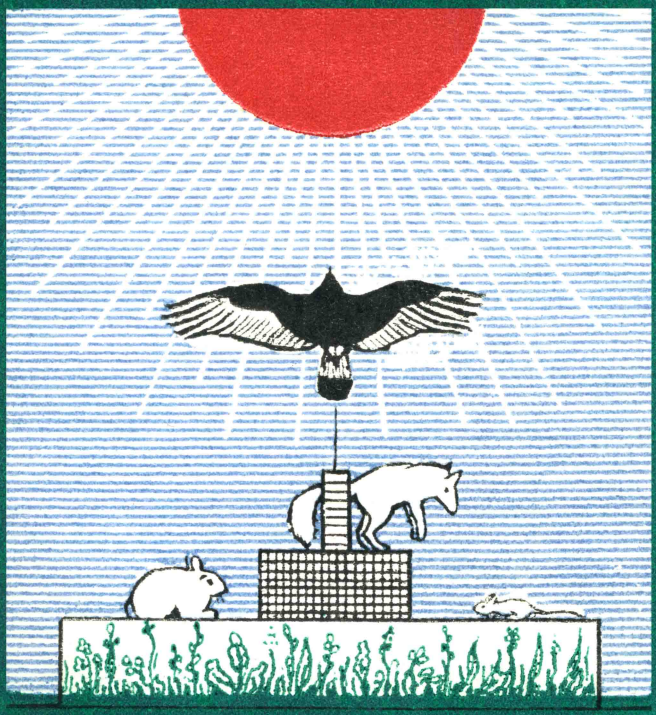
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЕКАТЕРИНБУРГ
УИФ «НАУКА»
1993

УДК 574.46

**Экологическая энергетика позвоночных животных:** Сб. науч. трудов. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. ISBN 5—7691—0205—5.

Рассматриваются особенности поддержания энергетического баланса позвоночными животными, приводятся количественные данные, позволяющие оценивать различные проявления жизнедеятельности. Показано влияние факторов среды на сохранение энергетического баланса у птиц в условиях Субарктики, Центральной Якутии, Среднего Урала и Казахстана. Сведения об энергетике скворца объединены в систему, позволяющую оценивать энергетические затраты и потребности в естественных условиях. Анализируются адаптационные возможности млекопитающих и амфибий.

Сборник адресован зоологам, экологам, физиологам и студентам вузов.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **С. Н. Постников**

Рецензент
доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

ISBN 5—7691—0205—5

© Уральская издательская фирма «Наука», 1993

## ВВЕДЕНИЕ

Исследования экологической энергетики животных на Урале имеют давнюю традицию, их истоки исходят от С. С. Шварца, который в 1970 г. создал лабораторию энергетики биогеоценотических процессов. Н. Н. Данилов, много лет заведовавший лабораторией, так определял ее задачи: исследования энергетического обмена экосистем и протекающих в них процессов, где изучение энергетики отдельных групп животных занимает значительное место. Результаты этих работ обобщены в ряде сборников, вышедших в 1980, 1985, 1988, 1990 гг. С. С. Шварц, постоянно интересуясь теоретической биологией и обдумывая свои материалы, неоднократно обращался к энергетике. Им была выполнена серия работ по энергетике метаморфоза амфибий, организована группа биохимии животных с уклоном в биоэнергетику. В последующие годы во всех зоологических лабораториях появились специалисты, включившие энергетическую интерпретацию своих экологических работ в круг исследований, и настоящий сборник состоит из статей этих сотрудников.

На первом совещании «Экологическая энергетика животных» оргкомитет решил не формулировать предмет и задачи экологической энергетики, что, очевидно, связано не только с широтой охватываемых ей проблем, но и с различиями понимания целей и задач экологии как биологической науки. Мы разделяем подход И. А. Шилова к экологии животных, который наиболее близок к оригинальным формулировкам и идеям основоположника термина Э. Геккеля. Разночтение термина «экология», видимо, результат поисков специфических черт этой отрасли науки, что неправильно, так как это, несомненно, интегрирующая биологическая наука. С. С. Шварц, отойдя от формулировки экологии своего учителя Д. Н. Кашкарова, в 60—70 гг. пропагандировал исследование популяций, полагая, что экология — наука о популяциях. Но последующие его статьи свидетельствуют, что и особи и биоценозы находились в поле зрения этого выдающегося эколога.

Круг интересов научных работников Урала в области экологической энергетики животных в течение последнего десятилетия направлен на изучение путей поддержания энергетического баланса животными в природе. Наиболее важные разделы — поступление энергии с пищей, ее усвоение, энергетика роста и развития, КПД использования пищи на рост, энергетика двигательной активности, бюджеты времени и энергии, популяционные, географические особенности этих процессов.

*С. К. КРИВЦОВ*

# ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПТИЦ (AVES) К УСЛОВИЯМ ГНЕЗДОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

В настоящее время нет единой точки зрения в вопросах направленности обменных процессов у животных Арктики и Субарктики. Одни исследователи [2, 7, 9, 44, 45] отмечают, что они направлены на обеспечение жизнедеятельности при минимальных энергетических затратах, на повышение экономичности организма. По их мнению, общий уровень энергетического обмена у животных, обитающих в условиях Крайнего Севера, ниже, чем в умеренных широтах. В то же время С. М. Успенский [38], рассматривая особенности размножения, питания и линьки у гомойотермных животных при движении с юга на север, указывает на общее повышение интенсивности метаболизма млекопитающих и птиц в высоких широтах, проводя аналогию с повышением фотосинтеза у северных растений. Он считает, что одной из основных особенностей жизненной формы «арктическое животное» является повышение общей интенсивности их жизнедеятельности. С. Н. Постников [25—32], основываясь на собственных многолетних исследованиях, отмечает увеличение потребления энергии с пищей и общего уровня обмена у некоторых птиц в Субарктике на 20—35 % по сравнению с птицами на Среднем Урале. На интенсификацию энергетического обмена животных и человека в условиях Крайнего Севера и при пониженных температурах среды указывают и некоторые другие исследователи [20, 21, 35—37, 40, 56, 58, 65].

Некоторые ученые предлагают выделить два пути приспособления к холодному климату. У недавних вселенцев в высокие широты происходит повышение уровня обмена в более холодных частях ареала, например у домового воробья в США [58]. У типичных арктических видов основное значение имеют другие пути приспособления — сокращение теплопотерь, адаптивные особенности поведения [1, 43, 45, 47].

По-видимому, эти противоречия проявляются в той или иной степени и в некоторых общеизвестных экологических правилах и законах. Так, согласно правилу Бергмана, наиболее крупные формы близкородственных видов и популяций млекопитающих

и птиц обитают в северных регионах. Связав эту закономерность с «правилом поверхности» и зависимостью интенсивности метаболизма от размеров тела [50], можно легко прийти к выводу, что при продвижении на север уровень энергетического обмена животных должен снижаться. Однако большое число исключений (у некоторых животных с продвижением на север наблюдается даже уменьшение размеров) существенно пошатнуло идею К. Бергмана [54], а его взгляды неоднократно подвергались решительной критике. И все же его правило нашло многих приверженцев [19]. Вероятно, неоднозначность и относительность этого правила заключаются в большом разнообразии и сложности адаптивных механизмов и связей, функционирующих в живой природе. Этими же причинами можно объяснить также противоречия, которые проявляются и в некоторых других общеизвестных экологических закономерностях (правила Аллена, Гессе и т. п.). Наши исследования, основанные на наблюдениях (хронометрировании) поведения свободноживущих птиц с дальнейшим перерасчетом количественных данных в физиологические показатели, позволили установить два различных пути освоения птицами высоких широт: уменьшение и (или) увеличение энергетических затрат по сравнению с таковыми в умеренных широтах для птиц сходной массы тела. Весьма вероятно, что эти изменения являются в какой-то степени выражением известной концепции о двух уровнях адаптации, разработанной И. А. Шиловым [16, 48, 49]. Можно предположить, что повышение интенсивности метаболизма — это лабильный функциональный ответ организмов, недавно проникших в высокие широты, на низкие температуры и другие неблагоприятные условия. Для видов, длительно обитающих в тундровой зоне, характерны более фундаментальные адаптации, приводящие к снижению интенсивности метаболизма. Однако не все полученные нами факты укладываются только в эту концепцию.

Как отмечал А. Д. Слоним [37], количественное изучение поведения животного, проведенное в различных условиях, может дать очень много для понимания биологической значимости отдельных его форм, а иногда и вскрыть отдельные физиологические механизмы, лежащие в его основе. Но только одна количественная характеристика не позволяет понять все особенности поведения различных видов и их зависимость от экологических условий. В этом плане значительный интерес представляют исследование всей структуры поведения животного и ее связь с экологическими и физиологическими показателями. На наш взгляд, только изучение животных в естественных условиях их обитания при отсутствии существенного вмешательства в процессы их жизнедеятельности может помочь в объяснении некоторых механизмов их поведения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в 1982 г. с 19 мая по 19 июля, в 1983 г.— с 28 мая по 29 июля и в 1984 г.— с 29 июля по 20 августа в восточной части Югорского полуострова в окрестностях оз. Хэндо-то. В 1983 г. с 30 июля по 8 сентября, в 1984 г.— с июня по 28 июля и в 1985 г.— с 4 по 28 июля изучение вели в западной части полуострова в среднем течении р. Лымбада-Яха ( окрестности оз. Сабу-то) и на мысе Чайки. Лишь в июне — июле 1986 г. наблюдения за суточными бюджетами времени и энергии лебедя-кликуна проводили за пределами Югорского полуострова — в Малоземельской тундре (окрестности оз. Урдюжское).

При изучении энергетического баланса и поведения птиц использовали метод хронометрирования активности птиц в течение 24 ч, на основании которого получали суточные бюджеты времени (*DTB*). Пересчет бюджетов времени в суточные бюджеты энергии (*DEB*) осуществляли с использованием специальных коэффициентов по методике В. Р. Дольника [6, 10, 12, 13]. В краткой форме этот расчет можно представить в виде формулы:

$$DEB = BM \cdot \Sigma t_i \cdot K_i + h(30° - T_a)(24 - t_f) + j + \Delta m \cdot c + \Sigma q_i,$$

где $BM$ — базальный метаболизм, кДж/ч; $t_i$ — время, затраченное в течение суток на каждую форму активности, ч; $K_i$ — коэффициент, показывающий, во сколько раз расход энергии при данной активности выше, чем при $BM$; $h$ — удельная теплоотдача птицы при существовании в клетке, кДж/(град·ч); 30° — условная температура среды, при которой затраты энергии на терморегуляцию равны нулю; $T_a$ — среднесуточная температура среды; 24 — число часов в сутках; $t_f$ — время, проведенное в полете, ч; $j$ — мощность скрытых процессов (синтез яиц, инкубация), кДж/сут; $\Delta m$ — изменение массы тела за сутки, г; $c$ — калорический эквивалент изменения массы тела, кДж/г; $q_i$ — энергетическая цена экономящих или дополнительно расходующих энергию форм поведения и условий, кДж/сут.

Величину $BM$ рассчитывали исходя из массы тела птицы (г) по обобщающим уравнениям [59]: $BM$, кДж/(птицу·ч) $= 0{,}0988m^{0{,}7282}$ (1) для неворобьиных птиц; $BM$, кДж/птицу·ч) $= 0{,}1553m^{0{,}6884}$ (2) для воробьиных птиц.

Удельную теплоотдачу ($h$) рассчитывали также по обобщающим уравнениям зависимости удельной теплоотдачи неворобьиных (3) и воробьиных (4) птиц летом при существовании в клетке [59]: $h = 1{,}1560m^{0{,}2818}$ (3), и $h = 0{,}7993m^{0{,}2162}$ (4), где $m$ — масса тела, г.

Расход энергии на инкубацию яиц или обогрев птенцов принят равным 1/3 суточного расхода энергии при *BM*, если насиживание было непрерывным в течение 24 ч. При меньшей продолжительности этих явлений проводили соответствующий перерасчет. Суточные изменения массы тела, калорический эквивалент, формы поведения, экономящие или дополнительно расходующие энергию, при обработке результатов не учтены. Всего за период наших исследований проведено 648 ч, или 27 непрерывных суточных наблюдений за активностью девяти видов птиц: тундряного лебедя (*Cygnus bewickii* Yarr.), лебедя-кликуна (*Cygnus cygnus* L.), чернозобой гагары (*Gavia arctica* L.), белой совы (*Nyctea scandiaca* L.), зимняка (*Buteo lagopus* P.), лапландского подорожника (*Calcarius lapponicus* L.), варакушки (*Cyanosylvia svecica* L.), тундряной чечетки (*Acanthis hornemanni* H.) и овсянки-крошки (*Emberiza pusilla* Pall).

Для выяснения ритмов суточной активности птиц хронометрирование их поведения проводили следующим образом. Полные сутки разбивали по часам, и в течение каждого часа отдельно хронометрировали различные типы активности. Затем изложенным выше способом рассчитывали затраты энергии птиц за каждый отдельный час суток (исключая только расчеты на терморегуляцию), на основе которых строили гистограмму распределения бюджета энергии в течение суток.

Для учета птиц применяли два метода: картирование местонахождения отдельных пар на специальных площадках, площадь которых была заранее известна, и маршрутные учеты с фиксированной шириной учетной полосы [3].

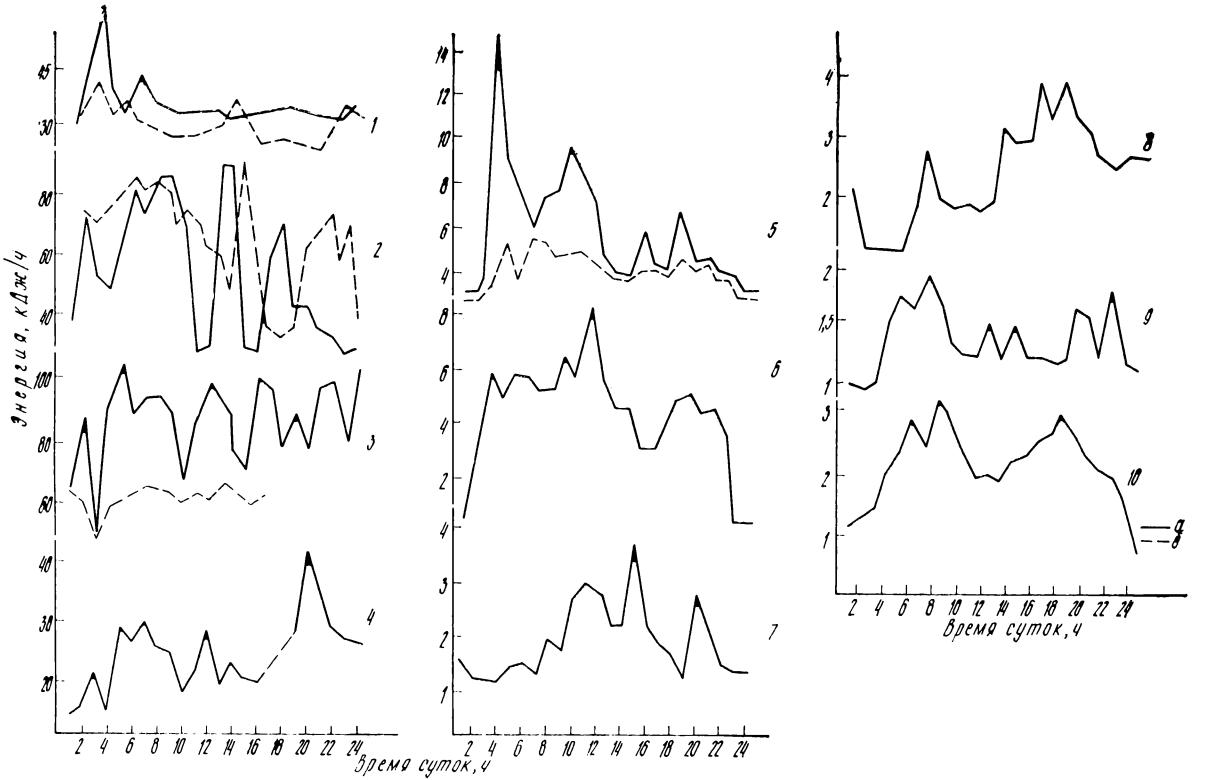
Учет численности грызунов, который требовался для оценки кормовой базы хищных птиц, проводили в основном методом абсолютного вылова избыточным количеством ловушек на неогороженных площадках. Величина площадок варьировала от 0,25 до 1 га, а общая их площадь составила 12,9 га. Кроме того, применялся метод учета грызунов на ловушко-линиях с последующим переводом численности на 1 га. Из мышевидных грызунов в районах наших исследований доминировали узкочерепная полевка, сибирский и копытный лемминги. Остальные виды были представлены в незначительном количестве и во внимание не принимались.

Гнезда специально отыскивали в период яйцекладки и насиживания. На каждое найденное гнездо заводили гнездовую карточку. Гнезда посещали через день, по вечерам, а в период, предшествующий вылуплению птенцов, ежедневно. Всего на обоих стационарах за все годы работы под наблюдением находилось 376 гнезд: 52 — пластинчатоклювых, 10 — куриных, 35 — хищных, 39 — ржанкообразных, 3 — гагар, одно — сов и 234 — воробьиных.

## СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ

В орнитологической литературе имеются весьма противоречивые данные о ритмах суточной активности птиц и распределении их суточных бюджетов времени. Так, долгое время считалось, что птицы в полярных странах бывают деятельны и отыскивают корм круглосуточно [39, 51, 62]. В последнее время стала превалировать точка зрения, согласно которой ритмы суточной активности птиц в высоких широтах сходны с таковыми в более южных районах [7, 22, 38]. Имеются также данные о том, что в Арктике и Субарктике суточная ритмика жизнедеятельности птиц носит полифазный характер без четкой регламентации периодов активности и отдыха [17, 46]. С. М. Успенский [38] на основе серии круглосуточных наблюдений в Большеземельской тундре и на Югорском полуострове пришел к выводу, что во второй половине июня у субарктических воробьиных птиц отмечается очень короткий перерыв суточной активности, не превышающий 3,5 (у краснозобого конька, чечетки, веснички), 4,5 и 5 ч (у белой и желтоголовой трясогузок, овсянки-крошки). В более северных районах (побережье Анабарского залива, устье Хромской губы), по его данным [38], перерыв в активности птиц еще более сокращается. Период покоя здесь у лапландского подорожника составлял немногим более 3 ч, а у пуночки — лишь около часа. Ссылаясь на данные В. И. Осмоловской [23] и Маршала [61], С. М. Успенский [38] указывает на сокращение периода ночного покоя и у некоторых неворобьиных птиц.

