkonna juurdekasvu, kuid mainime siiski mõned tegurid, mis on juurdekasvu mõjutanud. Aastail 1982...1984 nähti 146 põdravasikat, 340 põdralehma ja 122 vasikatega põdralehma; ühe lehma kohta tuli vasikaid kõigest 0,21... 0,55, ühe vasikatega lehma kohta - 1,09...1,22. Lehmade ja pullide suhet asurkonnas - 1 : 0,6 - võib pidada üheks tõenäoliseks väikese juurdekasvu põhjuseks. Lisaks on kõrge laskenorm ning juba aastaid väldanud kütitavate pullide jaotamine noorteks ja vanadeks sarveharude arvu järgi viinud pullide, tõenäoliselt aga kogu põdraasurkonna kvaliteedi langusele. 1982...1984 kütitud teadaoleva vanusega ja kuni kaheharuliste sarvedega pullidest (n = 69) 52 % olid 3,5-aastased või vanemad. Üle 3,5 aasta vanustel pullidel pidanuks sarveharusid olema enam.

Mida kaugemale jäävad Iahemaa rahvuspargi algusaastad, seda enam erinevad sealsed ja rahvusparki ümbritsevad loodusmaastikud. Ka põtrade elutingimused muutuvad. Põdraasurkonna seisukorra pidev jälgimine omab seetõttu suurt teaduslikku ja praktilist tähtsust.

Kirjandus

- Agrometeoroloogiline bulletin. 1984. - Nr. 12. - 10 lk.
Laasimer L. Eesti NSV taimekate. Tallinn, 1965. - 397 lk.
Метеорологический ежемесячник. Вып. 4, часть II; 1979-1985.
- № 1, 2, 12.
Падайга В.И. Методы регулирования численности оленей в интенсивном лесном хозяйстве. - Каунас, 1970. - 32 с.

О ЧИСЛЕННОСТИ ЛОСЯ В ЛАХЕМААСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ

Ю. Тыниссон

Резюме

Исследование проведено в 1976 - 1985 гг. За это время численность лося снизилась от предполагаемых 700 - 800 до 300 - 400 особей. Начиная с 1982 г. численность лося определяется в основном по зимним экскрементам (Падайга, 1970) отдельно в предполагаемых зимних стойбищах и в других местобитаниях. В 1982 - 1985 гг. численность снизилась с 400 - 500 до 270 - 330 особей (1984), но возросла опять до 330 - 400 особей в 1985 г. (табл. 1). Последний подъем связан, очевидно, с заходом лосей из районов, прилегающих к национальному парку с востока. Это подтверждается как распределением лосей зимой 1983-1985 гг. по обходам защиты фауны (табл. 2) и по зимним стадам (табл. 5), так и состоянием зимних стойбищ (табл. 4).

Немаловажное значение в динамике численности лося имеет естественная смертность. Данные собраны в 1976 - 1985 гг. За это время найдено 172 трупа лосей (табл. 6), из них 58,7 % в 1976 - 1980 гг. Наибольшее количество трупов найдено в Колгаском, Валгейнеском и Лообуском лесничествах (табл. 6). Более 40 % лосей погибает зимой (табл. 8). Среди трупов более 60 % составляют лосихи (табл. 9). Доля лосих среди погибших сходится с долей их в поселении. Как минимум, 25 % лосей погибает от волков и 21 % - в дорожных происшествиях (табл. 10). В 48 % случаев гибели причину смерти установить не удалось.

Изменения в структуре поселения, в приросте и в качестве рогов самцов, а особенно обилие самцов с неполноценными рогами указывают на ухудшение качества поселения лося.

Необходимо и далее следить за численностью и состоянием лося в Лахемааском национальном парке.

ÜBER DEN ELCHBESTAND IM NATIONALPARK ZU LAHEMAA

J. Tõnisson

Z u s a m m e r f a s s u n g

Die Untersuchung wurde in dem Jahren 1976...1985 durchgeführt. Während dieser Zeit die Anzahl von Elchen verminderte sich von vermutlichen 700...800 bis 300...400 Individuen. Von Anfang an Jahr 1982 die Anzahl von Elchen wurde hauptsächlich auf Grund von Winterexkrementen festgestellt (Падайна В. И., 1970) auf dem vermutlichen Winterweiden (der Konzentrationsplatz) und anderen Standorten. In den Jahren 1982...1985 die Anzahl verminderts sich von 400...500 bis 270...330 Individuen (1984), aber vergrösserte sich wieder bis 300...400 Individuen im Jahre 1985. Die letzte Steigerung war, anscheinend, in Verbindung mit dem Eingang von Elchen in den Nationalpark von Osten. Diese bestätigte sowohl die Verteilung von Elchen in den Faunaschutz-Rundgängen und in den Winterstandorten im Winter in den Jahren 1983...1985 als auch der Zustand der Winterweiden.

In den Jahren 1976...1985 wurden 172 Elchenleichen gefunden. Die Anzahl von gefundenen Tierleichen war am grössten in den Forstämten Kolga, Valgejõe, Loobu (die Tabelle 6). 40 % von Elchen kamen ums Leben im Winter. Etwa 61 % von Tierleichen bildeten die Elchkühe. Als Minimum 25 % von Elchen waren von Wölfen umgekommen und 21 % - bei den Wegeriegnissen. In den 48 % von Fällen war die Feststellung der Todesursachen unmöglich.

Die Veränderungen in der Bestandesstruktur, im Zuwachs und in der Qualität der Elchhörner, aber besonders - der Überfluss von Elchen mit den minderwertigen Hörnern zeigt auf die Verschlechterung der Qualität des Elschbestandes.

Es ist notwendig nach der Anzahl und dem Zustand von Elchen im Nationalpark Lahemaa auch in der Zukunft zu folgen.