Согласно нашим исследованиям, проведенным по разработанной нами методике, ритмы суточной активности тундровых птиц отличаются видоспецифичностью (см. рисунок), хотя и имеют ряд общих закономерностей. Так, несмотря на круглосуточное освещение, у некоторых видов птиц Югорского полуострова сохраняются ритмы суточной активности, сходные с таковыми в южных широтах, хотя и выраженные в сглаженной форме. В большей или меньшей степени у тундровых птиц проявлялась склонность к полифазному типу активности. Из изученных нами видов наиболее характерным такой тип активности был у чернозобой гагары, у которой периоды бодрствования (кормежки) и отдыха в течение суток последовательно чередовались с интервалами от 10 до 59 мин. В меньшей степени полифазный тип активности был представлен у воробьиных птиц. Так, у лапландского подорожника, краснозобого конька и варакушки в суточном ритме довольно ясно можно было выделить периоды ночного и дневного отдыха, а также два периода активности — утренний и вечерний. В то же время внутри обоих периодов активности у воробьиных птиц наблюдалось чередование подпериодов с большей или меньшей интенсивностью активности, что также указывает на полифазный харак-




Суточные ритмы двигательной активности и энергетических расходов:

*1* — белой совы (*а* — за 16 и *б* — 26 июля); *2* — чернозобой гагары (*а* — самец, *б* — самка); *3* — тундряного лебедя (*а* — самец, *б* — самка); *4* — зимняка (самец); *5* — лапландского подорожника (за 14 июня, *а* — самец, *б* — самка); *6* — лапландского подорожника (за 8 июля, самец); *7* — варакушки (за июнь, самец); *8* — варакушки (за июль, самец); *9* — тундряной чечетки (в период насиживания — июль); *10* — овсянки-крошки (в период насиживания — июль)

тер суточного ритма активности. По нашим наблюдениям, существенное влияние как на интенсивность активности, так и на ее суточное распределение оказывали некоторые погодные факторы. Значительное снижение активности птиц наблюдалось при сильном ветре (особенно с дождем и снегом), заморозках и тумане. Отмечено также существенное сезонное изменение активности птиц. Максимальной она была в период формирования пар, а минимальной — во время линьки.

Распределение периодов бодрствования и отдыха в течение суток у разных особей и в разные дни наблюдений часто не совпадало. Причем в большей степени такая вариабельность ритмов суточной активности зарегистрирована нами у более крупных представителей неворобьиных птиц, что указывает на их большую пластичность. Так, существенно различались ритмы суточной активности у отдельных пар чернозобой гагары, тундряного лебедя, белолобой казарки, гуменника, морянки и некоторых других видов. Более того, у одной из пар чернозобой гагары периоды бодрствования и отдыха самца и самки приходились также на разное время (см. рисунок). На большие индивидуальные вариации в ритмах суточной активности в разных выводках турпана и у самок гоголя указывали Л. Я. Курилович и М. А. Тарханова [18] в Кандалакшском заливе. Наоборот, консервативность этого показателя, по мнению некоторых исследователей [34, 37], связана с меньшей лабильностью их центральной нервной системы. Переделка их суточного стереотипа практически не удается, и поэтому расселение таких видов ограничивается рядом факторов среды. Возможно, что именно по этой причине для такого огромного отряда птиц, как воробьиные, по таксономическому разнообразию занимающие главенствующее положение среди птиц от тропиков до северной части умеренного пояса [42], границы субарктического пояса оказываются чрезвычайно мощным экологическим барьером, который преодолевают лишь немногие виды. Распределение суточных бюджетов времени по разным видам активности также существенно различается у разных видов птиц Югорского полуострова (табл. 1—5), хотя они и имеют в этом много сходного. Так, у всех изученных нами тундровых птиц основные затраты времени в течение суток приходились на малоактивные формы поведения (кормежку, оглядывание, готовность к действию) — на них уходило от 11,0 до 23,9 ч. В то же время такие энергоемкие формы поведения, как полет и драка, занимали незначительное количество времени в суточном бюджете. Например, чернозобая гагара находилась в полете не более 10—20 мин в сутки, а тундряные лебеди — от 2 до 25 мин. Значительно большее время (около 1—2 ч) проводили ежесуточно в полете некоторые виды воробьиных птиц (лапландский подорожник, варакушка) и зимняк, но и оно в процентном отношении к полным суткам было несуществен-

Таблица 1

**Суточные бюджеты времени тундряного лебедя и лебедя-кликуна в репродуктивный период, ч**

| Тип активности | Тундряный лебедь | | | | Лебедь-кликун | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Середина периода насиживания | | Конец периода насиживания | | Начало вождения выводка | | Период насиживания | |
| | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Ночной отдых | 2,5 | 3,0 | 2,58 | 3,0 | 1,0 | 1,5 | 4,0 | 5,0 |
| Дневной отдых | 1,55 | 0,5 | 1,9 | 1,0 | 1,53 | 1,53 | 1,6 | 0,75 |
| Оглядывание, ПГД | 2,03 | 0,03 | 2,24 | — | 5,09 | 3,88 | 4,8 | 0,82 |
| Комфортное поведение | 0,53 | 0,4 | 0,5 | — | 1,53 | 0,6 | 0,75 | 0,65 |
| Социальное поведение | 0,03 | — | 0,02 | — | 0,35 | 0,2 | 0,2 | 0,06 |
| Кормежка на берегу | 2,9 | 0,33 | 3,1 | 0,08 | 6,4 | 6,15 | 0,25 | 0,25 |
| Насиживание | 1,5 | 18,45 | — | 19,87 | — | — | — | 13,2 |
| Обогревание птенцов | — | — | — | — | — | 1,6 | — | — |
| Плавание и кормежка на воде | 12,09 | 1,2 | 12,76 | — | 7,35 | 7,4 | 11,2 | 1,8 |
| Ходьба | 0,55 | 0,03 | 0,5 | 0,02 | 0,65 | 0,69 | 0,2 | 0,2 |
| Драка | 0,01 | 0,04 | 0,01 | 0,03 | 0,05 | 0,01 | — | — |
| Машущий полет | 0,25 | 0,01 | 0,35 | — | 0,03 | 0,01 | 0,7 | 0,2 |
| Взлет | 0,01 | 0,005 | 0,03 | — | 0,01 | 0,005 | 0,1 | 0,05 |
| Планирование | 0,01 | 0,005 | 0,01 | — | 0,01 | 0,005 | 0,1 | 0,07 |
| Перемещение в гнезде и его устройство | — | — | — | — | — | — | — | 0,95 |

Таблица 2

**Суточные бюджеты времени у белой совы и зимняка, ч**

| Тип активности | Белая сова | | Зимняк | |
|---|---|---|---|---|
| | 16.07.84 ♂ | 26.07.84 ♂ | 29.06.84 ♂ | 29.06.84 ♀ |
| Ночной отдых | 22,77 | 23,25 | 4,5 | 3,98 |
| Дневной отдых | | | 4,85 | 4,5 |
| ПГД, оглядывание | | | 9,05 | 0,3 |
| Чистка оперения | 0,54 | 0,61 | 0,79 | 0,1 |
| Кормежка | 0,01 | — | 0,89 | 0,42 |
| Отрыгивание погадок | 0,01 | — | — | — |
| Ходьба и охота на земле | 0,01 | 0,02 | 1,25 | 0,21 |
| Насиживание | — | — | 1,33 | 14,05 |
| Перемещение в гнезде | — | — | — | 0,1 |
| Стояние над гнездом | — | — | 0,05 | 0,05 |
| Взлет, трепетание на месте | 0,02 | 0,013 | 0,10 | 0,03 |
| Машущий полет | 0,44 | 0,066 | 0,41 | 0,06 |
| Планирование | 0,20 | 0,041 | 0,77 | 0,20 |

Таблица 3

**Суточные бюджеты времени чернозобой гагары, ч**

| Тип активности | 21.07.84 | | 14.07.84 | |
|---|---|---|---|---|
| | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Отдых на воде . . . . . | 8,0 | 8,1 | 6,5 | 6,29 |
| Оглядывание, ПГД . . . | 1,2 | 1,01 | 2,57 | 4,1 |
| Плавание . . . . . | 5,16 | 5,4 | 4,1 | 3,70 |
| Ныряние . . . . . | 4,69 | 4,67 | 4,30 | 4,22 |
| Чистка оперения . . . . | 1,7 | 1,5 | 1,50 | 1,48 |
| Социальное поведение . . | 3,0 | 3,08 | 3,70 | 3,91 |
| Агонистическое поведение | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 |
| Взлет . . . . . | 0,03 | 0,02 | 0,05 | 0,05 |
| Машущий полет . . . . | 0,2 | 0,2 | 0,23 | 0,21 |
| Планирование . . . . . | 0,01 | 0,01 | 0,04 | 0,04 |

Таблица 4

**Суточные бюджеты времени лапландского подорожника в репродуктивный период, ч**

| Тип активности | Предгнездовой период 10.06 ♂ | Период откладки яиц 14.06 | | Период насиживания 21.06 ♀ | Период выкармливания птенцов 8.07 ♀ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | ♂ | ♀ | | |
| Дневной отдых . . . . . | 0,9 | 0,84 | 1,0 | 1,0 | 1,0 |
| Ночной отдых . . . . . | 4,2 | 4,25 | 4,75 | 2,1 | 2,0 |
| Чистка оперения . . . . | 0,5 | 0,5 | 0,6 | 0,2 | 1,2 |
| ПГД, оглядывание . . . | 1,2 | 1,33 | 0,76 | 0 | 4,4 |
| Передвижение по земле . | 13,7 | 14,07 | 15,05 | 5,2 | 13,57 |
| Строительство гнезда . . | 0 | 0 | 1,2 | 0 | 0 |
| Агонистическое поведение | 0,2 | 0,08 | 0,01 | 0,01 | 0,02 |
| Сексуальное поведение . | 0,2 | 0,04 | 0,03 | 0 | 0,01 |
| Нахождение в гнезде и насиживание . . . . | 0 | 0 | 0,2 | 15,0 | 0 |
| Кормление птенцов . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,37 |
| Кормежка с порханием . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,04 |
| Кормежка на кусте . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,02 |
| Пение на земле . . . . | 1,1 | 1,0 | 1,8 | 0 | 0 |
| Взлет . . . . . | 0,3 | 0,3 | 0,1 | 0,05 | 0,05 |
| Машущий полет . . . . | 1,2 | 1,25 | 0,2 | 0,24 | 1,2 |
| Планирование . . . . . | 0,5 | 0,4 | 0,1 | 0,05 | 0,12 |

Таблица 5

**Суточные бюджеты времени у варакушки и тундряной чечетки в репродуктивный период, ч**

| Тип активности | Варакушка, ♂ | | Чечетка, ♀ |
|---|---|---|---|
| | Предгнездовой период | Выкармливание птенцов | Насиживание яиц |
| Ночной отдых | 3,33 | 4,17 | 5,0 |
| Дневной отдых | 19,26 | 1,12 | 1,5 |
| Кормление птенцов | | 0,35 | |
| Чистка оперения | | 0,17 | |
| Сбор корма на земле | | 13,33 | 0,32 |
| Питье | | 0,02 | |
| ПГД, оглядывание | | 2,73 | |
| Насиживание | | — | 17,02 |
| Преследование | 0,1 | — | — |
| Взлет | 0,2 | 0,12 | 0,03 |
| Машущий полет | 0,98 | 1,0 | 0,1 |
| Планирование | 0,23 | 0,99 | 0,03 |

ным. В целом небольшое количество времени затрачивали тундровые птицы на такие типы активности, как социальное, комфортное и сексуальное поведение, хотя у чернозобой гагары первые две формы активности в суточном бюджете времени довольно значимы. Очень трудно было отделить суммарные затраты времени на дневной и ночной отдых от таких форм поведения, как оглядывание и поза готовности к действию, поэтому в таблицах они даны приблизительно и, вероятно, не у всех видов отражают существующее положение вещей. В совокупности эти типы активности, по своей значимости приближающиеся к неактивным формам поведения, занимают в суточном бюджете птиц следующее количество времени, ч: у зимняка — 10—11, лебедя-кликуна — около 10,5, у тундряного лебедя — около 7—8, у чернозобой гагары — 8—8,5, у лапландского подорожника — около 5—6, у варакушки 3—4 и у белой совы — около 10—17. Эти данные в какой-то степени могут рассматриваться с точки зрения гипотезы Бергера [41], по которой сон и другие формы неактивного поведения представляют собой совокупность механизмов сохранения энергии. Отсюда, по-видимому, следует, что у воробьиных птиц с самым коротким периодом «неактивных» форм поведения и более продолжительным временем энергоемкой полетной активности в меньшей степени выражены адаптации, направленные на экономию энергии. Вероятно, нельзя полностью согласиться с выводами С. М. Успенского [38], согласно которым у тундровых птиц сокращаются неактивные периоды и удлиняется время бодрствования.

Если для воробьиных птиц это вполне вероятно, то у крупных неворобьиных, судя по нашим данным, период неактивности бывает очень продолжительным.

## СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ЭНЕРГИИ

Для оценки роли птиц в экосистеме интерес представляют определение энергетических потребностей и расходов в природе, выяснение их суточных бюджетов энергии. Для этих целей метод хронометрирования разных форм активности птицы и подбор экспериментально измеренных энергетических эквивалентов к базальному метаболизму (*BM*) является одним из наиболее перспективных в настоящее время.

Основываясь на этом методе, мы получили данные (табл. 6, 7), которые показывают, что различия в путях приспособления к холодному климату существуют не только между группами недавних вселенцев и типичных арктических видов, но и внутри этих групп. Наибольшая дифференциация связана с общими размерами и особенно с массой тела птиц. Так, установлено, что средние и крупные представители птиц тундровой зоны, к которым относится большинство обитающих здесь видов неворобьиных, отличаются пониженным уровнем энергетических расходов по сравнению с теми же самыми или близкими к ним видами в умеренных широтах ($DEB < 2{,}9\ BM$). В то же время воробьиные птицы, а также некоторые мелкие виды куликов имеют значительно повышенные обменные процессы по сравнению с птицами умеренных широт ($DEB > 2{,}9\ BM$). В умеренных широтах, по данным В. Р. Дольника [11] и материалам, приведенным в табл. 9, суточные затраты энергии в репродуктивный период в среднем составляют $2{,}9 \pm 0{,}12\ BM$. По-видимому, более мелким представителям тундровой орнитофауны, которые и так характеризуются повышенной интенсивностью метаболических процессов, «невыгодно», а может быть, даже и невозможно значительно снижать суточные расходы энергии. Этим видам, вероятно, намного удобнее пойти по совершенно противоположному пути — еще большей интенсификации процессов жизнедеятельности в целях ограничения своего пребывания в тундре наиболее благоприятным периодом и максимально полного использования его для размножения. Наоборот, пониженная величина суточных расходов энергии у большинства неворобьиных птиц свидетельствует об их возможности обходиться малым количеством пищи, что указывает на давние связи этих видов с тундровыми ландшафтами и глубокую адаптированность к нестабильным условиям существования или малопродуктивным типам кормовых ресурсов (видимо, большую роль здесь играет и наличие специальных преадаптаций у представителей этой части орнитофауны). Вероятно, именно эти особенности суточных бюджетов энергии опре-

Таблица 6

**Расход энергии птиц Югорского полуострова, кДж/сут**

| Вид птиц | Стадия репродуктивного цикла | Пол | *BM* | $DEB_{30}$ | $T_c$, °C | *PE* | *H* | *DEB* | *DEB/BM* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Белая сова | НО | ♂ | 391,2 | 553,2 | 9 | 175,0 | 188,8 | 917 | 2,5 |
| | НО | ♂ | 391,2 | 485,2 | 23 | 175,0 | 64,2 | 725 | 1,8 |
| Тундряный лебедь | НЯ | ♂ | 1255,2 | 1926,7 | 8 | 26,7 | 284,7 | 2238,1 | 1,8 |
| | НЯ | ♀ | 1255,2 | 1619,2 | 8 | 321,7 | 287,3 | 2228,2 | 1,8 |
| | НЯ | ♂ | 1255,2 | 2003,6 | 5,5 | — | 315,6 | 2319,2 | 1,8 |
| | НЯ | ♀ | 1255,2 | 1582,1 | 5,5 | 346,2 | 320,7 | 2249 | 1,8 |
| | ВВ | ♂ | 1255,2 | 1764,6 | 16 | — | 128,9 | 1948 | 1,6 |
| | ВВ | ♀ | 1255,2 | 1731,3 | 16 | 27,7 | 183,1 | 1942,5 | 1,5 |
| Лебедь-кликун | НЯ | ♂ | 1723,2 | 3014,8 | 1 | — | 412,0 | 3426,8 | 2,0 |
| | НЯ | ♀ | 1723,2 | 2373,7 | 1 | 486,1 | 424,9 | 3284,7 | 1,9 |
| Зимняк | НЯ | ♂ | 350,4 | 516,3 | 7 | 19,4 | 184,0 | 719,4 | 2,0 |
| | НЯ | ♀ | 376,8 | 554,3 | 7 | 220,6 | 188,6 | 963,3 | 2,5 |
| Чернозобая гагара | ПК | ♂ | 601,0 | 1378,2 | 10 | — | 261,8 | 1640 | 2,7 |
| | ПК | ♀ | 601,0 | 1372,6 | 10 | — | 261,8 | 1634,4 | 2,7 |
| Лапландский подорожник | ПП | ♂ | 33,8 | 74,5 | 0 | — | 48,0 | 122,5 | 3,6 |
| | ОЯ | ♂ | 33,8 | 70,6 | 0 | — | 48,0 | 118,6 | 3,5 |
| | ОЯ | ♀ | 33,6 | 53,9 | 0 | 12,3 | 48,0 | 114,2 | 3,4 |
| | НЯ | ♀ | 33,6 | 49,1 | 4 | 7,0 | 41,6 | 90,77 | 2,9 |
| | ВП | ♀ | 33,6 | 68,3 | 12 | — | 28,8 | 97,1 | 2,9 |
| Варакушка | ВП | ♂ | 26,4 | 49,9 | 1 | — | 43,5 | 93,4 | 3,5 |
| | ВП | ♂ | 26,4 | 51,2 | 9 | — | 31,5 | 82,7 | 3,1 |
| Тундряная чечетка | НЯ | ♀ | 24,0 | 31,2 | 9 | 5,7 | 29,4 | 66,3 | 2,8 |
| Овсянка-крошка | НЯ | ♂ | 23,0 | 54,6 | 10 | — | 28,2 | 82,8 | 3,6 |
| Краснозобый конек | Июль | ♂, ♀ | 31,3 | 91,1 | 12 | — | 27,9 | 119 | 3,8 |
| Луговой конек | Июль | ♂, ♀ | 26,4 | 74,6 | 12 | — | 26,6 | 103 | 3,9 |

Примечание. Здесь и в табл. 7: НО — неразмножающиеся особи, НЯ — насиживание яиц, ВВ — вождение выводка, ПК — особи, потерявшие кладку, ОЯ — откладка яиц, ВП — выкармливание птенцов, ПП — предгнездовой период, *PE* — продуктивная энергия, *H* — расходы на терморегуляцию, *BM* — базальный метаболизм, $DEB_{30}$ — расходы энергии на активность в термонейтральной зоне, *DEB* — полный расход энергии за сутки.

Таблица 7

**Суточные расходы энергии (*DEB*) в репродуктивный период**

| Вид птиц | Пол | Масса тела, г | *DEB* | | Стадия репродуктивного цикла, месяц |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | кДж/сут | ед. *BM* | |
| Белая сова | ♂ | 1615 | 917 | 2,5 | НО |
| | ♂ | 1615 | 725 | 1,8 | НО |
| Тундряный лебедь | ♂ | 5500 | 2238 | 1,8 | НЯ |
| | ♀ | 5500 | 2228 | 1,8 | НЯ |
| | ♂ | 5500 | 2319 | 1,8 | НЯ |
| | ♀ | 5500 | 2249 | 1,8 | НЯ |
| | ♂ | 5500 | 1948 | 1,6 | ВВ |
| | ♀ | 5500 | 1943 | 1,5 | ВВ |
| Лебедь-кликун | ♂ | 8500 | 3427 | 2,0 | НЯ |
| | ♀ | 8500 | 3285 | 1,9 | НЯ |
| Зимняк | ♂ | 950 | 719,7 | 2,0 | НЯ |
| | ♀ | 1050 | 963,5 | 2,5 | НЯ |
| Чернозобая гагара | ♂ | 2000 | 1640 | 2,7 | ПК |
| | ♀ | 2000 | 1617 | 2,7 | ПК |
| Лапландский подорожник | ♂ | 24,7 | 122,5 | 3,6 | ПП |
| | ♂ | 24,7 | 118,6 | 3,5 | ОЯ |
| | ♀ | 24,3 | 114,3 | 3,4 | ОЯ |
| | ♀ | 24,3 | 97,7 | 2,9 | НЯ |
| | ♀ | 24,3 | 97,1 | 2,9 | ВП |
| Варакушка | ♂ | 24,3 | 97,1 | 2,9 | ВП |
| | ♂ | 17,7 | 82,7 | 3,1 | ВП |
| Тундряная чечетка | ♀ | 14,1 | 66,3 | 2,8 | НЯ |
| Овсянка-крошка | ♂ | 14,0 | 82,8 | 3,6 | НЯ |
| | ♂ | 25,4 | 155—167 | 6,2—6,7 | ОЯ, НЯ, ВВ |
| | ♀ | 28,7 | 159—222 | 5,8—7,2 | ОЯ, НЯ, ВВ |
| Краснозобый конек | ♂, ♀ | 21,7 | 119 | 3,8 | Июль |
| Луговой конек | ♂, ♀ | 17,5 | 103 | 3,9 | Июль |

Примечание. Использованы методы бюджета времени, а для овсянки-крошки, краснозобого и лугового конька — прямой калориметрии. Таблица составлена по данным автора, а для краснозобого и лугового конька — по материалам С. Н. Постникова [28].

деляют существенное преобладание в тундровой зоне примитивных, архаичных таксонов, к которым относятся практически все представители обитающих здесь неворобьиных птиц [24, 42]. Эволюционно молодые группы птиц, к которым в первую очередь относятся воробьиные, скорее всего, начали проникать в тундру на более позднем историческом этапе, а второй путь адаптации, связанный с повышением общего уровня обмена, стал возможен только в связи с некоторым общим потеплением климата, проникновением в тундру древесной и кустарниковой растительности и антропогенными ее изменениями. Как справедливо отмечает Ю. И. Чернов [42], в развитии сообществ высоких широт проявляется своего рода аналогия с биогенети-

ческим законом, когда в молодой зоне превалируют примитивные таксоны.

Правильность наших выводов о двух стратегически различных путях адаптации птиц к высоким широтам подтверждается, казалось бы, противоречивыми результатами некоторых исследователей [2, 4, 5, 25—32], применявших другие методы: непрямой калориметрии на газоанализаторах, подсчета по количеству съеденного корма и выделенных экскретов и т. п. Однако при внимательном анализе все полученные данные укладываются в систему наших построений. Так, А. В. Андреев [2] отмечает, что при температуре среды около 5 °С отношение *DEB/BM* составляет у водоплавающих и белой куропатки в инкубационный период 1,8—2,0, у куликов — 2,5—3,0, возрастая у более мелких видов. По данным В. В. Гаврилова [5], у тундровых куликов в репродуктивный период наблюдаются значительные вариации отношения *DEB/BM* (от 2,2 до 4,8). При этом наибольшие расходы энергии, близкие к предельному уровню, отмечаются у мелких видов куликов (круглоносого плавунчика, дутыша, белохвостого песочника), у лапландского подорожника, краснозобого и лугового коньков [28, 55].

Небольшое количество данных, имеющихся в нашем распоряжении, позволяет также оценить энергетический баланс видов с различной степенью приспособленности к условиям тундры, в частности, эндемических и широко распространенных как в тундре, так и в соседних зонах. Как видно из табл. 7, такие типичные арктические виды, как тундряный лебедь и краснозобый конек, расходуют в одних и тех же условиях несколько меньше энергии, чем близкие к ним по систематическому рангу широко распространенные виды — лебедь-кликун, луговой конек, хотя эти различия незначительны и для их уточнения требуются дополнительные исследования.

Распределение суточных бюджетов энергии у птиц крайнего северо-востока европейской части СССР по типам активности в целом сходно с суточными распределениями времени (табл. 8—12). Большая часть энергии у тундровых птиц расходовалась во время ночного и дневного отдыха, а также при кормежках. Лишь затраты энергии на полет были у некоторых видов в процентном отношении существенно больше, чем затраты времени на те же типы активности.

Интересные, на наш взгляд, данные получены при сравнении структуры суточных бюджетов энергии у близкородственных видов. Так, у лебедя-кликуна и тундряного лебедя (см. табл. 8) они во многом сходны. Однако у первого существенно больше затраты энергии на полетные активности и меньше — на кормовое поведение. По-видимому, из-за узкой локализации кормовых участков и значительной их удаленности друг от друга лебеди-кликуны, затрачивающие много времени на полеты, для сохранения постоянного бюджета энергии вынуждены

Таблица 8

**Суточные затраты энергии на разные типы активности у тундряного лебедя и лебедя-кликуна в репродуктивный период, кДж**

| Тип активности | Цена активности, ед. *ВМ* | Тундряный лебедь | | | | Лебедь-кликун | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Середина периода | | Конец периода | | Начало вождения | | Период насиживания | |
| | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Ночной отдых . . . . . | 1,0 | 130,75 | 156,9 | 134,9 | 156,9 | 52,5 | 78,45 | 287,2 | 359,0 |
| Дневной отдых . . . . . | 1,12 | 91,0 | 29,29 | 111,4 | 58,58 | 89,43 | 98,32 | 128,5 | 60,3 |
| Активности с низким расходом энергии . . | 1,3 | 478,0 | 1306,5 | 398,5 | 1356,1 | 909,5 | 864,0 | 560,0 | 1486,98 |
| Педальные активности (плавание, ходьба) . | 1,6 | 1057,5 | 103,0 | 1109,8 | 1,04 | 669,44 | 676,76 | 1309,6 | 229,8 |
| Драка, преследование . . | 6,0 | 3,14 | 12,55 | 3,14 | 9,14 | 15,69 | 3,14 | — | — |
| Горизонтальный полет . | 12,0 | 156,9 | 6,28 | 219,66 | — | 18,83 | 6,28 | 603,1 | 172,3 |
| Взлет . . . . . | 16,0 | 8,37 | 2,62 | 25,1 | — | 8,37 | 4,18 | 114,9 | 57,4 |
| Планирование . . . . . | 1,6 | 1,05 | 0,52 | 1,05 | — | 1,05 | 0,52 | 11,5 | 79,0 |
| Энергия инкубации яиц и обогревания птенцов . . . . . | — | 26,7 | 321,65 | — | 346,2 | — | 27,72 | — | 486,1 |
| Итого . . . . . | — | 1953,4 | 1940,9 | 2003,6 | 1928,3 | 1764,6 | 1759,4 | 3014,8 | 2859,78 |

Таблица 9

**Суточные затраты энергии на разные типы активности у белой совы и зимняка, кДж**

| Тип активности | Цена активности, ед. *BM* | Белая сова | | Зимняк | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 16.07.84 ♂ | 26.07.84 ♂ | 29.06.84 ♂ | 29.07.84 ♀ |
| Ночной отдых | 1,0 | — | — | 65,7 | 62,8 |
| Дневной отдых | 1,12 | 444,9 | 454,98 | 78,8 | 78,5 |
| ПГД, оглядывание | 1,3 | — | — | 172,3 | 6,3 |
| Чистка оперения | 1,3 | 11,43 | 12,90 | 14,6 | 1,6 |
| Кормежка | 1,3 | 0,21 | — | 17,5 | 86,4 |
| Отрыгивание погадок | 1,6 | 0,26 | — | — | — |
| Ходьба и охота на земле | 1,6 | 0,26 | 0,53 | 29,2 | 4,6 |
| Насиживание | 1,3 | — | — | 24,8 | 28,6 |
| Перемещение в гнезде | 1,3 | — | — | — | 3,1 |
| Стояние над гнездом | 1,3 | — | — | 1,0 | 1,3 |
| Взлет, трепетание на месте | 16,0 | 5,20 | 3,39 | 23,4 | 7,9 |
| Машущий полет | 12,0 | 85,95 | 12,89 | 71,5 | 11,9 |
| Планирование | 1,6 | 5,20 | 1,07 | 17,5 | 4,7 |
| Итого | — | 553,2 | 485,8 | 526,3 | 564,3 |

Таблица 10

**Суточные затраты энергии на разные типы активности у чернозобой гагары, кДж**

| Тип активности | Цена активности, ед. *BM* | 16.07.84 | | 21.07.84 | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Отдых на воде | 1,0 | 182,26 | 176,4 | 200,3 | 202,8 |
| Оглядывание, ПГД | 1,3 | 83,65 | 133,46 | 39,06 | 32,88 |
| Плавание | 1,6 | 164,25 | 148,22 | 206,7 | 216,3 |
| Ныряние | 6,0 | 646,03 | 634,01 | 704,6 | 701,64 |
| Чистка оперения | 1,3 | 48,83 | 48,17 | 55,3 | 48,8 |
| Социальное поведение | 1,3 | 120,44 | 127,27 | 97,66 | 100,3 |
| Агонистическое поведение | 6,0 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,5 |
| Взлет | 16,0 | 20,03 | 20,03 | 12,02 | 8,0 |
| Машущий полет | 12,0 | 69,11 | 63,1 | 60,1 | 60,0 |
| Планирование | 1,6 | 1,6 | 1,6 | 0,4 | 0,4 |
| Итого | — | 1337,7 | 1353,8 | 1378,2 | 1372,6 |

Таблица 11

**Суточные затраты энергии на разные типы активности у лапландского подорожника, кДж**

| Тип активности | Цена активности, ед. *BM* | Предгнездовой период 10.06 ♂ | Период откладки яиц 14.06 ♂ | Период откладки яиц 14.06 ♀ | Период насиживания 21.06 ♀ | Период выкармливания птенцов 8.07 ♀ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Дневной отдых | 1,12 | 1,40 | 1,33 | 1,6 | 1,6 | 1,5 |
| Ночной отдых | 1,0 | 5,9 | 6,0 | 6,7 | 2,9 | 2,8 |
| Чистка оперения | 1,3 | 2,2 | 0,92 | 1,12 | 0,4 | 2,2 |
| ПГД, оглядывание | 1,3 | 0,91 | 2,4 | 1,4 | — | 7,0 |
| Передвижение по земле | 1,6 | 30,7 | 31,6 | 33,7 | 11,6 | 30,4 |
| Строительство гнезда | 1,6 | — | — | 2,7 | — | — |
| Сексуальное поведение | 6,0 | 1,7 | 0,3 | 0,3 | — | 0,1 |
| Агонистическое поведение | 6,0 | 1,7 | 0,71 | 0,1 | 0,1 | 0,2 |
| Нахождение в гнезде и насиживание | 1,3 | — | — | 0,4 | 27,2 | — |
| Кормление птенцов | 1,3 | — | — | — | — | 0,7 |
| Кормежка с порханием | 16,0 | — | — | — | — | 0,8 |
| Кормежка на кусте | 1,3 | — | — | — | — | 0,04 |
| Пение на земле | 1,3 | 2,0 | 1,0 | — | — | — |
| Взлет | 16,0 | 6,7 | 6,8 | 2,2 | 1,1 | 1,1 |
| Машущий полет | 12,0 | 20,2 | 18,6 | 3,4 | 4,1 | 20,2 |
| Планирование | 1,6 | 1,1 | 0,91 | 0,3 | 0,1 | 0,3 |
| Итого | — | 74,5 | 70,6 | 53,9 | 49,1 | 68,3 |

Таблица 12

**Суточные затраты энергии на разные типы активности у варакушки и тундряной чечетки, кДж**

| Тип активности | Цена активности, ед. *BM* | Варакушка (предгнездовой период) 12.06 ♂ | Варакушка (выкармливание птенцов) 17.07 ♂ | Тундряная чечетка (насиживание) 17.07 ♀ |
|---|---|---|---|---|
| Ночной отдых | 1,0 | 3,66 | 4,6 | 5,0 |
| Дневной отдых | 1,12 | | 1,4 | 1,7 |
| Кормление птенцов | 1,3 | | 0,6 | |
| Чистка оперения | 1,3 | | 0,2 | |
| Сбор корма на земле | 1,6 | 27,55 | 23,4 | 0,5 |
| Питье | 1,3 | | 0,03 | |
| ПГД, оглядывание | 1,3 | | 3,9 | |
| Насиживание | 1,3 | — | — | 22,2 |
| Преследование | 16,0 | 1,76 | — | — |
| Взлет | 16,0 | 3,52 | 2,1 | 0,5 |
| Машущий полет | 12,0 | 11,62 | 13,2 | 1,2 |
| Планирование | 1,6 | 0,41 | 1,8 | 0,05 |
| Итого | — | 49,85 | 51,23 | 31,2 |

сокращать время других активностей и увеличивать продолжительность ночного и дневного отдыха. Являясь к тому же более осторожной и пугливой птицей, лебедь-кликун чувствительнее к фактору беспокойства. Поэтому он не может позволить себе кормиться на большой площади малокалорийной пищей. На его гнездовом участке обязательно должно находиться богатое в кормовом отношении место, где он быстро может восполнить свои энергетические расходы. По-видимому, наличие в тундре таких локализованных мест и обусловливает распределение и распространение лебедя-кликуна в репродуктивный период.

Разные виды животных переживают неблагоприятные в пищевом отношении периоды, применяя разнообразную тактику жизнедеятельности. Хищные птицы — миофаги, основные объекты питания которых подвержены значительным флуктуациям численности, имеют ряд приспособлений. Одним из них, как отметили некоторые исследователи [57, 63], является снижение метаболизма в условиях голодания. Так, Шапиро и Витерс [63] в эксперименте на американском соколе (*Falco sparverius*) обнаружили снижение базального метаболизма на 23,4 % и температуры тела с 39,3 до 38,3 °С. Однако в естественной обстановке использование этих механизмов на количественном уровне не изучено. Мы наблюдали и хронометрировали суточную активность белой совы (см. табл. 2) в год с низкой численностью мышевидных грызунов на примере поведения в течение 2 сут самца белой совы в северо-западной части Югорского полуострова в июле 1984 г. За 48 ч наблюдений сова поймала лишь одного лемминга, энергетическая ценность которого не превышала 25—30 % суточной потребности (по расчетам В. Р. Дольника, устное сообщение). Суточный бюджет энергии белой совы, полученный на основе хронометрирования поведения и с учетом затрат на терморегуляцию и линьку при базальном метаболизме, равном 16,28 кДж/(птицу·ч), составил 16 июля 917,0 кДж/сут, а 26 июля — 725,0 кДж/сут. Эффективность уменьшения расхода энергии очевидна при сравнении величин, полученных нами, с данными *DEB* неворобьиных птиц того же размера. Так, уравнение Кинга [60] *DEB* (кДж/сут) = $=10{,}19m^{0{,}7052}$ предсказывает для птицы массой 1615 г *DEB* = $=1864{,}6$ кДж/сут, что более чем в 2 раза выше полученных нами значений. Рассчитанные по большему числу данных, уравнения В. Р. Дольника [14] *DEB* (кДж/сут) $=12{,}06m^{0{,}63}$ и Валсберга [64] *DEB* (кДж/сут) $=13{,}05m^{0{,}6052}$ предсказывают для неворобьиных птиц массой 1615 г *DEB* = 1266,2 и 1140,8 кДж/сут соответственно. Это также существенно выше полученных нами значений. В то же время суммарные суточные бюджеты энергии, рассчитанные на основе суточных бюджетов времени, для самцов варакушки и лапландского подорожника в том же 1984 г. на 20—30 % превышали данные, предсказываемые обобщающими уравнениями Кинга [60] и В. Р. Дольника [14].

За счет каких механизмов самцу белой совы в год депрессии мышевидных грызунов и при явном недостатке корма удалось поддерживать суточный бюджет энергии на уровне 1,4—1,8 *BM*, т. е. близком к уровню других неворобьиных птиц тундровой зоны? Из известных нам исследований по этой проблеме следует упомянуть работу Е. Р. Потапова [33], в которой автор выявил способность зимняка значительно увеличивать перевариваемость костей при низкой численности мышевидных грызунов.

Небольшая сумма данных, полученных нами по динамике суточных бюджетов энергии в разные фазы репродуктивного цикла, показала, что максимальное количество энергии расходовалось птицами на начальных стадиях сезона размножения (см. табл. 6, 7), постепенно уменьшаясь к его окончанию. Это согласуется с исследованиями В. В. Гаврилова [4, 5], который также отметил, что наиболее критический для тундровых видов птиц — предгнездовой период, где расход энергии самцов и самок подходит к верхней точке возможности существования, но противоречит данным Ашкенази и Сафриела [52], отметивших относительную постоянность бюджета энергии в течение сезона размножения у *Calidris pusilla*.

Таким образом, из всего сказаного можно заключить, что энергетические затраты птиц крайнего северо-востока европейской части СССР существенно отличаются от таковых более южных птиц (см. табл. 7, 8). Для большинства видов неворобьиных птиц характерно существенное снижение энергетических расходов в репродуктивный период. Наоборот, для воробьиных птиц и мелких видов куликов в большей степени характерно повышение затрат энергии, достигающих нередко верхних уровней возможности существования. По-видимому, два столь противоположных направления приспособления связаны с определенными преадаптациями (в том числе с различиями в интенсивности метаболических процессов у крупных и мелких форм), типами кормовых ресурсов, способами их добывания, историей освоения тундровой зоны и некоторыми другими факторами. Каждое из этих направлений имеет свои преимущества в высоких широтах. Так, обеспечение процессов жизнедеятельности при пониженных энергетических расходах способствует высокой устойчивости популяций таких видов к действию неблагоприятных факторов. В то же время повышение энергетических расходов организмов способствует более эффективному использованию благоприятных для размножения сезонов при коротком арктическом лете.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе проведенных нами исследований выявлено два стратегических направления в освоении птицами высоких широт, которые связаны с различиями в поддержании энергетиче-

ского баланса. Первое направление, которое можно охарактеризовать как «экстенсивный» путь адаптации, превалирует в отрядах неворобьиных птиц в тундре. Проявляется в увеличении устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды, в уменьшении величины кладки, в длительном пребывании в тундровой зоне, относительно низкой интенсивности линьки и пониженном уровне энергетического обмена по сравнению с тем же процессом у птиц сходной массы тела в умеренных широтах. Второе направление, или «интенсивный» путь адаптации, характеризуется повышенным уровнем энергетического обмена, сокращением сроков репродуктивного периода, увеличением величины кладки и очень высокой интенсивностью линьки. Этот путь более распространен среди воробьиных птиц и мелких видов куликов. Целесообразность второго направления связана с более интенсивным использованием благоприятного периода для размножения и с уменьшением времени пребывания в тундровой зоне. Такое разделение соответствует общим принципам адаптации организма, которые основываются на двух типах приспособлений к внешним факторам [48, 49]: адаптации по принципу толерантности, или выносливости, и адаптации по резистентному типу — по принципу сопротивления, противодействия. Преобладание в тундровой зоне примитивных, архаичных таксонов среди птиц [42] и бедность эволюционно молодых групп, по-видимому, связаны с тем, что на начальных этапах освоения высоких широт превалировал первый путь адаптации. Крупные и средние по размерам виды птиц, уже изначально обладающие более низкой интенсивностью метаболизма [53] и связанные с водными просторами, лучше выдерживали резкие колебания экологических факторов. В дальнейшем представители этих групп эволюционировали в направлении еще большего снижения энергетических расходов и увеличения устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды. Наоборот, отсутствие таких преадаптаций у мелких по размерам сухопутных видов птиц, среди которых — большинство представителей эволюционно молодых групп, долгое время сдерживало их проникновение в тундровую зону. По-видимому, только под влиянием антропогенных преобразований и с общим смягчением климатических условий в Арктике и Субарктике началась активная иммиграция этих групп в тундру. Из-за невозможности значительно понизить уровень своего энергетического обмена мелким видам оказалось выгоднее пойти по пути интенсификации процессов жизнедеятельности в целях более полного использования короткого благоприятного периода для размножения в тундре. Эти сведения подтверждают данные последних лет [8, 15], в которых список мелких видов птиц, проникших в тундру, существенно расширился.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Андреев А .В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.. Наука, 1980. 176 с.