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ КОСУЛИ

Янус Кийли

Территориальная структура популяции рассматривается как закономерное размещение особей и их групп в отношении элементов ландшафта и друг друга (Наумов, 1977). Она постоянно изменяется как во временном, так и в пространственном отношении (Флинт, 1977), стабилизирует генетическую структуру популяции и обеспечивает сохранение ее целостности (Шварц, 1969).

У копытных наименьшей единицей популяции является группа особей, реже - особь. Так как при использовании территории и распространении в пространстве в сущности нет разницы между группами разной величины и отдельными особями, то можно и особь рассматривать как самостоятельную группу.

Материал и методика

Для анализа пространственной структуры популяции косули использовали данные облавных охот 1962-1974 и 1979-1980 гг. Все косули, выгнанные из одного квартала, считались принадлежащими к одной группе. Использовали коэффициенты дисперсии и агрегации, индекс Мориситы. Для выяснения сходства-несходства размещений использовали χ^2 - критерий. Различия двух размещений считались достоверными, если $P \leq 5\%$. Данные о климате взяты из "Метеорологического ежемесечника" 1961-1980 гг. При выяснении и анализе влияния разных факторов на размещение косули использовали шаговый регрессионный анализ. Вычислены коэффициент множественной корреляции (R), уравнения регрессии и коэффициенты линейной корреляции (r).

Все зимы и весны были разбиты по их характеристикам на классы, которые учитывались при регрессионном анализе. Надежность вычисленных показателей обозначена следующим образом $^0 - 0,1 \geq P > 0,05$; $^* - 0,05 \geq P > 0,01$; $^{**} - 0,01 \geq P > 0,001$; $^{***} - 0,001 \geq P$.

Выяснение характера размещения косули

Для выяснения случайности-неслучайности размещения взят коэффициент дисперсии и индекс Мориситы. Коэффициент дисперсии можно использовать для характеристики размещения только тогда, когда площадь пробной площади больше площади совокупности. В таком случае между средней и дисперсией существует линейная связь. В случае перенаселенности пробная площадка определенной величины охватывает более одной группы и связь между средней и дисперсией становится нелинейной. Такое изменение связи дает возможность различить пробы, характерные для т.н. нормальной популяции, от проб, характерных для перенаселенных территорий. Выделено две группы данных и изучено поведение индексов при изменении величины популяции. Выяснилось, что: (1) если в интервале плотности 0,6-1,8 ос./кв оба индекса не зависят от изменения численности, то при большой численности они коррелируют с изменениями плотности; (2) изменения индексов Мориситы на отдельных территориях анализа не взаимосвязаны (рис. 1); (3) размещение косули агрегативно. В случае перенаселенности образуется слитное размещение.

Для характеристики размещения косули использовали и коэффициент агрегации, при вычислении которого учитывалось изменение площади одной группы K и площади особи в группе W . Обе эти величины находятся в статистически достоверной отрицательной корреляции с изменениями плотности популяции: при повышении численности косули происходит своего рода уплотнение заселенности территорий, которое выражается и в изменениях коэффициента агрегации (рис. 2): (1) в Юго-Восточной и Юго-Западной Эстонии с увеличением плотности населения коэффициент агрегации уменьшается; (2) в Юго-Восточной и Юго-Западной Эстонии динамика коэффициентов агрегации определяется сходными факторами; (3) в районе Алутагусе агрегированность косули всегда значительно выше и более изменчива, чем на остальных территориях и зависит от иных факторов.

Характер размещения популяции зависит от наличия групп разной величины, а также от степени усвоения территории животными. При низкой плотности населения (0,49-0,9 ос./кв) изменения индексов агрегированности определяются изменением количества незаселенных кварталов и кварталов с ≥ 5 косулями - характерно наличие большого числа незаселенных площадок и малое количество площадок с ≥ 5 особями.

При средней плотности населения (0,9-1,8 ос./кв, $M = 5I$)

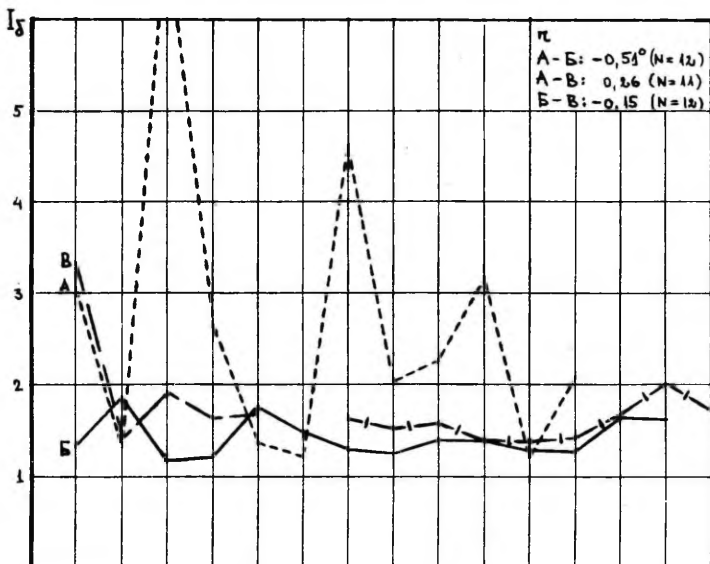


Рис. 1. Динамика индекса Мориситы у козули в районах А, Б и В

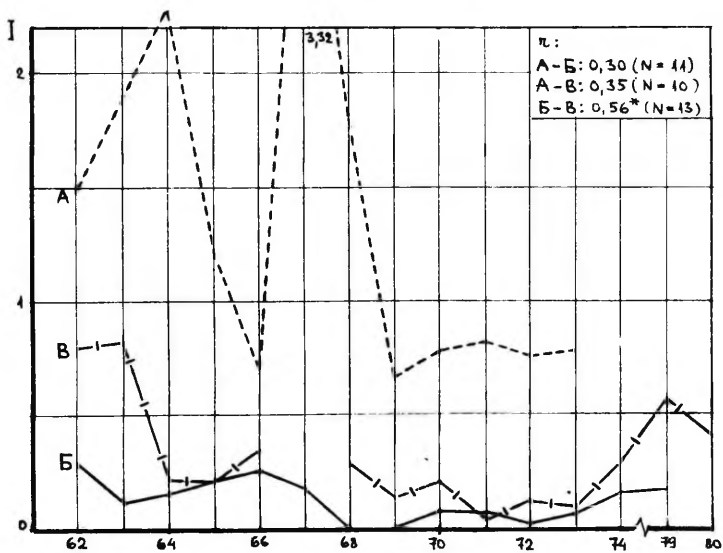


Рис. 2. Динамика коэффициента агрегации у козули в районах А, Б, В

значение индексов агрегированности кроме коэффициента дисперсии зависит от количества незаселенных пробных площадок и площадок с 3-4 особями - агрегированность тем выше, чем больше пустых и меньше пробных площадок с 2-4 особями. Только коэффициент дисперсии зависит от количества групп из ≥ 5 голов.

При высокой плотности населения ($P \approx 1,8$ ос./кв) существует сильная отрицательная связь между количеством групп из 3-4 особей, с одной стороны, и коэффициентом дисперсии и индексом Мориситы, с другой. Отрицательная корреляция отмечается между числом стад из 3-4 голов и долей одиночек ($r = -0,68^{**}$; $N=8$) или двоен ($r = -0,61^{**}$; $N=20$).

При малой численности в формировании меры агрегированности большую роль играют пустые площади и площади с ≥ 5 головами, с увеличением численности все больше повышается значение групп из 2-4 особей.

Динамика стадности косули

Изменение территориальной структуры популяции характеризуется динамикой групп разной величины (рис. 3). В районе Алутагусе (А-террит.) по сравнению с остальными территориями больше всего одиночек и двоен и меньше всего групп из ≥ 5 особей. При росте численности вида количество одиночек уменьшается, а число стад из 2-4 голов увеличивается. В Юго-Восточной Эстонии (Б-террит.) имело место постоянное уменьшение количества одиночек и двоен за счет стад из 3-4 и из ≥ 5 косуль. Больше всего было одиночек и двоен в годы низкой продуктивности, меньше всего в 1973-1974 гг. Начиная с 1967 г. постоянно увеличивалось число групп из 3-4, а с 1972 г. - и из ≥ 5 особей. Юго-Западная Эстония (В-террит.) характеризуется также изменением числа групп разной величины: в 1962/63 гг. произошло статистически достоверное ($\chi^2 = 11,45^{***}$; $d.f.=3$) изменение количества одиночек за счет увеличения числа стад из 3-4 голов, в 1965/66 гг. ($\chi^2 = 11,94^{**}$; $d.f.=3$) - за счет групп из 2 особей. Как в 1971, так и 1974 г. наблюдалось статистически достоверное увеличение количества стад из ≥ 5 голов.

На основе анализа данных трех территорий можно сделать следующие выводы: (1) с увеличением численности косули доля одиночек постоянно уменьшается за счет других групп; (2) до-

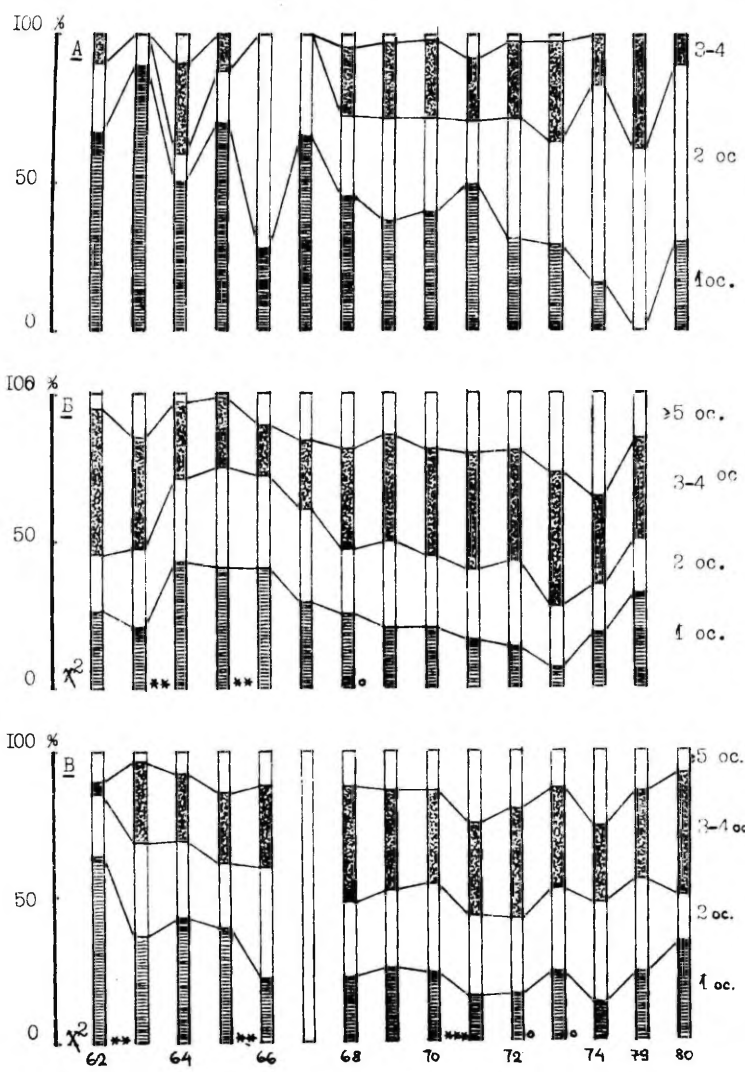


Рис. 3. Динамика стадности козули в районах А, Б и В (сходство несходство оценено на основе X^2).