2. Андреев А. В. Тепловые потоки в гнездах и энергетика процесса инкубации у тундровых птиц // Экспериментальные методы в изучении северных птиц и результаты их применения. Владивосток, 1986. С. 84—107.

3. Банников А. Г., Михеев А. В. Летняя практика по зоологии позвоночных. М.: Просвещение, 1956. 472 с.

4. Гаврилов В. В. Затраты энергии самцов северной варакушки *Cyanosylvia svecica* L. в предгнездовой период // Экология. 1991. № 6. С. 10—15.

5. Гаврилов В. В. Энергетика размножения свободноживущих куликов в нижнеколымской тундре // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. Ч. 1. С. 142—144.

6. Гаврилов В. В., Дольник В. Р. Расход энергии в полете в зависимости от веса тела птицы // Сообщение Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц. Тарту, 1983. Вып. 15. С. 66—82.

7. Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск: УФАН СССР, 1966. 147 с.

8. Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 336 с.

9. Денисова М. Н., Артамонова З. В. Особенности роста воробьиных птиц в Заполярье в связи с расселением видов // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 5. С. 741—750.

10. Дольник В. Р. Бюджеты времени и энергии свободноживущих птиц // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 7. С. 1009—1022.

11. Дольник В. Р. Затраты энергии на родительскую заботу о птенцах птиц // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 8. С. 1125—1134.

12. Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // Орнитология. М., 1980. Вып. 15. С. 63—74.

13. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982. С. 3—37. (Тр. Зоол. ин-та; Т. 113).

14. Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (*Apus apus*) и ласточек (*Delichon urbica*, *Hirundo rustica*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 12. С. 1841—1851.

15. Естафьев А. А. Распространение, биотопическое распределение и численность куликов на Югорском полуострове // Размещение и численность животных на европейском Севере. Сыктывкар, 1986. С. 61—71. (Тр. Коми филиала АН СССР; № 74).

16. Корниенко И. А., Маслов С. П., Шилов И. А. О некоторых общих принципах адаптации биологических систем // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 1. С. 121—126.

17. Кречмар А. В., Артюхов А. И. Морянка в среднем течении реки Анадырь // Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1979. С. 3.

18. Курилович Л. Я., Тарханова М. А. Бюджет времени и суточная активность самки и птенцов выводков турпана и обыкновенного гоголя в Кандалакшском заливе // Актуальные проблемы орнитологии. М., 1986. С. 176—.190.

19. Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 312 с.

20. Находкин Н. А. Материалы по биоэнергетике некоторых воробьиных птиц в зимний период // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 118—120.

21. Находкин Н. А. Особенности поддержания энергетического балан-

са полевых и домовых воробьев, пуночек, зимующих в Центральной Якутии // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 40—50.

22. Новиков Г. А. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 5. С. 461—470.

23. Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямала // Экология наземных позвоночных полуострова Ямала. М., 1948. С. 5—77. (Тр. Ин-та географии АН СССР; № 41).

24. Познанин Л. П. Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука. 1978. 148 с.

25. Постников С. Н. Биоэнергетика летнего существования птиц в Субарктике // Тезисы докладов X Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Магадан, 1983. Ч. 2. С. 402.

26. Постников С. Н. Популяционные вариации энергетики птиц // Тезисы докладов 18 Международного орнитологического конгресса. М., 1982. С. 216—217.

27. Постников С. Н. Поступление энергии с пищей у птиц на Среднем Урале и в Субарктике // Тезисы докладов 6 Всесоюзной конференции по экологической физиологии. Сыктывкар, 1982. Ч. 2. С. 132.

28. Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков // Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 36—47.

29. Постников С. Н. Экологическая энергетика птиц // Экология и охрана птиц: Тез. докл. Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев, 1982. С. 184—189.

30. Постников С. Н. Проблемы экологической энергетики птиц в высоких широтах // Птицы Сибири: Тез. докл. 2 Сибирской орнитол. конф. Горно-Алтайск, 1983. С. 120—122.

31. Постников С. Н. Экологическая энергетика роста и развития воробьиных птиц в Субарктике // Териология, орнитология и охрана природы: Тез. докл. XI Всесоюз. симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 3. С. 114—115.

32. Постников С. Н. Энергетические затраты воробьиных птиц в Субарктике // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера. Владивосток, 1988. С. 163—169.

33. Потапов Е. Р. Экспериментальное изучение и экологическая интерпретация перевариваемости корма у птенцов зимняка // Экспериментальные методы в изучении северных птиц и результаты их применения. Владивосток, 1986. С. 114—119.

34. Руттенбург С. О. Химическая терморегуляция у некоторых видов крыс в связи с их географическим распространением // Опыт изучения регуляций физиологических функций. М.; Л., 1953. С. 35—45.

35. Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 328 с.

36. Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 498 с.

37. Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. шк., 1971. 448 с.

38. Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц. М.: Мысль, 1969. 464 с.

39. Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.; Л., 1932. 672 с.

40. Халевина Т. Н. К энергетике обыкновенной чечетки // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 127—130.

41. Чепкасов И. Е. Суточный цикл «бодрствования — сон» семейства беличьих, обитающих в южных и северных широтах // Адаптация на разных уровнях биологической организации: Тез. докл. 6 Всесоюз. конф. по эколог. физиологии. Сыктывкар, 1982. Т. 2. С. 75.

42. Чернов Ю. И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филогенез. М., 1984. С. 154—174.

43. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
44. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 132 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 33).
45. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1980. 278 с.
46. Шилов И. А. Проблемы общей экологической физиологии птиц // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. 1970. Вопросы орнитологии. М., 1971. С. 7—51.
47. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968.
48. Шилов И. А. Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985. 328 с.
49. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
50. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 260 с.
51. Armstrong J. The behaviour of birds in continuous daylight // Jbis. 1954. Vol. 96, N 1. P. 1—30.
52. Ashkenazie S., Safriel U. Time-energy budget of the semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* at Barrow Alaska // Ecology. 1979. Vol. 60, N 4. P. 783—799.
53. Bennett B. M., Harvey P. H. Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology // J. Zool. 1987. Vol. 213, N 2. P. 327—363.
54. Bergmann H. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grosse. Göttingen, 1847.
55. Custer T. W., Pitelka F. A. Time-activity patterns and energy budget of nestling Lapland longspurs near Barrow, Alaska // Proc. 1972. Tundra Biome Symposium, Lake Wilderness Center, Univ. of Washington. 1973. P. 160—164.
56. Dolnic V. R., Gavrilov V. M. A comparison of seasonal and daily variations of bioenergetics, locomotor activites and major body composition in sedentary House sparrow and the migratory Hindian sparrow // Ecol. polsk. 1975. Vol. 23, N 1. P. 211—226.
57. Kendeigh S. C. Resistance to hunger in birds // J. Widl. Mgmt. 1945. N 17. P. 304—311.
58. Kendeigh S. C. Latitudinal trends in the metabolic adjustments of the house sparrow // Ecology. 1976. Vol. 57. P. 509—519.
59. Kendeigh S. C., Dolnic V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. Granivorous birds in ecosystems / Ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh // Intern. Biol. Programme. 1977. Vol. 12. P. 127—204.
60. King J. R. Seasonal allocation of time and energy resourses in birds. Avian energetics / Ed. R. A. Poynter // The Nuttalli Ornithol. Clup. publ. 1974. Vol. 15. P. 4—65.
61. Marshall A. J. Bird and animal activity in the Arctic // J. Animal Ecology. 1938. Vol. 7, N 2.
62. Palmgren P. Über den Tagestrhythmus der Vögel im arktischen Sommer // Ornis Fenn. 1935. Vol. 12.
63. Shapiro C. J., Weathers W. W. Metabolic and behavioral responses of american kestlers to food deprivation // Comp. Biochem. Phisiol. 1981. Vol. 68A, N 1. P. 111—114.
64. Walsberg G. E. Avian ecological energetics // Avian Biology. 1983. Vol. 7, ch 3. P. 161—220.
65. Weathers W. W. Climatic adaptation in avian standard metabolic rate // Oecologia. 1979. Vol. 42, N 1. P. 81—89.

*В. Р. ДОЛЬНИК*

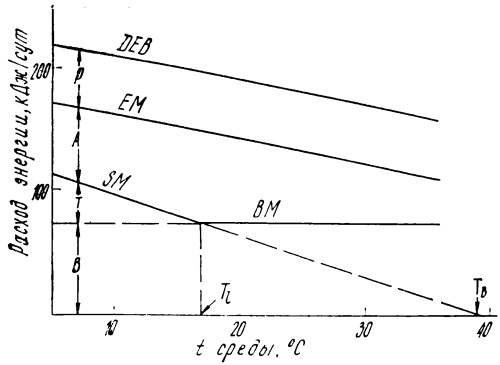
# БЮДЖЕТЫ ЭНЕРГИИ СКВОРЦА (*STURNUS VULGARIS* L.)

Основная задача — обобщить данные о затратах энергии скворцами при разных формах их активности и связать существующие сведения об энергетике вида в систему, позволяющую оценивать энергетические затраты и потребности скворцов в естественных условиях с учетом изменений этих условий и поведения птиц. Последнее выполнено на двух разных уровнях: максимально генерализованном, с приблизительной оценкой энергетических потребностей скворцов (если известны два условия — их сезонное состояние и температура среды) и значительно более конкретизированном, с достаточно точной оценкой энергетических потребностей птиц на основе конкретных наблюдений за их поведением и состоянием. Первый прием вполне достаточен, если необходимо оценить роль скворцов как вида в экосистемах, рассчитать биомассу изымаемой ими пищи и т. п. Второй путь позволяет изучать межпопуляционные, внутрипопуляционные и даже индивидуальные особенности образа жизни, стратегии питания, размножения и т. п.

В статье не приводятся методы расчета или расчеты потока энергии через популяции скворцов. Эти методы и модели описаны автором на примере другого вида — зяблика [4]. Они могут быть полностью использованы для скворцов, так как все необходимые для этого специфичные данные приведены ниже.

## ЭНЕРГИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Энергия существования — это суточные потребности в энергии, расходуемой на все процессы, необходимые для поддержания индивидуального существования особи (базальный метаболизм, терморегуляцию, питание, уход за собой и передвижение). Затраты энергии на рост, репродукцию, линьку и миграции не входят в энергию существования, эти процессы требуют дополнительного расхода энергии. Обычно энергию существования измеряют по среднесуточному потреблению энергии пищи птицами, содержащимися в клетках в непродуктивный сезон




Соотношение и зависимость от температуры среды основных энергетических показателей у скворцов.

*BM* — расход энергии при базальном метаболизме (74); *SM* — расход энергии в покое при температуре среды ниже нижней границы термонейтральной зоны $T_l$ (132,2—3,42 · T); *EM* — расход энергии на поддержание индивидуального существования и суточный бюджет энергии в непродуктивные сезоны (179,2—2,0 · *T*); *DEB* — суточный бюджет энергии в сезоны с продуктивными процессами (228,4—2,0 · T). Показано соотношение основных путей расхода энергии *DEB*: *B* — на базальный метаболизм, *T* — на терморегуляцию, *A* — на проявления активности, *P* — на продуктивные процессы; $T_в$ — температура тела в покое

года. Величина энергии существования зависит от температуры среды (*T*), и эту зависимость принято аппроксимировать в виде прямой линии (см. рисунок). Количественно линия характеризуется уравнением вида

$$EM_i = EM_0 - h_1 \cdot T_i.$$

В этом уравнении $EM_i$ — суточная потребность в энергии для существования при температуре среды $T_i$; $EM_0$ — то же при температуре среды 0 °С; $h_1$ — изменение величины энергии существования при изменении температуры среды на 1 °С (эта величина называется теплопроводностью при существовании). Если известны $EM_0$ и $h_1$, то энергия существования при интересующей нас температуре рассчитывается подстановкой на место $T_i$ значения этой температуры (с соответствующим знаком относительно шкалы Цельсия) и вычитанием полученного произведения из величины $EM_0$ (если $T_i$ выше нуля) или прибавлением к *EM* (если $T_i$ ниже нуля).

У скворцов энергия существования измерена экспериментально [9]. В непродуктивный период (зимой) при массе тела 78 г она описывается уравнением

$$EM \text{ (кДж/сут) на особь} = 179{,}2 - 2{,}0\, T_i.$$

Согласно этому уравнению, *EM* при температуре 30 °С будет составлять 119,2 кДж/сут. Скорее всего, у скворцов, как и у многих других птиц умеренной зоны, существует небольшая сезонная вариация величин $EM_0$ и $h_1$, но она не изучена.

Сравнение у многих видов птиц величины их энергии существования в клетке с величиной затрат на поддержание инди-

видуального существования в природе показало [2], что они различаются чаще всего на несколько процентов. Следовательно, зная энергию существования скворца, можно оценить его энергетические потребности в непродуктивные сезоны достаточно точно. В продуктивные сезоны к этим оценкам нужно прибавить затраты энергии на продуктивные процессы, которые будут рассмотрены ниже.

## ЭНЕРГЕТИКА ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПРОЯВЛЕНИЙ АКТИВНОСТИ

Бюджет энергии скворца в природе может быть оценен и на основании хронометрирования его поведения (его бюджета времени), но для этого нужно знать затраты энергии на элементарные проявления активности, из которых образуется поведение. Скворец в этом отношении изучен достаточно хорошо.

### Базальный метаболизм

Базальный метаболизм (*BM*) — это минимальный расход энергии животным (в темноте, во сне, в постабсорбтивном состоянии, в термонейтральности и при отсутствии продуктивных процессов в организме). Сам по себе этот показатель энергетики птицы для экологов не очень интересен. Но он очень удобен тем, что представляет собой фундаментальную биоэнергетическую единицу, и многие другие затраты энергии организмом кратны определенным образом его базальному метаболизму. У скворцов *BM* измеряли многие исследователи. Вот наболее надежные измерения, кДж/сут на одну особь:

| Сезон | Масса тела, г | *BM* | Источник |
|---|---|---|---|
| Осень | 75,0 | 77,5 | [9] |
| Зима | 72,8 | 69,2 | [13] |
| Лето | 77,5 | 74,9 | [19] |
| Лето | 79,0 | 79,0 | [7] |

Видимо, можно считать, что у скворца стандартной массой тела 75 г базальный метаболизм равен 74 кДж/сут (см. рисунок). Эту величину мы будем дальше использовать как биоэнергетическую единицу при оценках затрат энергии на другие проявления активности.

### Расход энергии в полете

У скворцов этот показатель измеряли экспериментально. Тор-Буэно и Лярошель [13] определяли потребление кислорода скворцами, летавшими 90 мин в аэродинамической трубе при скорости встречного потока воздуха 8—18 м/с. В этом диапазоне скоростей расход энергии в полете был постоянным — на

уровне в 11,1 раза более высоком, чем при базальном метаболизме (т. е. 11,1 *BM*). Вестертерп и Дрент [19] изучали расход энергии скворцами при естественных полетах, используя метод дважды тяжелой воды. Завезенные на 10—30 км от гнезд скворцы летели к ним со скоростью 10 м/с, и расход энергии при этом был на уровне 12,1 *BM*, т. е. такой же, как в опытах с аэродинамическими трубами. Выкармливающие птенцов скворцы использовали более прямолинейный полет со скоростью 14 м/с (эта скорость выше оптимальной для вида как в природе — 6—10 м/с, так и в трубе — 13,5 м/с [10, 13, 14]) и расходовали энергию на уровне 14,5 *BM*. Согласно этим же исследованиям, при кратковременных импульсных взлетах расход энергии у скворцов достигает 39 *BM*. Респираторный коэффициент в полете составлял 0,69, это показывает, что жир был единственным источником энергии для полета.

В аэродинамических трубах у летящего скворца при температуре —5 °С испарительное охлаждение составляет 5 % от полной теплопродукции, а при +29 °С — 19 % [12]. Это означает, что образующейся при окислении жиров воды перестает хватать для испарения при температурах среды выше +7 °С. Поэтому потери массы тела в полете зависят от температуры воздуха ($T$):

$$\text{потери массы (\% массы тела/ч)} =$$

$$= 1{,}18 + 0{,}0099\,T + 0{,}00167\,T^2 + 0{,}000173\,T^3.$$

Это уравнение удобно тем, что позволяет использовать данные о потерях массы тела скворцами при полете для оценки потерь ими энергии.

### Расход энергии при добывании пищи

При кормежке скворцы пользуются несколькими формами активности, энергетические цены которых у воробьиных птиц известны [4]: на земле — это высматривание (1,3 *BM*), сбор пищи (1,3 *BM*), перебежки (1,6 *BM*) и вспархивания (6,0 *BM*). На деревьях и кустах используются еще прыжки (1,6 *BM*), порхание (6,0 *BM*) и зависание в воздухе (16,0 *BM*). Очевидно, что средняя энергетическая цена поведения, связанного с добыванием пищи, зависит прежде всего от того, сколько времени занимает в ней крыловая активность.

В гнездовой период расход энергии при кормежке у свободноживущих скворцов измеряли методом дважды тяжелой воды. Расход оказался на уровне 2,48 *BM* [19]. При нехватке энергии птицы могут уменьшать цену кормежки, переходя на более доступную, но менее привлекательную пищу, как это показано Тинбергеном [11].

### Расход энергии при иных видах активности

У птиц в позе готовности к действию расход энергии равен 1,3 *BM* [2]. Эту позу нужно отличать от дневного отдыха, при котором расход энергии составляет 1,12 *BM*. При таких проявлениях активности, как чистка оперения, купание, социальные контакты, расход энергии в среднем у птиц находился на уровне 1,3 BM. Эти сведения вполне применимы к скворцу; они могут быть уточнены, когда будут сделаны измерения на этом виде.

### Расход энергии во сне

У спящих ночью скворцов расход энергии равен базальному метаболизму (74 кДж/сут при массе тела 75 г) при термонейтральных температурах среды, которые охватывают диапазон от +17 до +36—38 °С [9]. При более низких температурах для поддержания температуры тела расходуется дополнительная энергия, равная 3,42 кДж/(сут·град) (это теплопроводность в покое, $h_2$). Расход энергии в покое ($SM$) при данной температуре среды $T_i$ может быть рассчитан (для температур ниже +17 °С) по уравнению

$$SM \text{ (кДж/сут на особь)} = 132{,}2 - 3{,}42T_i.$$

Уравнение показывает, что расход энергии во сне возрастает с понижением температуры среды линейно (см. рисунок) и круче, чем при существовании.

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДЕЛЫ

В условиях клетки скворцы могут жить при очень низких температурах (видимо, при —30 °С и ниже), но эта физиологическая холодоустойчивость не имеет значения для свободноживущих скворцов, так как способ их питания таков, что им нужна незамерзающая и свободная от снега почва. Именно способ питания и определяет северную границу зимнего ареала у этого вида. Правда, некоторые птицы, остающиеся зимовать в северных широтах, переживают морозные зимы, если находят незамерзающие участки почвы антропогенного происхождения или пищу того же происхождения.