ля групп из 2 и 3-4 особей является относительно стабильной, особенно на территориях Б и В, и характеризует успешность размножения; (3) увеличение количества групп из ≥ 5 голов наблюдается только в отдельные годы, после достижения определенного уровня численности.

Территориальная изменчивость осеннего размещения

Выяснение причин динамики размещения требует изучения изменчивости осеннего размещения косули. Это дает ответ на вопрос, одинаковы ли в данном году на всей исследуемой территории направление и интенсивность влияния факторов, определяющих размещение. Сходство-несходство стадности косули по трем территориям приведено на рис. 4. В итоге выясняется, что (I) район (Алутагусе в отношении размещения косуль) различается на статистически достоверном уровне от соседних территорий Б и В; (2) соседние территории Б и В при большой плотности населения косули (начиная с 1968 г.) принадлежат к одной группе; (3) при низкой плотности населения (или при низкой продуктивности популяции) межтерриториальные различия в осеннем размещении косули сводятся к минимуму.

При небольшой численности или низком приросте популяции размещение косули определяется на всей исследуемой территории сходными, при большой численности - разными факторами.

Факторы, определяющие размещение косули

Единицей этолого-пространственной структуры популяции косули считается стадо. Зимние стада изменяются по составу и образуются осенью под влиянием погодных условий. Группу образуют самка (или самки) с телятами и самец (Büttner, 1980). Телята-самки остаются с матерью до 2 лет, телята-самцы - лишь до I года. Группы из ≥ 5 голов являются временными или случайными объединениями и рассматриваются как агрегации животных.

Размещение косули зависит от величины популяции, от особенности ландшафта, от климатических условий и от индивидуальных и видовых отношений. Влияние плотности населения на стадность: между индексом агрегированности и плотностью населения косули существует статистически достоверная

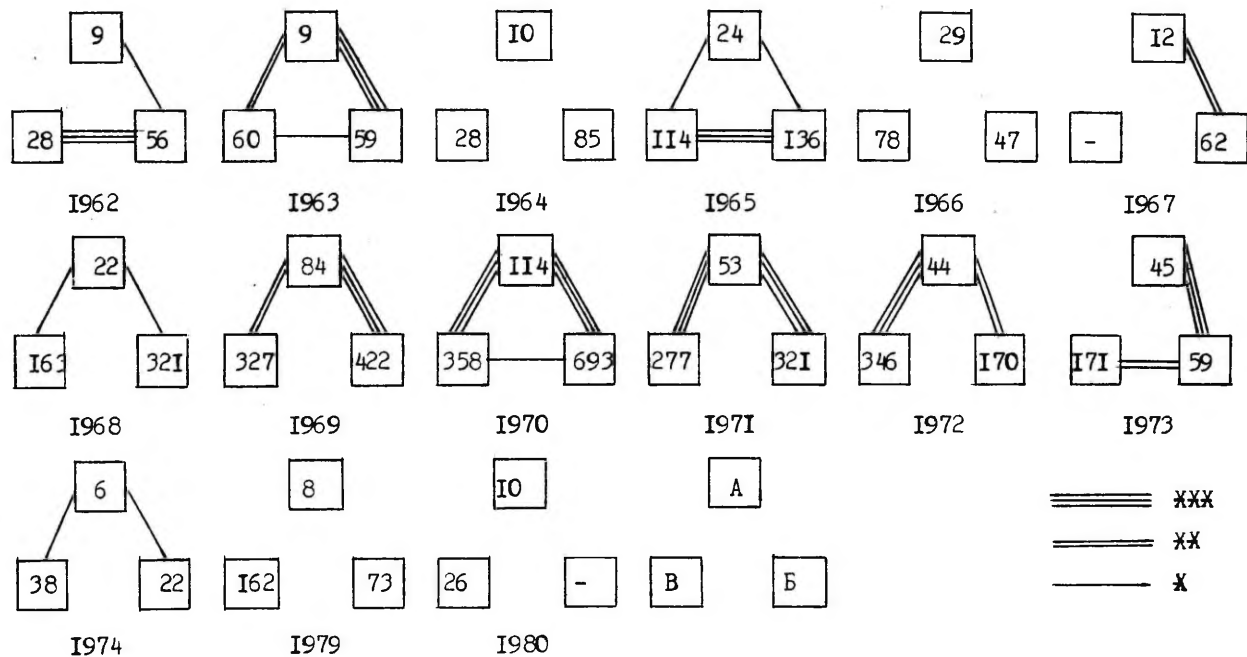


Рис. 4 Сходство-несходство размещений косули на основе χ^2

связь только после превышения определенного уровня численности и это связано с заселением свободных территорий. Свое влияние оказывает и используемая методика: начиная с определенного уровня плотности на одну пробную площадку определенной величины приходится более одной группы. В результате показатель стадности быстро повышается.

Влияние ландшафтных факторов на размещение косули тоже известно (Bresinski, 1982). В мозаичном агролесоландшафте (особенно распространен в Юго-Восточной Эстонии) в лесных массивах, окруженных полями, численность косули значительно выше. Эти лесные массивы рассматриваются как субпопуляции с известной степенью экологической изоляции (Pielowski, Bresinski, 1982). По данным В. Падайги (1984) плотность населения косули находится в прямой зависимости от доли участия лиственных пород в составе насаждений и в обратной зависимости от лесистости территорий. Чем меньше лесистость территорий, тем интенсивнее косуля использует агроценозы и тем большие группы образуют животные (Блузма, Балейшис, 1983).

Воздействие климатических факторов двойное: (1) величина зимних стад находится в прямой зависимости от глубины снежного покрова и от низких температур воздуха; (2) зимние и весенние климатические условия оказывают определенное влияние на прирост популяции, величину материнской семьи и смертность косулят.

По Д. Николандич (Nicolandić, 1968) стада из 2-4 особей, в которых находится самка со своими косулятами до одного года и годовалыми, составляют ~66%. Следовательно, сравнивая количество групп из 2-4 особей на разных участках и его изменение в разные годы, можно оценить успешность размножения.

Влияние зимних условий на стадность косули

Зимние условия (табл. I) оказывают влияние на количество групп из двух особей (26,2%) только в суровые зимы ($R = 0,63^*$; $N=23$). Существенную роль при этом играют среднезимние метели. Ввиду частых метелей и продолжительного глубокого снежного покрова осенью насчитывается мало косулят. Достижение половой зрелости молодым предыдущего года может запаздывать. В результате молодые косули остаются при матери еще на один год. Количество групп из 2 особей зависит прежде всего от частоты метелей в средние зимы.

Таблица I

Зимние условия, влияющие на число групп козули разной величины осенью (члены уравнения регрессии выделены на основе шагового регрессионного анализа)

$\frac{2 \text{ ос.} = 26,2\%}{R = 0,63^*}$	<p>суровая зима (N = 23)</p> <hr/> <p>умеренная зима (N = 26)</p> <p>3-4 ос. = 31,6%</p> <hr/> <p>R = 0,79 ***</p> <hr/> <p>1. М, % I 2. ДС, % II 3. М, % Σ XI-III 4. abs.max t° Σ XI-III 5. ДСП, % II =====</p>
$\frac{1 \text{ ос.} = 31,3\%}{R = 0,71^{**}}$	<p>мягкая зима (R = 26)</p> <p>3-4 ос. = 28,2% ≥5 ос. = 12,7 %</p> <hr/> <p>R = 0,60* R = 0,65*</p> <hr/> <p>1. abs.max t° Σ XI-III 1. abs.max t° Σ XI-III 2. М, % XII 2. М, % I 3. ДСП, % II 3. М, Σ XI-III 4. ДСП, Σ XI-III 4. ДСП, % II 5. ДС, % XI 5. М, % II =====</p>

Примечание. ДСП - число дней со снежным покровом (в %-ах); ДС - число дней со снегопадом (в %-ах); М - число дней с метелями (в %-ах).

R - коэффициент множественной корреляции; N - объем материала; римскими цифрами обозначены месяцы;

* - 0,05 ≥ P > 0,01; ** - 0,01 ≥ P > 0,001; *** - 0,001 ≥ P.

Влияние климатических условий мягких зим на количество групп из 3-4 особей осенью (28,2%) статистически достоверно ($R = 0,60^x$; $N = 26$). Небольшое количество дней со снежным покровом в течение всей зимы и большая сумма абсолютно максимальных температур способствуют приросту популяции и тем самым увеличению числа групп из 3-4 голов. Влияние климатических условий умеренных зим на число стад из 3-4 особей осенью (31,6%) тоже статистически существенно ($R = 0,79^{xxx}$; $N = 26$). Относительно частые метели в течение всей зимы, и особенно в декабре, оказывают отрицательное влияние на количество групп из 3-4 особей (соответственно $r = -0,46^x$ и $r = -0,69^{xxx}$). Если после мягких и умеренных зим осенью стада из 3-4 особей составляют 28,2% и 31,6%, то после суровых зим их 35,8%, однако, влияние климатических условий суровых зим статистически недостоверно. Имеется достоверная отрицательная корреляция между процентом стад из 3-4 особей и числом дней с метелями в декабре ($r = -0,56^{xx}$; $N = 23$). Итак, чем меньше метелей вместе с низкими температурами воздуха, тем больше групп из 3-4 особей будет следующей осенью.

В годы низкой продуктивности популяции количество групп из 3-4 особей связано и с временем достижения половой зрелости. В мягкие зимы молодые косули (особенно самцы) быстрее достигают самостоятельности и покидают самку; после умеренных и суровых зим этот процесс замедляется, и молодые животные (особенно самки) могут еще на один год остаться со своей матерью. Если после мягких зим, когда больше всего насчитывалось одиночек и меньше всего групп из 3-4 особей, между ними существовала отрицательная зависимость на уровне 99,9% ($r^2 = 54,8\%$), то после умеренных и суровых зим эта связь ослабла (соответственно $r^2 = 30,2\%$ и $r^2 = 33,6\%$). Теснота и сила отрицательной корреляции между количеством групп из ≥ 5 голов и одиночек тоже уменьшается в направлении от мягких зим к суровым (r^2 соответственно 24%, 15,2% и 12,2%).

Влияние весенних условий на размещение косули

Количество групп из двух особей осенью (24,0%) находится в сильной корреляции (табл. 2) только от климатических условий весны II группы ($R = 9,97^{xx}$; $N = 10$). Весны II группы характеризуются дождливым прохладным апрелем и частыми заморозками во время рождения косулят. Единственным лимитирующим

Таблица 2

Весенние условия, влияющие на число групп косули разной величины осенью (члены уравнения регрессии выделены на основе шагового регрессионного анализа)

весна 4 (N = 10)		весна 3 (N = 23)	
3-4 ос.=29,1%	≥5 ос.= 9,2%	I ос.= 28,3%	3-4 ос.= 33,0%
R = 0,95 ^{xx}	R = 0,89 ^x	R = 0,68 ^x	R = 0,74 ^{xx}
1. $\bar{x}t^0y$, 2-VI, 2	1. $\bar{x}t^0y$, 2-VI, 2	1. $\bar{x}t^0$ IV, 2	1. $\bar{x}t^0$ IV, 2
2. $\bar{x}t^0$ IV, 2-V, 1	2. $\bar{x}t^0y$, 3	2. Ос IV, 2	2. ДВ ≥ 80%
3. За	3. Ос IV	3. $\bar{x}t^0$ IV-VI	3. Ос Y
4. $\bar{x}t^0$ VI, 1	4. Ос IV-VI	4. $\bar{x}t^0$ Y, 3	4. $\bar{x}t^0$ IV-VI
5. Ос Y, 2-VI, 2	5. $\bar{x}t^0$ Y	5. $\bar{x}t^0$ IV, 2-V, 1	5. $\bar{x}t^0$ VI, 1