По измерениям методом дважды тяжелой воды, летом скворцы могут достигать при сборе корма эффективности, равной 32 кДж пищи в час [19]. Если с такой скоростью кормиться в течение 15 ч в сутки, то можно потребить 480 кДж, что при коэффициенте усвоения пищи 0,75 может дать 360 кДж усвоенной из пищи энергии в сутки. Эта величина в 4,8 раза больше суточного расхода энергии на базальный метаболизм. Она дает нам верхний предел возможности скворцов получать

энергию (и, следовательно, тратить ее в течение длительного времени). Измерения на скворцах, выкармливающих птенцов, показывают, что они вынуждены снижать массу тела, если их суточный бюджет энергии превышает величину, равную 4 *BM* [20].

## ЗАТРАТЫ ЭНЕРГИИ НА ПРОДУКТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ

При оценке полного суточного бюджета энергии у птиц в природе в продуктивные сезоны к затратам энергии на поддержание индивидуального существования (*EM*) должны быть прибавлены затраты на продуктивные процессы (рост, отложение жировых резервов, синтез яиц, теплопродукцию для инкубации, смену оперения) и на связанные с ними проявления активности (территориальное и брачное поведение, гнездостроение, выкармливание птенцов, миграционный полет). Приведем данные о затратах энергии на некоторые из этих процессов.

### Синтез яиц

Некоторыми исследователями [1, 15, 16] была измерена удельная калорийность свежего яйца у скворца. Средняя масса яйца со скорлупой составляла, по данным этих работ, 6,3; 7,2 и 6,8 г, а содержимого без скорлупы — соответственно 5,89; 6,74 и 6,30 г. Удельная калорийность (кДж/г) равнялась соответственно для всего яйца 3,994; 4,036 и 4,158 (в среднем 4,063), а для яйца без скорлупы — 4,313; 4,354 и 4,480 (в среднем 4,382).

Период быстрого синтеза яйца занимает у скворца 3—4 сут, причем, согласно исследованию Риклефса [15], за четыре дня до откладки яйца в овоците содержится всего 2 % от полной энергии, которая будет в яйце. За следующие сутки добавляется 66 % энергии, затем 26 % и в последние сутки перед откладкой — остальные 6 %. Самка скворца откладывает яйца с промежутком в одни сутки, поэтому синтезы последовательных яиц накладываются со сдвигом на сутки. Следовательно, если кладка состоит более чем из трех яиц, ежедневный синтез составляет (в процентах от содержания энергии в одном яйце) 2, 68 и 94 % в течение первых трех дней синтеза, затем по 100 % в течение стольких суток, сколько яиц будет в кладке, 98 % — за 4 сут до откладки последнего яйца, 32 % — за 3 сут, 6 % — за сутки и 0 % — в день кладки.

Продукцию самки при синтезе яиц можно рассчитать, если известны средняя масса яйца и величина кладки:

$$\text{продукция} = 4{,}063\ \text{кДж/г} \times \text{массу яйца} \times \text{число яиц}.$$

У птиц затраты энергии самкой при синтезе яиц больше ее продукции в 1,3 раза [9], так как эффективность преобразова-

ния веществ при синтезе яиц составляет не 100, а 77 %. Поэтому для расчета затрат продуктивной энергии самкой ее продукцию нужно умножить на 1,3. Приведенное распределение синтеза во времени позволяет исследователю рассчитать затраты продуктивной энергии самкой скворца в каждый из дней синтеза кладки, если известен размер последней. Если принять, что средняя масса яйца у этого вида 7 г, то получаем, что затраты энергии на пике синтеза равны $0{,}463 \times 1{,}3 \times 7 = 37$ кДж/сут, т. е. они достигают величины, равной $^1/_2$ суточных затрат энергии на базальный метаболизм. На кладку из шести яиц самка затрачивает то же количество энергии, что на базальный метаболизм в течение 3 сут.

## Инкубация

Расход энергии на инкубацию у скворцов изучен лучше, чем у каких-либо других видов птиц, и прежде всего в исследованиях Бибаха [7, 8]. В экспериментах этого автора скворцы гнездились в скворечниках, заключенных в камеру-термостат, что позволяло измерять потребление кислорода насиживающей птицей в широком диапазоне температур (от —10 до +25 °С). Установлено, что при температурах среды выше +10 °С теплопродукция насиживающей самки не зависела ни от числа яиц в кладке (от двух до восьми), ни от температуры среды и равнялась теплопродукции спящей без яиц самки, т. е. в гнезде поддерживались условия термонейтральности и для инкубации яиц было достаточно обычной теплопродукции самки. При температурах ниже +10 °С теплопродукция насиживающей самки, во-первых, была выше, чем у ненасиживающей, а во-вторых, дополнительно увеличивалась как с ростом числа яиц в кладке, так и с понижением температуры среды, т. е. самка продуцировала тепло специально для инкубации яиц.

Для расчетов расхода энергии на инкубацию по числу яиц в кладке и температуре среды можно воспользоваться следующими зависимостями суточных затрат продуктивной энергии ($H$, ед. $BM$) от температуры среды ($T$).

Два яйца: $H(\times BM) = 0{,}538 - 0{,}0091 \times T$.

Пять яиц: $H(\times BM) = 0{,}692 - 0{,}0117 \times T$.

Семь яиц: $H(\times BM) = 0{,}872 - 0{,}0148 \times T$.

Восемь яиц: $H(\times BM) = 0{,}974 - 0{,}0165 \times T$.

В этих уравнениях $H$ выражена в единицах, кратных расходу энергии на базальный метаболизм в течение суток (74 кДж/сут).

Бибах [8] на основе экспериментальных данных рассчитал, что самка скворца в период инкубации имеет полный суточный бюджет энергии, равный 2,45 $BM$. В другом исследовании о скворцах [19], проведенном методом дважды тяжелой воды, суточный бюджет энергии у насиживающих самок оказался

равен 2,36 *ВМ*. Это сходство полученных независимыми друг от друга методами данных позволяет использовать приведенные выше уравнения для расчетов в полевых условиях с очень хорошей точностью. Можно предположить, что из-за больших затрат энергии на инкубацию скворцы при раннем размножении в условиях низких температур контролируют оптимальную величину кладки, так как слишком большие кладки в таких условиях энергетически не выгодны.

В Нидерландах скворцы затрачивают в сутки на инкубацию энергию, равную 0,28 суточного расхода ее на базальный метаболизм, т. е. в 1,78 раза меньше, чем на пике синтеза кладки. Всего за 12 дней инкубации самка расходует на этот процесс чистой энергии столько же, сколько на базальный метаболизм в течение 3,36 сут.

### Согревание птенцов

В первый день после вылупления затраты энергии на согревание птенцов не ниже, чем при инкубации, так как собственная теплопродукция птенцов мала, а теплопроводность велика. В выводках средних размеров баланс между теплоотдачей и теплопродукцией выводка достигается при умеренных температурах среды на седьмые сутки после вылупления (в малых выводках позднее, в больших — раньше; при низких температурах позднее, при высоких — раньше указанного возраста). В течение первой недели затраты энергии самкой на обогрев птенцов падают до нуля. В последующие дни побочной теплопродукции самки достаточно для поддержания оптимального теплового баланса выводка.

### Выкармливание птенцов

Затраты родителями энергии на выкармливание у скворцов подробно исследованы нидерландскими учеными Вестертерпом и Тинбергеном [11, 18, 20]. Число прилетов в сутки с кормом к выводку из пяти птенцов возрастает от 100 в день вылупления до 250 при возрасте птенцов семь дней. В последующие дни, вплоть до вылета птенцов в возрасте 20 сут, число прилетов остается на постоянном уровне. В выводках из трех или семи птенцов число прилетов в день вылупления тоже 100, затем возрастает до седьмого дня, а далее остается неизменным. Но этот верхний предел при трех птенцах равен 200 прилетам в день, а при семи — 300. Оставшаяся без самца самка способна одна приносить корм до 250 раз в день. Таким образом, у скворцов затраты на транспорт корма птенцам с первого до седьмого дня возрастают, а затем не меняются. Эти

затраты можно рассчитать, зная число прилетов к гнезду в день и расстояние, с которого скворцы приносят корм, так как скорость полета скворцов и затраты энергии на полет у них известны.

Затраты на сбор корма изменяются похожим образом. При выводках из трех — семи птенцов одна приносимая порция корма в день вылупления имеет массу в среднем 0,5 г, а к седьмому дню достигает верхнего постоянного уровня, который равен при трех птенцах 0,8 г, при пяти — 1,0 г, при семи птенцах — 1,25 г. Затраты энергии на сбор корма могут быть оценены несколькими путями, поскольку общие затраты энергии птицей в единицу времени при таком поведении известны. Следовательно, достаточно знать еще несколько характеристик — либо среднее время, расходуемое на сбор одной порции, и число прилетов к гнезду, либо суточные потребности птенцов в корме и время, в течение которого скворец собирает 1 г корма и т. д. В Нидерландах выкармливающие птенцов скворцы собирают корм с эффективностью 32 кДж пищи в час. При выкармливании выводка из пяти птенцов в возрасте 7—20 сут затраты энергии на сбор и транспорт корма птенцам у скворцов, согласно измерениям дважды тяжелой водой, составляли величину, равную 0,88 затрат энергии на базальный метаболизм в течение суток. При 100 прилетах к гнезду они были равны 0,5 суточных затрат на базальный метаболизм, а при 200 прилетах — 1,0 *BM*. Самка, кормившая выводок без самца, расходовала на это энергию, равную 2,5 величины суточных расходов энергии на базальный метаболизм. Такие высокие затраты энергии скворцы не успевают полностью компенсировать за счет кормежки, и масса тела у родителей во время выкармливания птенцов понижается на 4—6 г за счет расходования резервного жира. Использование этих резервов дает скворцам дополнительную энергию, равную 200 кДж. За весь период выкармливания птенцов самец и самка тратят на эту деятельность энергию, равную 20 суточным расходам энергии на базальный метаболизм.

Цитированные выше исследователи обнаружили и оценили эффективность нескольких приемов, с помощью которых скворцы удерживают расход собственной энергии на приемлемом для них уровне, несмотря на вариацию внешних условий или разное число птенцов в выводках. Прежде всего они сокращают расход энергии на транспорт пищи, увеличивая массу приносимых порций ее и собирая пищу ближе к гнезду. Время сбора корма птенцам тоже может изменяться: при недостатке энергии скворцы собирают менее доброкачественную, но быстрее находимую пищу. Так как скворцы знают разные участки с разными объектами, разной их плотностью и находящиеся на разном удалении от гнезда, то им приходится решать достаточно сложные задачи по поиску оптимального решения.

### Линька

На синтез нового оперения и сопутствующие ему процессы расходуется дополнительная энергия. Согласно современным представлениям у насекомоядных птиц затраты энергии при синтезе 1 г оперения равны 239 кДж [9]. Отсюда, зная массу сменяемого скворцами при полной и частичной линьке оперения, можно рассчитать затраты энергии на всю линьку, а зная продолжительность линьки — средние ежедневные затраты энергии. При массе оперения у скворца 4 г и продолжительности интенсивной части линьки 70 сут затраты энергии на полную линьку будут составлять 956 кДж (12,9 суточных затрат энергии на базальный метаболизм), среднесуточные затраты энергии — 13,7 кДж/сут (0,18 суточных затрат на базальный метаболизм).

### Миграция

Так как нам известны затраты энергии в полете (11,1 *BM*, или 34 кДж/ч) и максимальная скорость полета (48 км/ч), то можно определить затраты энергии на миграции — они составят 0,71 кДж/км. Затраты энергии на весь миграционный путь рассчитать просто, если известна длина пути, а среднесуточные затраты энергии на миграцию — если известна продолжительность миграции. Так, при длине пути 2000 км и продолжительности миграции 45 сут затраты на нее равны 1417 кДж (19 суточных затрат на базальный метаболизм), а в среднем составляют 31,5 кДж/сут (0,43 *BM*).

По результатам кольцевания, средняя скорость миграции у скворцов составляет 107 км/сут [3]. При такой скорости среднесуточные затраты энергии на миграционный полет могут достигать 76 кДж/сут. Эта величина равна суточным затратам энергии на базальный метаболизм.

### Энергетика роста

Энергетика роста птенцов в выводке в естественных условиях наиболее полно представлена в работах Вестертерпа и его коллег [18, 20]. Эти исследователи измеряли массу пищи, приносимой ежедневно птенцам, ее состав, калорийность, рост птенцов, прослеживали изменение состава выводков от трех до семи особей. Оптимален и для роста птенцов, и для родителей выводок из пяти птенцов.

Масса тела птенцов, независимо от числа их в выводке, достигает плато к возрасту 13 сут, оставаясь постоянной вплоть до вылета из гнезд, но уровень этот зависит от размера выводка: 73 г при выводке из трех птенцов, 71 г при выводке из пяти птенцов и 70 г при выводке из семи птенцов. Калорий-

ность тела птенца в возрасте 0—1 сут — 3,35 кДж/г, а в возрасте 20 сут — 7,54 кДж/г. Следовательно, зная кривую роста массы птенцов в выводке, можно рассчитывать ежедневную аккумуляцию энергии в теле птенца. Потребление пищи выводком из пяти птенцов в возрасте 1—5 сут равно 75 г (сырой массы), в возрасте 10 сут — 250 г и в возрасте 15—20 сут — 225 г. Потребление пищи на одного птенца меньше в выводках из пяти птенцов по сравнению с выводками из трех и семи птенцов. Потребление пищи удобно выражать в килоджоулях пищи, необходимой для прибавки массы птенцов на 1 г; это позволяет рассчитывать потребление пищи выводком, если известна кривая роста его массы — самый доступный в полевых условиях показатель. У скворцов он зависел от числа птенцов в выводке: при трех птенцах составлял 50 кДж/г, при пяти — 43 и при семи — 46 кДж/г. По этим данным, например, можно рассчитать, что за время пребывания в гнезде выводок из пяти птенцов с конечной массой каждого 70 г нуждается для своего роста в пище, суммарно содержащей 3010 кДж.

С. Н. Постников [6] проводил калориметрические исследования роста птенцов скворца. Он показывает, что энергия пищи была максимальная в возрасте 11 сут (446 кДж на птенца в сутки), а затем к дню вылета снижалась до 194 кДж/сут. Эти значения существенно выше, чем полученные в измерениях Вестертерпа. С. Н. Постников сообщает, что коэффициент усвоения пищи (состав пищи не приводится) в первые дни постэмбрионального развития — 0,92, а к концу пребывания в гнезде снизился до 0,88. Оба значения очень высокие, если они получены не на искусственной диете. Первое из них, возможно, не отражает действительную утилизацию пищи, так как в эти дни часть энергии птенец получает из желточного мешка. По измерениям Вестертерпа [18], у питающихся преимущественно земляными червями птенцов коэффициент утилизации был 0,60. Других измерений показателя, к сожалению, не проводилось.

## ГОДОВОЙ ЦИКЛ ПРОДУКТИВНОЙ ЭНЕРГИИ

Имеющиеся данные позволяют представить, как изменяются затраты продуктивной энергии у скворцов в течение года. Во время весенней миграции продуктивная энергия может быть равна 1 *BM*/сут. В момент синтеза яиц продуктивная энергия самки в среднем равна 0,5 *BM*/сут. Затраты самца в это время, видимо, ниже, чем у самки. При насиживании самка затрачивает на инкубацию энергию, равную 0,28 *BM*/сут. Самец в это время расходует на разные формы гнездового поведения, возможно, столько же энергии. Во время выкармливания птенцов и самец и самка затрачивают в среднем энергию, равную 0,88 *BM*/сут. При линьке затраты продуктивной энергии составляют 0,18 *BM*/сут. Во время осенней миграции затраты про-

дуктивной энергии могут достигать 1 *BM*/сут; они ниже у популяций, начинающих медленное продвижение в сторону зимовок вскоре после вылета птенцов.

Суммарные затраты на весь продуктивный процесс составляют: весенняя миграция — 45 *BM*, синтез яиц — 3 *BM*, инкубация — 3,4 *BM*, выкармливание — 20 *BM*, линька — 13 *BM*, осенняя миграция — 45 *BM*. Всего за весь продуктивный сезон расходуется энергия, равная 130 *BM*. Если считать, что продуктивный период продолжается 200 сут (с марта по сентябрь), то в среднем за это время затраты энергии равны 2/3 *BM*/сут.

Приведенные усредненные оценки величины продуктивной энергии по сезонам и за весь продуктивный период очень удобны для приближенных расчетов ожидаемых суточных бюджетов у скворцов в природе: прибавив продуктивную энергию к энергии существования, получим ожидаемый суточный бюджет энергии. Для некоторых целей, например при расчетах воздействия скворцов на экосистемы, большая точность оценки их энергетики не требуется, так как главный источник ошибки в таких оценках — учет численности птиц.

## СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ЭНЕРГИИ

Суточные бюджеты энергии (*DEB*) у птиц могут быть либо получены путем прямых измерений расхода энергии за сутки (например методом дважды тяжелой воды), либо рассчитаны на основе изучения их бюджетов времени, либо, наконец, приблизительно оценены на основе всего комплекса знаний об энергетике птиц, и скворцов в частности. Последний путь основан на данных об энергии существования у птиц в клетках, о зависимости ее от температуры среды и о величине продуктивной энергии у свободноживущих птиц.

Выше было показано, что энергия существования (*EM*) у скворцов равна

$$EM \text{ (кДж/сут)} = 179{,}2 - 2{,}0 \times T_i.$$

Это уравнение должно предсказывать нам величину *DEB* у скворцов в непродуктивный сезон года или у неразмножающихся и нелиняющих птиц летом. Для птиц, имеющих продуктивные процессы, следует к этой величине прибавить средние ожидаемые затраты на терморегуляцию, которые, как показано выше, равны $^2/_3$ *BM*, т. е. 49,2 кДж/сут. Тогда мы получим новое уравнение, предсказывающее *DEB* у скворцов в продуктивный период года:

$$DEB \text{ (кДж/сут)} = 228{,}4 - 2{,}0 \times T_i.$$

Для более аккуратных расчетов можно прибавлять не среднюю продуктивную энергию за весь продуктивный период, а среднюю за определенное состояние или рассчитать ее для

данного дня откладки яиц, для насиживания при данной температуре кладки данной величины или для выкармливания данного числа птенцов данного возраста. Все необходимые для этого величины и уравнения приведены выше.

Согласно последнему уравнению, у скворцов *DEB* при температуре среды 0 °С равен 3,1 *BM*, +15 °С — 2,7 *BM*, +30 °С — — 2,3*BM*.

Прямые измерения *DEB* у скворцов были проделаны в отношении нескольких сезонных состояний Вестертерпом в Нидерландах. Согласно этим измерениям, у скворцов, не выполняющих никакой продуктивной деятельности, *DEB* в гнездовой период равен 2,5 *BM*; у насиживающих самок — от 2,5 до 3,1 *BM*, а у выкармливающих птенцов родителей — от 2,5 до 3,7 *BM*. Следовательно, уравнение удовлетворительно предсказывает *DEB* у размножающихся скворцов.