весна 2 (N = 10)			
I ос.= 25,4%	2 ос.=24,0%	3-4 ос.= 36,0%	≥5 ос.= 14,5%
R = 0,97 ^{xxx}	R = 0,97 ^{xx}	R = 0,98 ^{xxx}	R = 0,96 ^{xx}
1. $\bar{x}t^0$ IV, 2-V, 1	1. Ос IV-VI	1. Ос IV	1. $\bar{x}t^0$ IV, 2-V, 1
2. Ос IV	2. $\bar{x}t^0$ IV, 2	2. Ос Y, 2-VI, 2	2. $\bar{x}t^0$ VI, 1
3. $\bar{x}t^0$ VI, 1	3. $\bar{x}t^0$ IV-VI	3. Ос IV-VI	3. Ос IV-VI
4. $\bar{x}t^0$ Y	4. $\bar{x}t^0$ VI, 1	4. $\bar{x}t^0$ IV, 2	4. $\bar{x}t^0$ IV, 2
5. Ос IV, 2	5. $\bar{x}t^0$ Y, 3	5. Ос IV, 2	5. $\bar{x}t^0y$, 2-VI, 2

весна I (N = 19)		
I ос.= 33,9%	3-4 ос.=26,6%	≥5 ос.= 9,4%
R = 0,86 ^{xxx}	R = 0,91 ^{xxx}	R = 0,79 ^{xx}
1. $\bar{x}t^0y$, 2-VI, 2	1. $\bar{x}t^0$ Y	1. Ос IV
2. $\bar{x}t^0y$, 3	2. Ос IV	2. $\bar{x}t^0$ IV, 2
3. $\bar{x}t^0$ Y	3. $\bar{x}t^0$ IV, 2	3. Ос Y, 2-VI, 2
4. $\bar{x}t^0$ VI, 1	4. $\bar{x}t^0$ Y, 3	4. Ос Y
5. $\bar{x}t^0$ IV-VI	5. ДВ 80%	5. $\bar{x}t^0$ IV, 2-V, 1

Примечание. $\bar{x}t^0$ - средняя температура воздуха; За - число дней с заморозками; Ос - количество осадков в мм-ах; ДВ ≥ 80% - число дней с влажностью ≥ 80%;

R - коэффициент множественной корреляции; N - объем материала; * - 0,05 ≥ P > 0,01; ** - 0,01 ≥ P > 0,001; *** - 0,001 ≥ P.

фактором является общее количество осадков за IV-VI месяцы. Между количеством групп из двух и ≥ 5 особей осенью существует отрицательная связь ($r = -0,69^*$). Число стад из ≥ 5 голов (I4, 5%) тоже зависит от весенних климатических условий ($R = 0,96^{***}$). Большое общее количество осадков находится в положительной ($r = 0,67^*$) и малая сумма средних температур воздуха за период с середины апреля до начала мая - в отрицательной ($r = -0,78^*$) корреляции с числом групп из ≥ 5 особей. Любопытно, что общее количество осадков за всю весну способствует росту количества групп из ≥ 5 голов и вызывает уменьшение числа групп из 2 особей. Очевидно, молодые самки предыдущего года имели только одного теленка и они присоединились осенью к своей матери, тоже имеющей ягнят ($\text{♀} + \text{juv}$ и $\text{♀} + 2 \text{ juv}$). В результате имеем наивысшее количество групп из ≥ 5 голов (I4, 5%).

Влияние всех групп весны на число групп из 3-4 голов осенью статистически существенно. Весны I группы ($R = 0,91^{***}$; $N = 19$) засушливые, но теплые. Существует зависимость между количеством стад из 3-4 особей и средней температурой воздуха в мае ($r = 0,52^*$), а также с количеством осадков в середине апреля. Осенью после весны I группы стада из 3-4 животных составляют только 26,6% и их количество коррелирует отрицательно с числом одиночек ($r = -0,66^{**}$). Повышению числа одиночек (33,9%) способствуют частые заморозки, особенно во время рождения ягнят ($r = 0,51^*$). Имеется отрицательная корреляция между числом одиночек и средними температурами воздуха в конце мая - начала июня и мая месяца. Высокие средние температуры воздуха в мае способствуют росту числа групп из 3-4 особей осенью, так как частые заморозки увеличивают число одиночек.

Влияние условий весны II группы ($N = 10$) на количество стад из 3-4 особей осенью сильное ($R = 0,98^{**}$). Их число отрицательно связано с процентом одиночек (25,4%; $r = -0,88^{***}$). Оба показателя коррелируют с одними и теми же показателями климата: с небольшим количеством осадков в апреле (соответственно $r = 0,70^*$ и $r = -0,58^0$) и относительно низкими температурами воздуха в первой декаде июня ($r = -0,62^0$ и $r = 0,58^0$). Среднее количество ранневесенних осадков и относительно низкие температуры воздуха в начале июня обуславливают появление наивысшего процента групп из 3-4 голов осенью (36%), хотя, казалось бы, прирост популяции должен быть невысоким. Часть самок предыдущего года не имела, вероятно, весной ко-

сулят или не достигла половой зрелости и осталась у своих матерей.

Весна III группы (N=23) присущее обилие осадков за IV-VI месяцы и во время рождения ягнят и в первые недели их жизни. Количество стад из 3-4 особей находится в статистически достоверной зависимости от климатических условий ($R=0,74^{**}$) и в отрицательной корреляции с числом одиночек ($r=-0,74^{**}$). Число групп из 3-4 особей в октябре связано со скоростью наступления предыдущей весны. Скорость наступления весны определяет обилие зеленых кормов, которое обеспечивает хорошую упитанность самок и высокий прирост. Число одиночек находится в положительной зависимости от относительно высоких температур воздуха во второй декаде апреля ($r=0,56^*$).