Оценка *DEB* свободноживущих скворцов может быть произведена на основе хронометрирования их бюджета времени, т. е. данных о том, сколько времени в сутки скворец пребывает в каждом из видов активности. Затраты времени на каждый вид активности ($t_i$) умножаются затем на затраты энергии ($R_i$) при данном виде активности, выраженные в единицах *BM*/ч. Последние в достаточной степени изучены и приведены выше. После этого произведения складываются и умножаются на величину базального метаболизма, измеряемую в килоджоулях в час. Затем выясняют, происходили ли в организме скрытые расходы энергии $J$ (на синтез яиц, инкубацию или прирост биомассы). Если да, то их оценивают отдельно (необходимые для этого сведения приведены выше), выражают в килоджоулях и прибавляют к прежней сумме. После этого высчитывают затраты на терморегуляцию и прибавляют их к той же сумме. Эти затраты вычисляют, умножая удельную теплоотдачу при существовании ($h_1$=0,083 кДж/ч) на температуру среды ($T$) и на $(24 - t_f)$, где 24 — число часов в сутках, а $t_f$ — время, проведенное в полете. Полученная в результате сумма дает суточный бюджет энергии:

$$DEB\ (\text{кДж/сут}) = \Sigma (t_i \cdot K_i) \cdot 3{,}06 + J + 0{,}083 \cdot T (24 - t_f).$$

Этим методом Бибах [8] оценил расход энергии при инкубации самкой скворца в 193,5 кДж/сут (2,45 *BM*), что очень близко к результату измерения дважды тяжелой водой.

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ РЕЗЕРВЫ

Максимально жирные скворцы содержат в теле зимой до 25 г жира, а летом — около 5 г [17]. У тощих здоровых птиц содержание жира — около 1,5 г [20]. При удельной калорийности жира 38,94 кДж/г максимальные энергетические резервы у скворцов достигают 973 кДж, а минимальные — 58 кДж.

**Удельная калорийность и коэффициенты усвояемости главных пищевых объектов скворцов (по [5] с дополнениями)**

| Пищевой объект | Удельная калорийность, кДж/г сухой массы | Коэффициент усвояемости |
|---|---|---|
| Земляные черви | 18,84 | 0,60 |
| Ракообразные | 17,80 | 0,87 |
| Пауки | 23,53 | 0,65 |
| Моллюски | 17,80 | 0,87 |
| Прямокрылые (имаго) | 22,48 | 0,69 |
| Цикадки | 23,03 | 0,69 |
| Бабочки (гусеницы) | 24,03 | 0,75 |
| Пилильщики (личинки) | 22,40 | 0,84 |
| Мухи (имаго) | 22,34 | 0,66 |
| Мухи (личинки) | 21,73 | 0,75 |
| Хирономиды (имаго) | 20,27 | 0,77 |
| Комары-долгоножки (личинки) | 18,97 | 0,75 |
| Ягоды | | |
| яблони | 19,89 | |
| рябины | 19,97 | |
| боярышника | 19,80 | |
| ежевики | 18,76 | 0,32 |
| бузины черной | 20,05 | |
| бузины обыкновенной | 26,08 | |
| вишни | 20,58 | |
| винограда | 20,00 | |
| Семена злаков | 18,79 | 0,76 |

При накоплении или расходовании резервов баланс между суточным потреблением энергии из пищи и суточным расходом ее становится положительным в первом случае и отрицательным — во втором. Отклонение баланса от нулевого легко обнаруживается по изменению массы тела птиц, взвешиваемых в одно и то же время суток в разные дни. Повторное взвешивание окольцованных птиц часто используется в полевых орнитологических исследованиях; для того чтобы перейти от измерения массы тела птиц к измерениям содержания в них энергии, необходимо знать калорический эквивалент изменения массы тела на 1 г. Этот показатель у воробьиных птиц изучен, и установлено, что при потере массы тела на 1 г содержание энергии в организме понижается на 25,5 кДж, а при увеличении на 1 г организму требуется дополнительно потребить 39,4 кДж. Данные эквиваленты относятся к колебаниям массы взрослых нерастущих птиц, у которых главная причина этих колебаний — изменение содержания жира в теле.

## КАЛОРИЙНОСТЬ И УСВОЯЕМОСТЬ ПИЩИ

Возможности полевых исследований сильно расширяются, если можно свободно переходить от израсходованной энергии к усвоенной из пищи и от усвоенной — к содержавшейся в пище,

далее — к массе пищи, или наоборот: от массы съеденной пищи — к содержанию в ней энергии и далее — к усвоенной энергии. Такие переходы становятся возможными, если известны удельная калорийность пищи и коэффициенты ее усвоения.

В приводимой таблице собраны данные об удельной калорийности основных пищевых объектов, поедаемых скворцами. Если состав диеты известен, то, умножая сухие массы ее компонентов на удельную калорийность, получаем полное содержание в них энергии. Последнее в потребленной за сутки пище составляет большую энергию (так называется этот показатель в биоэнергетике птиц, в исследованиях на беспозвоночных — это рацион). Чтобы перейти от большой энергии к усвоенной, первую (или каждый из составляющих ее компонентов в отдельности) нужно умножить на коэффициент усвоения данной пищи. Строго говоря, коэффициенты усвоения пищи дважды видоспецифичны: они зависят от вида как пищи, так и животного, ее поедающего. Однако пока мы еще далеки от того, чтобы иметь подробные таблицы усвояемости пищевых объектов для каждого вида птиц. Поэтому приведенные в таблице коэффициенты усвояемости пищевых объектов почти все получены в опытах не только на скворцах, а на разных птицах. Тем не менее, для многих расчетов этого достаточно. Если возникает обратная задача — перейти от *DEB* к большой энергии, то это достигается делением *DEB* на коэффициент усвояемости. А если далее нужно перейти от большой энергии к количеству потребленной пищи, то это достигается делением первой на удельную калорийность пищи. Например, при *DEB*, равном 2,5 *BM*, усвоенная энергия у скворца составляет 187 кДж/сут. Если скворец питается личинками комаров-долгоножек, то в сутки он потребляет 187 : 0,75 : 18,97 = 13,1 г пищи (в сухой массе); при содержании сухого вещества в личинках (21 %) это составит 13,1 : 0,21 = 62,7 г сырой массы. При питании же, например, черной бузиной скворцу требуется в сутки 187 : 0,32 : 20,05 = 29,1 г ягод (в сухой массе), или (при содержании сухого вещества в ягодах 20 %) 29,1 : 0,2 = 145,7 г сырых ягод.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белников В. И., Болотников А. М., Каменский Ю. Н. и др. Энергетические ресурсы эмбрионального развития мелких воробьиных // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. 1975. Вып. 146. С. 36—43.

2. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982. С. 3—37.

3. Дольник В. Р. Миграционные состояния птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.

4. Дольник В. Р. Поток энергии через популяцию зябликов Куршской косы и эффективность моделирования его // Популяционная экология зяблика. Л., 1982. С. 263—275.

5. Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л,. 1982. С. 143—153.

6. Постников С. Н. Исследования энергетики роста и развития воробьиных птиц // Вопросы экологии животных. Свердловск, 1982. С. 23.

7. Biebach H. Energetik des Brütens beim Star (Sturnus vulgaris) // J. Ornithol. 1979. Bd 120. S. 121—138.

8. Biebach H. Energetic costs of incubation on different clutch sizes in Starlings *(Sturnus vulgaris)* // Ardea. 1981. Vol. 69. P. 141—142.

9. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystems. International Biological Programme / Ed. J. Pinowski S. C. Kendeigh. Cambrige, 1977. Vol 12. P. 125—204.

10. Norberg R. A. Optimal flight speeds in birds when feeding young // J. Anim. Ecol. 1981. Vol. 50. P. 473—477.

11. Tinbergen J. M. Foraging decisions in Starlings *(Sturnus vulgaris)* // Ardea. 1981. Vol. 69. P. 1—67.

12. Torre-Bueno J. R. Evaporative cooling and water balance during flight in birds // J. Exp. Biol. 1978. Vol. 75. P. 231—236.

13. Torre-Bueno J. R., Laroshelle J. The metabolic cost of flight in unrestained birds // J. Exp. Biol. 1978. Vol. 75. P. 223—229.

14. Tucker V. A. The energetics of natural avian flight // Avian energetics / Ed. R. A. Paynter. Publ. N 15. Nuttall Ornith. Club. 1974. P. 298—333.

15. Ricklefs R. E. The chemical composition of the ovary, oviduct, and follicles of the Starling // Auk. 1976. Vol. 93, N 1. P. 184—187.

16. Ricklefs R. E. Composition of eggs of several bird species // Auk. 1977. Vol. 94, N 2. P. 350—356.

17. Ward P. Fat and protein reserves of Starlings // Ann. Report Inst. Terr. Ecol. Cambrige, 1977. P. 54—56.

18. Westerterp K. R. The energy budget of the nestling starling *Sturnus vulgaris,* a field study // Ardea. 1973. Vol. 61. P. 137—158.

19. Westerterp K. R., Drent R. Energetic costs and energy-saving mechanisms in parental care of free-living passerine birds as determined by the $D_2{}^{18}O$ method // Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. M., 1985. Vol. 1. P. 392—398.

20. Westerterp K. R., Gortmaker W., Wijngaarden H. An energetic optimum in brood-raising in the *Starling Sturnus vulgaris:* an experimental study // Ardea. 1982. Vol. 70. P. 153—162.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ · 1993

*С. Н. ПОСТНИКОВ*

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ОБЫКНОВЕННОГО СКВОРЦА (*STURNUS VULGARIS* L.)

В настоящей статье сравниваются материалы по экологической энергетике скворца Среднего Урала с данными из других широт и анализируется роль фотопериода в годовом цикле жизнедеятельности вида.

Исследования проводили на Среднем Урале (56°50′ с. ш.) при естественных температурах и фотопериодах. Птицы, отловленные здесь же, содержались в вольерах 15×3×2,5 м, где им предлагался разнообразный животный и растительный корм, гастролиты. Для опытов по измерению массы тела и энергии существования птицам, помещенным в клетку по одной, предлагались только личинки мучных червей последней стадии (масса 1 шт.≈200 мг). Опыт продолжался 2—3 сут, затем вручную разделяли содержимое подносов, на которых стояли клетки. Экскреты сушили и калориметрировали. Методы постановки экспериментов, калорийность кормов и расчеты энергетических параметров подробно приведены ранее [4].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Энергетика

Масса тела скворцов, содержащихся в уличных вольерах вивария университета Британской Колумбии, была относительно постоянна в течение всего годового цикла (рис. 1), но во время линьки наблюдалось ее снижение [15]. Однако незначительные колебания температуры (минимальная января —5,5 °С, максимальная июля +27,7 °С) в этом районе (49°30′ с. ш.) исследований не требовали больших энергетических перестроек, связанных с изменением массы тела. В наших исследованиях, проведенных при естественных низких температурах в Екатеринбурге (56°50′ с. ш.), масса тела изменялась (рис. 2). По характеру суточных изменений массы тела при низких температурах скворец относился к группе видов, которые заметно снижали массу в этих условиях [2, 3]. Утренняя масса

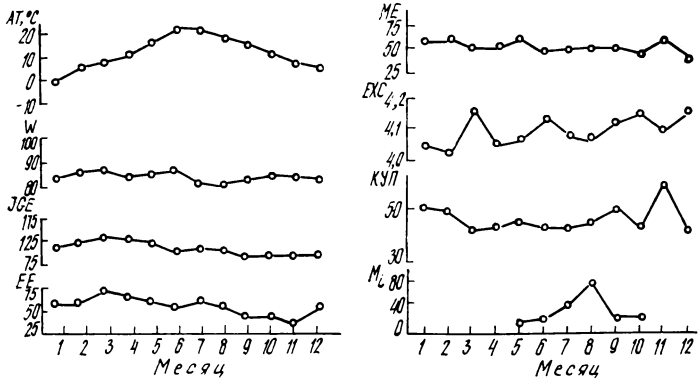



Рис. 1. Годовой цикл энергетических параметров скворца [15].
*AT* — температура среды, °С; *W* — масса тела, г; *JGE* — большая энергия; *EE* — энергия существования; *ME* — метаболизированная энергия; *EXC* — энергия экскрементов, ккал/(птицу · сут); КУП — коэффициенты усвоения пищи, %; $M_i$ — индекс линьки (количество перьев, выпавших в день)

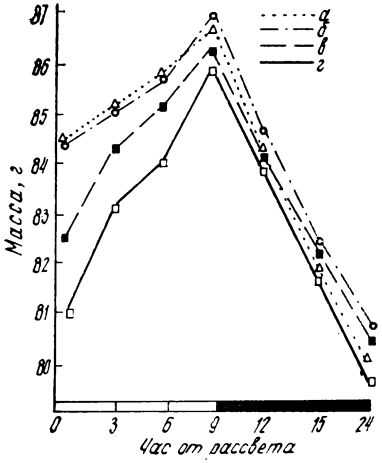



Рис. 2. Суточные изменения массы тела при низких температурах.
Масса тела: *а* — при —1 °С, *б* — при —10 °С, *в* — при —20 °С, *г* — при —30 °С. Точки перегибов обозначают взвешивания

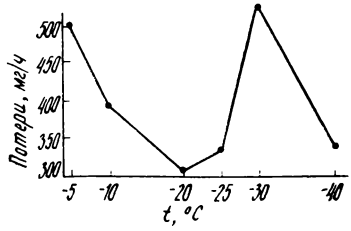



Рис. 3. Потери массы тела в покое ночью (*точками* обозначены средние величины потерь)

тела скворца пропорционально зависела от температуры. Суточные изменения массы тела при температуре —1, —10 °С были близки, но при дальнейшем понижении температуры масса снижалась, т. е. ниже —10 °С реакция организма изменялась. Энергетические резервы, судя по массе через 3 ч после засыпания, при всех температурах были близки, что говорит об ограниченных возможностях скворца увеличивать их, несмотря на необходимость более высоких затрат при низких температурах. Потери массы тела в покое ночью при понижении температуры до —25 °С снижались, а при температуре —30 °С были наибольшими (рис. 3). Утренняя масса при температурах —1 и —10 °С была одинакова, при температурах —20 и —30 °С — меньше соответственно на 1,6 и 3,3 г. Увеличение массы за день было примерно одинаково при —1 и —10 °С, хотя в первом случае — несколько бóльше. При —20 °С масса тела увеличивалась на 3,5 г, или 4,5 %, а при —30 °С — на 4,8 г, или 5,9 %. К концу дня наибольшая масса была при температуре —1 °С и уменьшалась при понижении температуры; так, при —30 °С она была на 1,4 г меньше. Это свидетельствует о том, что скворцы отвечали на понижение температуры уменьшением теплоотдачи, а не увеличением энергетических резервов. И действительно, во время опытов мы наблюдали изменения в распушонности оперения во время сна.

Энергетику скворцов изучали американские исследователи методом прямой калориметрии — путем скармливания пищи калорийностью 4,53 ккал/г. Годовые ритмы потребления энергии с пищей и выделения экскретов были отрицательно связаны с внешней температурой, что указывало на способность птиц компенсировать понижение температуры среды увеличением, скорее, количества утилизируемой энергии, чем эффективности ее использования [15].

Большая энергия была максимальна в феврале — мае и минимальна с сентября по декабрь (см. рис. 1); калорийность экскретов составляла 4,19 ккал/г, а коэффициент усвоения пищи в течение года был почти постоянен (меньше 50 %) и лишь в ноябре достигал 58,78 %. Не обнаружено значительной связи ни между температурой и калорийностью экскретов, ни между температурой и эффективностью усвоения пищи. Однако детальный статистический анализ своего материала позволил авторам [15] показать, что, хотя месячные колебания в общем потреблении энергии с пищей и расходе метаболизированной энергии различались ($\alpha=0{,}10$), эти различия частично не связаны с температурой. Причем в первой половине года существовала бóльшая отрицательная зависимость между температурой и использованием метаболизируемой энергии, чем во второй. Авторы [15] полагают, что в обычный год более теплая погода меньше влияет на расход энергии у скворцов. Метаболизированная энергия находилась в заметной отрицательной

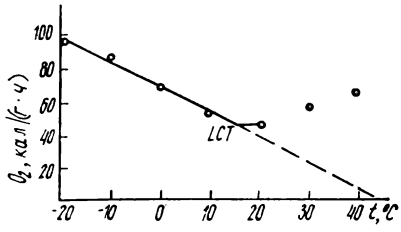



Рис. 4. Линия температурной зависимости скворца, демонстрирующая теоретическую *LCT* и экспериментальную. Линия регрессии вычислена методом наименьших квадратов и экстраполирована теоретической температуре тела. Действительная температура тела при +20 °С, по данным 38 измерений, равна 40,66 °С, [15]

зависимости от внешней температуры. Анализ данных по использованию энергии пищи показал, что в климатических условиях Британской Колумбии изменения в этих видах энергии под влиянием колебаний среды незначительны. В период линьки наблюдалось повышение метаболизированной энергии (*ME*), тогда как масса тела снижалась. В июне при температуре +20,1 °С днем $ME=21{,}95$ кал/(г·ч), а в покое 12,61 кал/(г·ч). Тогда на двигательную активность в клетке расходовалось 9,34 кал/(г·ч). В апреле при температуре +10 °С $ME=28{,}44$, а в покое ночью — 15,02 кал/(г·ч). При температуре —2,1 °С в январе $ME=31{,}26$, а ночью — 20,26 кал/(г·ч). Оставшиеся 11,00 кал/(г·ч) приходились на активность [15]. Подсчитав по обобщенной формуле $M_0=4{,}3372\ W^{0{,}53}$ Кенди [16] энергию существования своих скворцов той же массы, авторы нашли, что их птицы затрачивали энергии больше (62,5 ккал/(птицу·сут)), чем по теоретическим представлениям (45,09 ккал/(птицу·сут)). Кенди, В. Р. Дольник, В. М. Гаврилов для скворца приводят уравнение зависимости энергии существования (*EM*) от температуры среды (*T*, °С); при 7—12-часовом фотопериоде $EM=42{,}8-0{,}490\ T$ ккал/(птицу·сут) [17].

Стандартный метаболизм скворца соответствовал формуле $M=867\ W^{0{,}724}$, где *M* — метаболизм (*resting*) покоя в килокалориях на птицу в день для воробьиных, а *W* — масса в граммах [16]. При этом они [15] брали массу скворца 82,9 г. Основной обмен составлял 12,8 кал/(г·ч), что близко к данным, полученным в опытах по дыханию, —12,6 кал/(г·ч). Так как измерения проводили через каждые 10°, то не удалось четко определить верхнюю и нижнюю критические температуры, которые обусловливают термонейтральную зону, но вычисленная [18] нижняя критическая температура (+14,07 °С) находится вблизи пересечения кривых метаболизма и метаболизма покоя (рис. 4). Кенди, В. Р. Дольник и В. М. Гаврилов в осенний период, ночью, определили нижнюю критическую температуру +17°, при этом основной метаболизм (*BM*) составлял 18,5 ккал/(птицу·сут), а уравнение стандартного метаболизма для скворца массой 75 г имело вид: $SM=32{,}6-0{,}815\ T$ ккал/(птицу·сут) [17]. Лабораторные исследования потребления $O_2$ показали, что скворцы выдерживали температуру несколько выше +40 °С в течение 3 ч, но при температурах выше +30 °С тя-

жело дышали. При температурах ниже 0 °С у птиц отмечалась дрожь, но они успешно поддерживали тепловой баланс и увеличивали теплопродукцию и температуру тела [15]. Мы измеряли стандартный метаболизм у скворцов массой 82,7 г 25 января в 3 ч ночи при естественной температуре —30 °С; при этом $SM$=2,766 ккал/(птицу·ч) при $RQ$=0,73. Если принять нижнюю критическую температуру ($LCT$) за 17 °С [17], то подсчет $SM$ по уравнению отличался всего на 4 ккал, а если принять $LCT$=14 °С [18], то расчет по уравнению Кенди, В. Р. Дольника, В. М. Гаврилова почти совпадал с нашими опытными данными.