Весны IV группы (N=10) характеризуются большим обилием осадков за IV-VI, а также частыми дождями в конце мая - в начале июня. Осенью после весны IV группы большое число двоен (36,3%) отрицательно коррелирует ($r=-0,68^*$) с долей групп из 3-4 особей. Сравнительно низкие температуры воздуха в конце мая - начале июня связаны как с числом одиночек ($r=0,67^*$), так и с числом групп из ≥ 5 голов ($r=-0,60^0$). Прохладная вторая половина мая и заморозки уменьшают прирост популяции, а доля одиночек и двоен увеличивается.

Анализ влияния весенних климатических условий на количество разной величины групп козули позволяет сделать следующие выводы: (1) между собой наиболее часто коррелируют количество групп из 3-4 особей и весенние климатические условия; влияние весенних условий на количество одиночек проявляется только прохладной весной; (2) число одиночек и групп из 3-4 голов связано как со скоростью наступления весны, так и с климатическими условиями во время рождения молодняка; (3) количество двоен и групп из ≥ 5 особей взаимно коррелируются; число групп из ≥ 5 козудь увеличивается за счет молодых самок, присоединившихся к матерям осенью.

Литература

- Блузма П.П., Балеишис Р.М. Значение агроценозов для косули в Литве//Охотоустройство в спец. лесн. хоз-ве. - Каунас-Гирйонис, 1983. - С. 64- 65.
- Наумов Н.П. Структура и самоорганизация биологических макро-систем//Биологическая кибернетика. - М., 1977. - С.336-397.
- Падайга В.И. Экологические основы управления численность оленей в Литовской ССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Тарту, 1984. - 38 с.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяции мелких млекопитающих. - М., 1977. - 183 с.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных (Экологические механизмы эволюционного процесса). - Свердловск, 1969. - 183 с.
- Bresinski W. Grouping tendencies in roe deer under agrocoenosis conditions//Acta Theriol. - 1982. - Vol.27, N 25 - 37. - P. 427-447.
- Büttner K. Untersuchungen zum Einfluß von Größe und Zusammensetzung des Wintersprungs beim Rehwild auf die Zeitdauer verschiedener Verhaltensweisen//Z. Jagdwiss. - 1980. - Bd. 26, N 4. - S. 181-194.
- Nicolandič D. Ekološke karakteristike populacije srna na Belju (Suene Haljeva, Kozarca)//Jelen. - 1968. - N 7. - P. 73-95.
- Pielowski Z., Bresinski W. Population characteristics of roe deer inhabiting a small forest//Acta Theriol. - 1982. - Vol. 27, N 28. - P. 409-425.

THE ANALYSIS OF TERRITORIAL STRUCTURE OF THE ROE DEER POPULATION

J.Kiili

S u m m a r y

In this article are discussed the possibilities of the analysis of the roe deer territorial distribution, the dynamic and spatial variability of the territorial structure in autumn. Separately is analysed the effect of the density, landscape and climatic factors on the territorial structure of the roe deer population.

Содержание - Sisukord - Contents

Я. Кийли. О понятии популяции у млекопитающих	3
J. Kiili. Population concept by mammals. S u m m a r y .	12
S. Kuuse. Eesti NSV karihiirte (<u>Sorex</u> , <u>Insectivora</u>) mor- fomeetriliste tunnuste muutlikkusest	13
С. Куузе. Изменчивость морфометрических признаков бурозубок (<u>Sorex</u> , <u>Insectivora</u>) в Эстонской ССР. Р е з ю м е	31
S. Kuuse. The variability of the morphological features of shrews (<u>Sorex</u> , <u>Insectivora</u>) in the Estonian SSR. S u m m a r y	32
С. Куузе. Морфометрические и одонтологические признаки средней бурозубки (<u>Sorex caecutiens</u> <u>laxm.</u>)	33
S. Kuuse. Morphometrical and odontological features of the <u>laxmann's</u> shrew (<u>Sorex caecutiens</u> <u>laxm.</u>). S u m m a r y	40
Э. Лийва, М. Мазинг. Экологические наблюдения в зимних убежищах рукокрылых	41
E. Liiva, M. Masing. Ecological observations in the winter quarters of bats. S u m m a r y	55
М. Мазинг. Зимнее передвижение рукокрылых между убежи- щами	56
M. Masing. Movements of bats between winter quarters. S u m m a r y	60
U. Lekk. Leethiire populatsiooni vanuselisest ja sooli- sest struktuurist Palmse	61
У. Лекк. О возрастной и половой структуре популяции ры- жей полевки в окрестностях пос. Палмсе. Р е з ю м е	75
U. Lekk. Age and sex structure of the bank vole at Palmse. S u m m a r y	76
A. Kirk. Leethiire viljakuse muutused arvukuse tsüklis.	77
A. Kirk. Изменения плодовитости рыжей полевки в динами- ке численности. Р е з ю м е	86
A. Kirk. Productivity changes in the population density cycle of bank vole. S u m m a r y	87
A. Kirk. Leethiire populatsiooni vanuselise struktuuri saisonsest dünaamikast	88
A. Kirk. О сезонной динамике возрастной структуры по- пуляции рыжей полевки. Р е з ю м е	92
A. Kirk. About the seasonal dynamics of age structure in bank vole populations. S u m m a r y	93

J. Tõnisson. Põdra arvukusest Lahemaa rahvusparkis	94
Ю.Тыниссон. О численности лося в Лахемааском националь- ном парке. Р е з ю м е	I08
J. Tõnisson. Über den Elchbestand im Nationalpark zu Lahemaa. Z u s a m m e n f a s s u n g	I09
Я. Кийли. Анализ пространственного размещения популяции косули	I10
J. Kiili. The analysis of territorial structure of the roe deer population. S u m m a r y	I23

УДК 574.3:599

О ПОНЯТИИ ПОПУЛЯЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ. Я. КИЙ-
ЛИ//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА. - 1986. - ВЫП. 769.:
ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. XV. - С. 3-12.