Мы исследовали энергетические потребности скворца при естественных температурах и фотопериодах в Екатеринбурге. Скармливали личинок мучного хруща (*Tenebrio molitor* L.) калорийностью 2,4 ккал/г. Калорийность экскретов птиц колебалась от 3,573 до 4,324 ккал/г сухой массы, и для нее не было отмечено связи с факторами среды и сезонами. Зимние измерения мы проводили ежедневно с 10 по 24 декабря, когда естественные температуры изменялись от —7 °С в начале до +2 °С в середине и до —20 °С в конце периода опытов. Энергетические затраты в декабре (табл. 1) имели общую тенденцию к увеличению при понижении температуры. Интересно, что при близких температурных ситуациях скворцы в ряде случаев по-разному решали вопрос успешного поддержания энергетического баланса. Так, при температуре +20 °С скворцы потребляли 106,42 ккал, выделяя с экскретами 19,68 ккал, тогда как при +1,6 °С им требовалось меньше энергии с пищей, но выделялось больше экскретов; к тому же они снижали коэффициент усвоения пищи (КУП), но калорийность экскретов была почти одинакова. При —3 и —5 °С наблюдались одинаковые КУП, но различалась калорийность экскретов. Данные таблицы свидетельствуют, что скворцы способны различными способами поддерживать энергетический баланс, а это говорит о хороших адаптивных способностях вида. Вариабельность величин энергий при близких температурах, видимо, связана с процессами акклиматизации к факторам среды. КУП у наших скворцов был значительно выше, чем у птиц, изучавшихся в Британской Колумбии [15]. Учитывая климатические различия районов исследований, можно было бы предположить адаптивное значение высоких КУП к низким температурам Урала, однако и в июле у наших скворцов КУП был выше на 37 %. Это, видимо, следствие потребления высококалорийного корма — личинок мучного хруща.

Харт [13] проводил эксперименты по метаболизму скворцов при температуре —70 °С, которая для этого вида при измерениях в течение часа не была летальной. Этот же исследователь измерял метаболизм скворцов в дневное время в затемненной камере при температурах —65 и +38 °С. Его данные, получен-

Таблица 1

**Поступление и усвоение энергии с пищей при различных температурах, ккал/(птицу·сут)**

| *T*, °C | *GE* | *ME* | *EXC* | Калорийность сухих экскретов, ккал/г | КУП, % |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Июль | | |
| +20 | 106,42 | 86,74 | 19,68 | 3817 | 0,82 |
| +16 | 95,00 | 72,06 | 22,94 | 3791 | 0,76 |
| | | | Декабрь | | |
| +2 | 82,08 | 66,42 | 15,66 | 3939 | 0,81 |
| —1 | 84,00 | 63,31 | 20,69 | 4741 | 0,76 |
| —3 | 92,67 | 75,73 | 16,94 | 3573 | 0,82 |
| —5 | 80,40 | 65,70 | 14,70 | 4324 | 0,82 |
| —7 | 68,76 | 56,65 | 12,11 | 4324 | 0,82 |
| —10 | 73,44 | 56,35 | 17,09 | 3885 | 0,77 |
| —12 | 80,64 | 68,37 | 12,27 | 3774 | 0,84 |
| —15 | 79,68 | 64,86 | 14,82 | 3885 | 0,81 |
| —17 | 86,16 | 70,21 | 15,95 | 3774 | 0,82 |
| —19 | 91,20 | 76,44 | 14,76 | 3885 | 0,84 |
| —20 | 97,60 | 80,25 | 17,35 | 3885 | 0,82 |
| | | | Февраль | | |
| —8 | 47,20 | 39,03 | 8,16 | 3882 | 0,83 |

Примечание. Виды энергии: *GE* — большая, *ME* — метаболизированная, *EXC* — экскреторная.

Таблица 2

**Дыхательная активность тканей скворца ($Q_{10}$, мкл/ч) на 1 мг сухой ткани [5]**

| Сезон года | Грудная мышца | Сердце | Печень |
|---|---|---|---|
| Лето . . . . . | 11,7±0,3 | 11,6±0,2 | 6,5±0,16 |
| Зима . . . . . | 14,44±0,52 | 14,97±0,64 | 10,47±0,52 |
| Зима (увеличение) . . . | 29,3 | 28,4 | 61,6 |

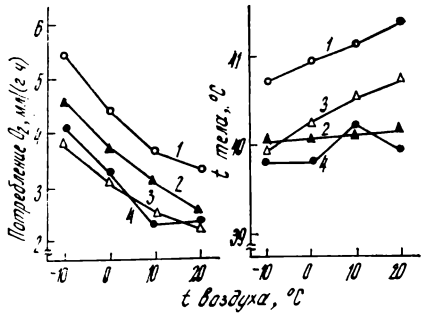



Рис. 5. Потребление кислорода и температура тела у скворцов в разное время года в зависимости от внешней температуры [1].
*1* — летом, *2* — весной, *3* — осенью, *4* — зимой

ные при +38 и +30 °С [13], соответствовали данным [15] для температур +40 и +30 °С. Показатели метаболизма скворцов, полученные другим исследователем [7] в конце дня — начале вечера при температурах +2 —4 и +24 —30 °С, были близки к данным [15] при температуре +24 —30 °С, но отличались при +2 —4 °С. Линия температурной зависимости потребления $O_2$ показана на рис. 4. Дыхательные коэффициенты ($RQ$), определенные при температурах —20 и +20 °С, были 0,74±0,07 и 0,73±0,06 соответственно. Дрожь наблюдалась только при температурах ниже 0 °С. Изучение сезонных изменений потребления $O_2$ показало превышение летнего уровня над зимним (рис. 5) на 40 % [1]. При этом уравнения регрессии для потребления кислорода соответственно зимой и летом следующие: $y = 3{,}15 + (-0{,}535\,x)$, $y = 4{,}43 + (-0{,}527\,x)$, где $y$ — потребление $O_2$, мг/(г·ч), $x$ — внешняя температура, °С. Дыхательный коэффициент ($RQ$) колебался от 0,70 до 0,75. Однако с учетом сезонной акклиматизации фактическое превышение зимнего уровня (—10 °С) над летним (+20 °С) составляло всего 15 %. В зимний период тканевое дыхание печени, сердца и большой грудной мышцы скворца интенсивнее, чем летом (табл. 2).

Определение теплозащитного слоя оперения на свежих трупах скворцов показало, что теплопроводность оперения скворца $L = 6{,}2 \pm 0{,}50 \times 10^{-2}$ кал/(г·ч·°С·см²) [15]. Это количество тепла, сохраняемое 1 г перьев на 1 см² поверхности в течение 1 ч на каждый градус температурного градиента ($t_b - t_a$).

Температура тела скворцов на протяжении годового цикла незначительно изменяется от 39,8 до 41,3 °С, наибольшая отмечена в зимний период [1]. Однако на температуру тела, видимо, влияет сезонная акклиматизация, так как измерения температуры у скворцов в ночное время показали ее зависимость от температуры среды (рис. 5, 6). Высокие физиологические нагрузки увеличивают температуру тела. Так, за 22 мин полета при +35 °С температура тела возросла на 6,8 °С по сравнению с начальной — 40 °С. В указанных опытах [15] при определении температуры тела скворцов была сделана попытка экстраполировать кривую метаболизма через подсчитанную нижнюю критическую температуру ($LCT$), что ранее проводилось [18] у скворцов с $LCT = 14{,}70$ °С при температуре тела 40,66 °С,

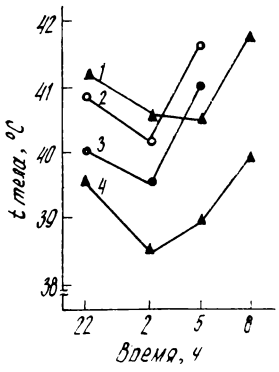



Рис. 6. Сезонные изменения температуры тела у скворцов в ночное время [1].
*1* — зимой при —20 °С, *2* — летом при +20 °С, *3* — летом при +10 °С, *4* — зимой при —10 °С

а минимальная скорость метаболизма в покое была 12,6 кал/(г·ч) (см. рис. 4). Температура тела птиц при выдерживании их в течение 3 ч при температуре +40 °С поднималась на 2,5 °С. Однако в естественных условиях для поддержания оптимальной температуры тела скворцы используют различные экологические ниши. Особенно большое значение имеет выбор места ночевок. В послегнездовое время и на зимовках скворцы образуют коллективные ночевки в густых кронах деревьев, зарослях тростника и других защищенных от ветра местах. В таких укрытиях температура воздуха может быть на 5—8 °С выше, чем на прилежащей территории. Роль подобного терморегуляционного поведения птиц особенно эффективна во время продолжительных холодных зимних ночей. Однако скворец способен поддерживать нормальную температуру тела при отрицательных температурах среды, но не может добывать пищу при замерзшей земле. Поэтому он не может жить при низких температурах, так как ежедневный отрицательный баланс приводит к летальному падению массы тела [3].

В экспериментальных условиях среды скворцы способны выживать при низких температурах, так как вместительный пищеварительный тракт и достаточно быстрое прохождение по нему пищи обеспечивают птицу необходимым количеством энергии в течение всего года. В наших опытах в декабре в Екатеринбурге при естественных низких температурах (до —45 °С) и продолжительности дня 7 ч скворцы успешно поддерживали свой энергетический баланс, поедая за один раз до 40 личинок мучных хрущей общей массой до 8 г. Максимальное наполнение пищеварительного тракта перед сном позволяет скворцам часть длинной холодной зимней ночи поддерживать благоприятный энергетический баланс за счет съеденной пищи. В экспериментах, проведенных 3—7 января при температуре —20 °С, наибольшее количество экскретов скворцы выделяли в первые 5 ч после засыпания, меньшее — в течение всей ночи, и их количество несколько увеличивалось за 2 ч до пробуждения.

Рассмотренные особенности энергетики скворца свидетельствуют о высоких адаптивных возможностях вида. Способность успешного переживания в различных условиях существования, видимо, поддерживается прежде всего экологическими адапта-

циями. В пользу того, что скворец является достаточно совершенной «энергетической машиной» для переживания условий существования, говорят следующие параметры энергетики вида: незначительные колебания массы тела в течение года, в том числе и при экспериментах при низких температурах, низкие вариации изменений большой, экскреторной и метаболизированной энергии, небольшой угол наклона терморегуляционной кривой и практическое отсутствие различий в кривых химической терморегуляции в покое при одночасовой экспозиции в дневное время при температурах от +30° до —60 °С.

### Фотопериодические адаптации

Исследования роли циркадных механизмов в фотопериодическом индуцировании гонад скворца показали, что рост гонад стимулируется циклами света и темноты, периодичность которых равна или кратна 24 ч [10]. Результаты этих экспериментов находятся в соответствии с гипотезой Бюннинга о фотопериодическом измерении времени, но не исключают наличие и других циркадных моделей. Наряду с эндогенными цирканными (окологодовыми) ритмами функционируют эндогенные циркадные (суточные) ритмы, которые вовлекаются в контроль репродуктивного цикла скворцов.

В отличие от других птиц умеренных широт, у скворцов гонады увеличиваются не с наступлением длинного светового дня, а гораздо раньше [12]. Исследования самцов показали, что семенники не увеличиваются в размерах при небольшом увеличении фотопериода, их развитие начинается при постоянной, хотя и мало отличающейся от минимальной, длине светового дня. Способность реагировать на короткий фотопериод растет с ходом весны, что объясняется спонтанным повышением фоточувствительности и предшествующей экспозицией [12]. Величина гонад и окраска клюва изменяются в течение года и коррелируют с репродуктивной активностью весной, осенью эта связь менее выражена. При совместном содержании птиц обоего пола репродуктивная активность восстанавливалась сразу же после линьки и к ноябрю достигала максимума, составляя 7 мес в году [9]. Это, возможно, связано с эндогенной осенней готовностью самцов к восприятию исходящего от самок экзогенного стимулирования.

Сперматогенез скворца может быть продлен за счет дополнительного освещения [21]. Содержание птиц с конца ноября в условиях ежедневного 11-часового фотопериода провоцировало увеличение семенников до максимальной величины на 2 мес раньше, чем у контрольных птиц в природе, тогда как у содержавшихся в условиях 10,5-часового освещения с конца декабря или 11-часового фотопериода со второй половины января увеличение семенников отмечено за месяц до природного

срока. В таких условиях сперматогенез большинства подопытных птиц был продлен до 15 мес, а контрольные особи за то же время дважды проходили 6-месячный период полового покоя, выражавшийся в прекращении сперматогенеза и уменьшении размеров семенников [21]. В этих опытах 25 % скворцов проявили частичную инволюцию семенников, совпадавшую по времени с таковой в природе, но при этом сохранилось увеличение размеров желез и наблюдались вспышки их активности.

Изучали влияние изменения длины фотопериода на половую систему скворцов, содержавшихся в декабре при 9Д15Т. Одной группе птиц постепенно увеличивали световой день до 15 ч, а другой уменьшали до 3 ч. Развитие семенников оценивали по изменению их размеров и гистологической структуры. Обнаружено, что у скворцов второй группы развитие семенников начиналось раньше и кончалось позднее, чем у птиц первой. Эти и другие данные, полученные авторами [22] ранее, свидетельствуют, что сезонное развитие семенников у скворцов в природе определяется не удлинением светового дня, а эндогенными цирканными ритмами организма.

Сперматогенез и рост семенников у скворцов не обязательно индуцируются фотопериодом [20]. Изучали сперматогенез в четырех сериях экспериментов на взрослых птицах, пойманных молодыми в Калифорнии и около года содержавшихся в неволе при фотопериоде, соответствующем 38° с. ш. В первой серии опытов 14 взрослых скворцов 21 декабря были помещены в условия фотопериода 14Д10Т и после начала репродуктивного цикла переведены в условия полной темноты на 188 дней. Во второй серии опытов 11 птиц с 21 июля по 13 сентября содержали при постоянном свете, а затем на 141-й день перевели в постоянную темноту. Содержавшихся при естественном для 38° с. ш. фотопериоде 14 птиц 13 сентября (продолжительность дня в это время 12,5 ч) перевели в постоянную темноту на 141-й день. В четвертой серии опытов три группы птиц перед помещением в полную темноту содержали при фотопериоде 12Д12Т 45, 90 и 135 дней. Увеличивающийся после зимнего солнцестояния естественный фотопериод приводил к экологически правильной корректировке хронологии годового репродуктивного цикла, но скворцы, содержавшиеся в отсутствие фотостимуляции, проходили стадию роста семенников с полным развитием сперматогенеза [20]. Эти исследования показали, что на скорость роста семенников у скворцов, содержавшихся в полной темноте, влиял предыдущий фотопериодический цикл. Птицы, содержавшиеся при естественном фотопериоде и переведенные в темноту 13 сентября, требовали для развития нормального сперматогенеза заметно меньше времени, чем птицы в остальных трех группах. Полный сперматогенез у птиц, содержавшихся при 14-часовом световом дне, достигался после значительно более длительного пребывания в темноте, чем у

всех других групп. Вариации в длительности содержания при 12Д12Т до перевода в темноту не изменяли скорости роста семенников и развития сперматогенеза. Следует предположить, что фотопериодические условия, которым подвергали птиц до перевода в темноту, могли изменять характеристики циркадных осцилляций, наблюдаемых в отсутствие фотопериодического стимула [20]. Это изменяло скорость репродуктивного ответа посредством изменения гормональной секреции гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной оси.

Изучение влияния гонадотропных гормонов на агрессивное поведение скворцов показало, что инъекция гонадотропных гормонов гипофиза вызывала доминирование особей [20]. Исследуя зависимость агрессивного поведения самцов в весенний и осенний периоды, определяли отношения доминирования между птицами до и после инъекции 500—1000 лютеннизирующего гормона. В парах кастрат — нормальный самец до инъекции обычно доминирует кастрат, что объясняют повышенной гонадотропной активностью их гипофиза. Через 15 мин после инъекции подчиненным птицам гормона доминирование переходит к ним. Из двух самцов, инъецированного и неинъецированного, в большинстве случаев доминирует первый [19].

Эндокринная регуляция роста и функции семенных клубочков скворцов зависят от возраста птиц [14]. Исследовали семенники и семенные клубочки — дистальный отдел семявыносящего протока — у взрослых и молодых скворцов в разное время года. Масса семенников и семенных клубочков у молодых скворцов в 2 раза меньше, чем у взрослых. Это наблюдалось даже в том случае, если молодые птицы уже спаривались. В семенных клубочках сперма накапливалась, если они достигали массы 40 мг у молодых птиц и 80 мг — у взрослых. У кастрированных скворцов разного возраста реакция семенных клубочков на введение одинаковых доз тестостерона была различная: у молодых скворцов максимальная масса семенных клубочков достигала 40 мг, а у взрослых — 80 мг. Масса семенных клубочков была такая же, как у интактных птиц, у которых сперма впервые поступала из семенников в семенные клубочки [14].

Пинеалэктомия или холостая операция у скворцов в феврале с последующим содержанием в течение 16 мес на фотопериоде 12Д12Т при температуре +18 °С вызывали прогрессивное развитие семенников, а затем их регрессию и линьку. У птиц, подвергавшихся пинеалэктомии, регрессия семенников протекала раньше и быстрее, чем у птиц после холостой операции. После периода покоя у холостых птиц начинался второй цикл прогрессивного развития семенников, которого у пинеалэктомированных не наблюдалось. Особенности поведения пинеалэктомированных скворцов соответствуют реакции птиц на фотопериод 13Д11Т, свидетельствуя об изменении под влиянием пинеалэк-

томии соотношения между циркадными ритмами в организме и пусковым свето-темным циклом внешней среды [11]. В начальный период исследований [8] в Англии проводили опыты с самцами скворцов в весеннее время. Установлено, что наибольшая длительность (до 24 ч) «дневного» освещения быстро вызывала начало развития семенников, а затем также быстро подавляла этот процесс. У птиц, содержавшихся весной в условиях зимнего дня (10,5—8,5 ч), развитие семенников сильно замедлялось или совсем приостанавливалось. Только чередование периодов освещения и темноты при примерно равной их продолжительности благоприятствовало развитию семенников [8].

Популяционные сравнения развития гонад скворца на юго-западе ФРГ и в Дании показали, что скорость развития гонад и период сперматогенеза у них различаются [6]. Гонады достигали максимальных размеров после окончания миграции на месте гнездования. Задержка в развитии гонад наблюдалась при запоздалом прилете. Чем позднее мигрирует популяция, тем позже у птиц развиваются гонады, а максимальный объем семенников и продолжительность гаметогенеза уменьшаются [6]. Экспериментальное лишение птиц возможности мигрировать приводило к такому же результату, что свидетельствовало о генетически закрепленной эндогенной программе у каждой популяции.

Приведенные опыты свидетельствуют о наличии автономных годовых ритмов, определяющих сезонное проявление полового цикла у скворца.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Давыдов А. Ф. Сезонные изменения энергетического обмена и терморегуляции у скворца *Sturnus vulgaris* // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 1972. Т. 8, № 2. С. 203—205.

2. Постников С. Н. Вес тела и способности к поддержанию энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Биологические проблемы Севера. Ч. 1. Якутск, 1974. С. 188—192.

3. Постников С. Н. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 3 С. 402—407.

4. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 80—126.

5. Рашевская Д. А., Давыдов А. Ф. Сезонные изменения тканевого дыхания и энергетического обмена у некоторых видов птиц // Физиол. журн. СССР. 1972. Т. 58, № 5. С. 779—783.