На основе обобщения литературы по понятию термина "популяция" выделяется три аспекта понятия: популяция как панмиктическая единица, как территориальная единица у систематиков и как часть экосистемы.

Библ. - 48.

Русск.; рез. англ.

УДК 599.363:591.4

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ БУРО-
ЗУБОК В ЭСТОНСКОЙ ССР. С. КУУЗЕ//УЧ. ЗАП. ТАРТ.
УН-ТА. - 1986. - ВЫП. 769.: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ.
- Т. XV. - С. 13-32.

На основании собранного в 1982-1985 гг. в ЭССР материала анализируется индивидуальная, возрастная и сезонная изменчивость бурозубок.

Библ. - 34; рис.-8; табл. - 3.

Эст.; рез. русск. англ.

УДК 599.363:591.4

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ОДОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ
СРЕДНЕЙ БУРОЗУБКИ. С. КУУЗЕ//УЧ. ЗАП. ТАРТ.
УН-ТА. - 1986. - ВЫП. 769.: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ.
- Т. XV. - С. 33-40.

Дается видовая диагностика средней бурозубки.

Библ. - 20; рис. - I; табл. - I.

Русск.; рез. англ.

УДК 599.426:591.543.4

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В ЗИМНИХ УБЕЖИЩАХ
РУКОКРЫЛЫХ. Э. ЛИЙВА, М. МАЗИНГ//УЧ. ЗАП. ТАРТ.
УН-ТА. - 1986. - Вып. 769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ.
- Т. XV. - С. 41-55.

В одной пещере и в двух подвалах изучалась сезонная динамика численности рукокрылых и их питание в течение года.

Библ. - 18; рис. - 4; табл. - 2.

Русск.; рез. англ.

УДК 599.426:591.543.4

ЗИМНЕЕ ПЕРЕДВИЖЕНИЕ РУКОКРЫЛЫХ МЕЖДУ УБЕЖИЩАМИ.
М. МАЗИНГ//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА.- 1986. -
Вып. 769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. XV. - С.
56-60.

Рассматриваются случаи передвижения рукокрылых между убежищами зимой, особенно в связи с температурными условиями среды.

Библ. - 4.

Русск.; рез. англ.

УДК 599.323.4:591.526

О ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ
РЫБЕЙ ПОЛЕВКИ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПОС. ПАЛМСЕ.
У. ЛЕКК//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА. - 1986. - Вып.
769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. XV. - С. 61-76.

Проведен анализ морфометрических данных 565 рыжих полевок, которые разделены по M_T на четыре возрастные группы.

Исследована связь между скоростью полового созревания и плотностью населения.

Библ. - 19; рис. - 3; табл. - 4.

Эст.; рез. русск., англ.

УДК 599.323.4:591.526

ИЗМЕНЕНИЯ ПЛОДОВИТОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ. А. КИРК//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА. - 1986. - ВЫП. 769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. ХУ. - С. 77-87.

На основании вскрытия 191 беременной самки рыжей полевки выяснилось, что плодовитость сеголеток определяет направление изменения численности.

Библ. - 8; рис. - I; табл. - 2.

Эст.; рез русск., англ.

УДК 599.323.4:591.526

О СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ. А. КИРК//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА. - 1986. - ВЫП. 769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. ХУ. - С. 88-93.

На основании ежемесячных (летних и осенних) отловов выяснилось, что перезимовывают практически только неразмножившиеся сеголетки рыжих полевков.

Библ. - 6; рис. - I.

Эст.; рез. русск., англ.

УДК 630.907.II:639.III.I6.

О ЧИСЛЕННОСТИ ЛОСЯ В ЛАХЕМААСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ. Ю. ТЫНИССОН//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА. - 1986. - ВЫП. 769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. ХУ. - С. 94-109.

За 1976...1985 гг. численность лося в Лахемааском нац. парке снизилась с 700-800 до 300...400 особей. Начиная с 1982 г. численность определяется на основе учета кучек зимних экскрементов. Главные причины смерти - гибель от волков и в результате дорожных происшествий.

Библ. - 4; рис. - 2; табл. - 10.

Эст.; рез. русск., немецк.

УДК 599.735.3.:574.3

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ
КОСУЛИ. Я. КИЙЛИ//УЧ. ЗАП. ТАРТ. УН-ТА.-1986.
- ВЫП. 769: ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ. - Т. XV. - С.
110-123.

На основе индексов агрегированности анализируется размещение популяции косули, его динамика.

Выделяются основные климатические факторы, влияющие на размещение.

Библ. - 9; рис. - 6.

Русск.; рез. англ.

Ученые записки Тартуского государственного университета.
Выпуск 769.
К ИЗУЧЕНИЮ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЭСТОНИИ.
Труды по зоологии XV.
На русском и эстонском языках.
Резюме на разных языках.
Тартуский государственный университет.
ЭССР, 202400, г.Тарту, ул.Оликооли, 18.
Ответственный редактор К. Пылдвере.
Корректоры И. Пауска, Л. Яго, К. Сеэт, М. Мазинг.
Подписано к печати 09.02.1987.
МВ 01544.
Формат 60x90/16.
Бумага писчая.
Машинопись. Роталпринт.
Учетно-издательских листов 7,83. Печатных листов 8,5+I вкл.
Тираж 450.
Заказ № 31.
Цена 1 руб. 20 коп.
Типография ТГУ, ЭССР, 202400, г.Тарту, ул.Тийги, 78.

Rbl. 1.20

XVI
11-9
lps