6. Berthold P. Über Populationsunterschiede im gonadenzyklus europaischer *Sturnus vulgaris, Fringilla coelebs, Erithacus rubecula* und *Phylloscopus collybita* und deren Ursachen // Zool. Jahrb. 1969. Bd 96, N 4. S. 491—557.

7. Brenner F. J. Energy flow in two breeding populations of redwinded blackbirds // Amer. Midland Naturalist. 1968. Vol. 79, N 2.

8. Burger J. The effects of photic and psychic stimuli on the reproductive cycle of the male starir, *Sturnus vulgaris* // J. Exptl. Zool. 1953. Vol. 124, N 2. P. 227—239.

9. Gwinner E. Die circannuale Periodik des Fortpflanzungsaktivität beim Star *(Sturnus vulgaris)* unter dem Einfluss gleich und andersgeschlechtiger Artgenossen // ZS. Tierpsychol. 1975. Bd 38, N 1. S. 34—43.

10. Gwinner E., Eriksson L-O. Circadine Rhythmik und photoperiodische Zeitmessung beim Star *(Sturnus vulgaris)* // J. Ornithol. 1977. Bd 118, N 1. S. 60—67.

11. Gwinner E., Dittami J. Pinealectomy affects the circannual testicular rhythm in European Starings *(Sturnus vulgaris)* // J. Comp. Physiol. 1980. Vol. 136, N 4. P. 345—348.

12. Gwinner E., Gänshirt G. Testicular development in european star lings in early spring. Response to short of increasing daylength // Naturwissenschaften. 1982. Bd 69, N 11. S. 555—557.

13. Hart J. S. Seasonal acclimatization in four species of small wild birds // Physiol. Zool. 1962. Vol. 35. P. 224—236.

14. Hilton F. K. Endocrine control of seminalglomus growth and function in starlings of different ages // Physiol. Zool. 1968. Vol. 41, N 3. P. 364—370.

15. Johnson S. R., Cowan L. M. The energy cycle and thermal tolerance of the starlings *(Aves, Sturnidae)* in North America // Can. J. Zool. 1975. Vol. 53, N 1. P. 55—68.

16. Kendeigh S. C. Energy requirements for existence in relation to size of bird // Condor. 1970. Vol. 72. P. 60—65.

17. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystems. International Biological Programme. Cambridge, 1977. Vol. 12. P. 125—204.

18. Kleiber M. The fire of life. An introduction to animal energetics. N. Y.: John Wiley and Sons, 1961. 237 P.

19. Mathewson S. P. Gonadotrophic hormones effect aggressive behavior in starlinges // Science. 1961. Vol. 134, N 3489. P. 1522—1523.

20. Rutledge J. T. The non-photic induction of spermatogenic development in European starlings // Int. J. Biometeorol. 1980. Vol. 24, N 1. P. 77—81.

21. Schwab R. G. Lightinduced prolongation of spermatogenesis in the *European starlings, Sturnus vulgaris* / Condor. 1970. Vol. 72, N 4. P. 466—470.

22. Schwab R. G., Rutledge J. T. Photophase and testicular recrudesce in *European starlings* // Condor. 1978. Vol. 81, N 3. P. 265—268.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ · 1993

*Н. А. НАХОДКИН*

# ДИНАМИКА МАССЫ ТЕЛА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ПОДДЕРЖАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА У ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Уникальные особенности резко континентального климата Центральной Якутии позволяют провести сравнительное изучение адаптаций организмов в широком диапазоне ведущих факторов среды (температуры и фотопериода). По мнению известного советского физиолога А. Д. Слонима [52], не будет преувеличением считать, что температурный диапазон жизни высших организмов около 100 °С. В Центральной Якутии годовой диапазон естественных температур составляет более 100 °С. Особый интерес представляют оседлые мелкие воробьиные птицы. Высокий уровень обмена веществ по сравнению с равными по размерам млекопитающими, меньшая степень использования микроклиматических особенностей убежищ выделяют их как удобную модель для изучения адаптаций организмов к условиям среды. Необходимость такого рода исследований отмечалась неоднократно [14, 46].

Способность мелких птиц существовать в столь суровых зимних условиях поражала первых исследователей Восточной Сибири. Академик А. Ф. Миддендорф еще в прошлом столетии отметил необходимость физико-физиологического изучения приспособлений птиц к холоду. В его фундаментальном труде «Путешествие на север и восток Сибири» [35] имеется специальная глава «Сохранение теплоты в сибирских животных». В связи с современным интенсивным освоением районов Крайнего Севера актуальность познания адаптаций животных к экстремальным условиям неизмеримо возросла. С развитием и становлением эколого-физиологических исследований птиц неоднократно поднимался вопрос о разработке данной проблемы с использованием в качестве модельных объектов мелких воробьиных птиц в условиях с контрастным климатом [14, 46, 53]. Несмотря на уникальные климатические условия и наличие удобных модельных объектов, подобные исследования птиц в Центральной Якутии не проводились. Крайне низкие температуры и недостаточ-

ность материальной базы ограничивали проведение зимних наблюдений. Первые орнитологические наблюдения в Центральной Якутии вели в основном в теплое время года [9, 10, 25] и решали вопросы эколого-фаунистического плана. Специальные работы, посвященные зимней орнитофауне, появились только в конце 50-х годов [33]. К настоящему времени усилиями орнитологов Якутского университета и Института биологии ЯФ СО АН СССР установлен и значительно расширен (до 48) видовой состав зимующих птиц [31, 32, 50, 51]. Экологические адаптации птиц к зиме рассмотрены в ряде работ [23, 24, 54], но эколого-физиологические исследования птиц в Центральной Якутии фрагментарны. Имеются две небольшие работы по морфофизиологическим показателям воробьиных птиц [7, 49]. В последней обсуждаются индексы сердца и печени у якутских популяций домовых и полевых воробьев, но, к сожалению, не указана масса тела самих птиц. Одна работа посвящена содержанию витаминов А и С в органах у птиц [8]. Развитие эколого-физиологических исследований млекопитающих Якутии позволило с 1980 г. приступить к экспериментальным работам с зимующими воробьиными птицами [36—38]. История развития орнитологических исследований в Центральной Якутии в общем отражает последовательность изучения адаптаций птиц к северным широтам. Довольно много работ посвящено вопросам приспособления птиц к условиям Севера [13, 56, 57]. Суммарное представление о путях адаптации птиц, совокупности биохимических превращений в организме дает исследование энергетических затрат. Проблема сохранения энергетического баланса организма как основы адаптации впервые была сформулирована Н. И. Калабуховым [27]. В настоящее время отечественные эколого-физиологические исследования птиц, включая и биоэнергетические аспекты, получили широкое развитие [11, 15, 19, 21, 58—61].

Одной из обычных и доступных измерению характеристик животных является масса тела. У птиц — это важнейшая величина, определяющая возможность полета, верхний предел которого строго контролируется его энергетикой [16, 28]. Масса птиц, несмотря на наличие годовых циклов, в одном и том же физиологическом состоянии сохраняется постоянной с высокой степенью точности, что позволяет рассматривать ее как один из важных показателей поддержания энергетического баланса [42, 45, 47, 62].

Влияние ведущих факторов среды на массу тела и составляющие ее компоненты обсуждалось неоднократно [37—39, 41—47, 64, 65]. В пределах адекватных виду температур увеличение массы тела происходит в основном за счет роста жировых резервов [41, 47], но не всегда может служить точным критерием изменения жирности, так как параллельно может изменяться масса и других составляющих [3—17].

## РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА. МЕСТО РАБОТЫ

Центральная Якутия расположена на территории Центральноякутской низменности и прилегающих к ней частей Среднесибирского плоскогорья. Удаленность от моря, окружение со всех сторон горами и возвышенностями обусловливают уникальные климатические особенности. Естественная амплитуда температур здесь составляет [12] 103,2 °С, от +38,8 °С до —64,4 °С (рис. 1). На широте Якутска (62° с. ш.) очень большой диапазон изменений фотопериода: от белых ночей летом до 5-часового светового дня в декабре. По количеству осадков за год Центральная Якутия приближается к полупустынным районам Казахстана (250—300 мм), а в весенне-летний период по интенсивности солнечной радиации (115,4 ккал/см$^2$) не уступает Ташкенту. Наибольший интерес для экологов представляют крайне низкие зимние температуры, так как Центральная Якутия находится в непосредственной близости от полюса холода. Зимние температуры здесь ниже, чем в более северных широтах. Среднемесячная температура зимы в Якутске —43,7 °С, а в с. Чурапча —45,2 °С.

Решающее значение в жизни животных имеют конкретные микроклиматические условия. Исследования сотрудников Института мерзлотоведения СО АН СССР в Центральной Якутии показали, что температура на поверхности снега при ясной погоде на 8—10 °С ниже температуры воздуха [40]. Следовательно, фактические минимальные температуры, с которыми встречаются зимующие птицы (при поисках пищи, кормежке), могут быть ниже —70 °С.

В течение 1980—1987 гг. в Якутске (62° с. ш.) изучались годовые циклы биоэнергетических приспособлений у пяти видов воробьиных птиц, способных зимовать в условиях Центральной Якутии: полевого воробья *Passer montanus* L., домового воробья *Passer domesticus* L., чечетки *Acanthis flammea* L., снегиря *Pyrrhula pyrrhyla* L. и пуночки *Plectrophenax nivalis* L. Выбор видов определялся их экологическими особенностями. Полевые и домовые воробьи — оседлые синантропные виды. В Якутии появились в прошлом столетии с развитием крупных населенных пунктов. Чечетки и снегири весной и осенью совершают миграции, но регулярно встречаются и в течение всей зимы. Пуночка — единственный представитель воробьиных птиц, достигающий Северного полюса, тем не менее в Якутии зимует не каждый год.

Птиц отлавливали в осенне-зимний период тайником и автоматическими ловушками [39]. В течение периода работы птиц по 10—15 особей каждого вида содержали в четырех уличных вольерах размерами от 1,5×5,0×2,0 м до 3,5×2,5×2,0 м. В вольерах, укрытых от ветра и частично от осадков, не было

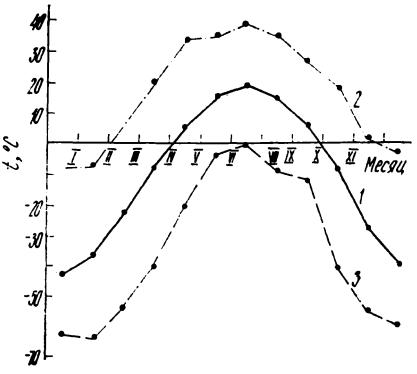



Рис. 1. Годовой ход температуры воздуха в Якутске.
*1* — среднемесячная, *2* — абс. максимальная, *3* — абс. минимальная

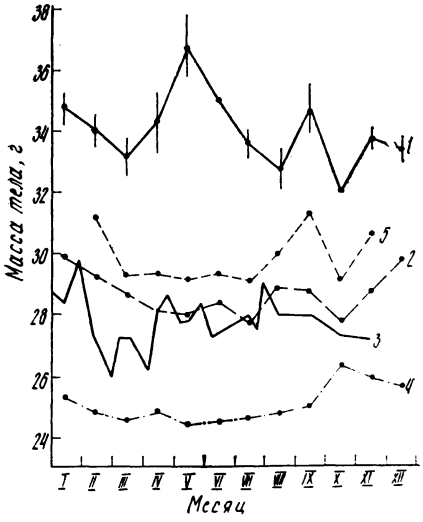



Рис. 2. Масса тела домовых воробьев в различных районах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Польша [68], *3* — Прибалтика [17], *4* — Германия [70], *5* — Москва [26]

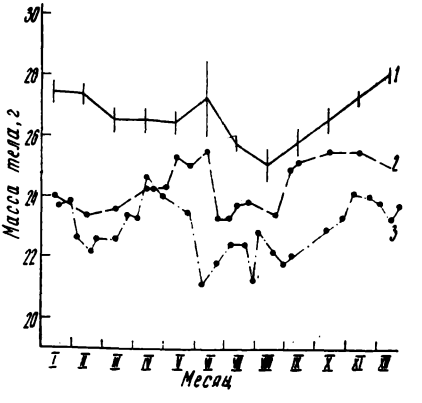



Рис. 3. Годовой цикл утренней массы тела полевых воробьев в разных регионах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Ленинградская обл. (измерения проведены в дневное время) [39], *3* — Прибалтика [17]

теплых укрытий. Птицы подвергались непосредственному воздействию всего диапазона естественных температур и фотопериодов, характерных для резко континентального климата.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Географическая изменчивость.** Внутривидовая изменчивость массы птицы связана с вариабельностью размеров и особенностями физиологических адаптаций представителей разных географических популяций к сезонным изменениям среды [64, 65]. Поэтому изучение закономерностей динамики массы служит одним из критериев при исследовании эколого-физиологических адаптаций представителей одного вида в условиях разных ландшафтно-географических зон всего ареала [39]. Особый интерес вызывает сравнение динамики массы якутских популяций синантропных видов — полевого и домового воробьев. Эти виды относительно недавно проникли на территорию Центральной Якутии. Р. К. Маак [34] и А. И. Аргентов (цит. по: [9]) отмечали, что домовый воробей начал оставаться на зимовку в Якутске лишь в 1850—1853 гг. В это же время домовый воробей был завезен в Северную Америку (1852 г.) и на Гавайские острова (1870 г.). В настоящее время домовый воробей очень широко расселился в Северной Америке и занимает значительно больший ареал, чем полевой воробей [63]. Исследование этих популяций домовых воробьев выявило некоторые признаки, уже сейчас отличающие их от исходной; ранее систематики считали, что для этого нужно не менее 4 тыс. лет [39]. В Якутии подобные исследования не проводили. Тем не менее у местных популяций воробьев можно отметить определенные географические особенности. Как полевые, так и домовые воробьи якутской популяции достаточно уверенно переносят зимние температуры ниже —50 °С. В других популяциях нижняя летальная температура значительно выше. В Прибалтике у домовых воробьев она составляет —35 °С [22], исследования Брукса [65] показали у американских популяций домового воробья предел выживания —25 °С. Эти данные получены в климатических камерах, в природе предел должен быть ниже, так как птицы активно используют адаптивное поведение. Блем и Кенди (цит. по: [45]), изучая биоэнергетику домового воробья в различных точках США, установили, что нижняя летальная температура коррелирует с самой низкой среднемесячной температурой (—17,4 °С ... —21,9 °С), причем ее изменчивость ниже у северных популяций. По мнению Блема, это отражает генетические различия популяций в холодоустойчивости. Согласно этому предположению, у якутской популяции домового воробья нижняя летальная температура должна быть близкой к среднеянварской (—43 °С), но птицы

выживали и при значительно более низких температурах — до —59 °С. Максимальный годовой диапазон изменений утренней массы тела домовых воробьев в якутской популяции составлял 4,0 г, в прибалтийской — 2,4 г [17] и в Польше — 2,27 г. [68].

Масса тела домовых воробьев якутской популяции — наибольшая в целом для вида (рис. 2). Причем наши данные объединяют результаты только утренних взвешиваний птиц — наименьших в течение суток. Кроме того, при содержании птиц в вольере масса нежирной части тела обычно ниже, чем в естественных условиях [19]. Несмотря на сезонные изменения, масса якутских домовых воробьев значительно больше в течение всего года.

Якутский подвид полевых воробьев отличается от номинального более крупными размерами [39]. Большая масса тела сохранялась у птиц и при содержании их в Свердловске [45]. При похожести общего хода сезонных изменений масса якутских полевых воробьев зимой на 15 %, а летом на 10 % была больше, чем прибалтийских (рис. 3). Масса воробьев из Ленинградской области, взвешиваемых по мере отлова, т. е. не минимальная в сутки, была меньше во все сезоны года. В местах совместного обитания обоих видов домовый воробей может занимать более благоприятные места гнездования, это один из немногих видов мелких воробьиных птиц, способных выселить полевого воробья [63]. Домовые воробьи в Якутии распространены меньше, чем полевые. Первые встречаются в крупных населенных пунктах, особенно в зимнее время, тогда как вторые могут зимовать в небольших поселках, вплоть до отдельных построек. Так, в небольшом рыбацком пос. Кальвица Кобяйского района Якутской АССР, где имеется микропопуляция полевых воробьев, домовые воробьи не наблюдались. То же самое отмечалось в с. Тумул Усть-Алданского района. Список этот можно продолжить.

На полевом стационаре «Едяй» Института биологии ЯФ СО АН СССР, состоящем из одного жилого дома и нескольких вспомогательных помещений, зимой 1981/82 г. наблюдали две пары полевых воробьев. В летнее время отдельные особи домовых воробьев могут залетать довольно далеко на север. Так, в 1978 г. одинокого самца домового воробья наблюдали в пос. Берелях в Яно-Индигирской тундре [1]. В период гнездования домовые воробьи придерживаются населенных пунктов. В июле 1985 г. наблюдали гнездящуюся пару домовых воробьев в заброшенном и мало посещаемом пос. Кочегарово Олекминского района. Дом, где гнездились домовые воробьи, был оборудован для хранения зерна. Судя по количеству помета, здесь зимой постоянно кормились птицы.

Хорошую приспособленность местного подвида полевых воробьев можно проиллюстрировать теоретически. На основе многолетних исследований экологии полевых воробьев в Польше

была выведена формула их степени выживания в условиях суровой зимы [68]:

$$y = 146{,}912 - 0{,}609x_1 + 3{,}563x_2,$$

где $y$ — выживаемость, $x_1$ — число дней со снежным покровом более 10 см, $x_2$ — средняя температура этого периода. При введении в формулу данных о климатических условиях Центральной Якутии ($x_1 = 200$ дней, $x_2 = 27{,}3$ °С) получаем отрицательную величину, которая показывает, что польская популяция полевых воробьев не смогла бы существовать в Якутии.

Возможно, значительное превышение массы якутских популяций синантропных видов говорит о начальных этапах адаптации, когда приспособления достигаются за счет количественного увеличения энергетических ресурсов, в отличие от качественных изменений метаболизма. Тем не менее и лесные виды не избегают возможности иметь дополнительные энергетические ресурсы. Масса якутских снегирей зимой также выше, чем в других регионах (рис. 4). В летнее время она достигает сравнимых значений с массой снегирей разных популяций. Причем в регионах с довольно близким с Центральной Якутией фотопериодом — Финляндии и Прибалтике — основной причиной различий в массе, видимо, может быть разница в средних зимних температурах.

Несколько неожиданной оказалась годовая динамика массы тела чечеток. В течение всего года масса якутских птиц близка к массе чечеток в других районах (рис. 5). Сравнение этого параметра у чечеток из Прибалтики [17] и наших экземпляров показало сходную картину. В Прибалтике масса больше в период весенней миграции, а в Якутии — осенью. Это может быть связано с более близким расположением регионов к начальной стадии миграций.

**Сезонная динамика.** У каждого из исследуемых видов имелся характерный годовой цикл изменений утренней массы тела. Общим для всех было в той или иной мере увеличение массы в зимнее время. Зимнего увеличения массы тела обычно не отмечается у видов, которые мигрируют в более южные широты. У птиц, зимующих в умеренной зоне, разница между зимней и летней массой тела составляет 10—12 %; у птиц, зимующих в высоких широтах, отмечается наибольшее увеличение массы зимой — 15—20 % [19]. У пуночек зимнее (37,6 г) превышение массы тела над летним (32,3 г) достигало 17 %, у полевых воробьев (28,0 и 25,0 г) — 12 %, у снегирей (39,8 и 29,3 г) — 26 %, у чечеток (15,5 и 13,3 г) — 14,2 %. Домовые воробьи при коротком световом дне в декабре имели массу тела такую же, как летом, или несколько меньшую, в январе она увеличивалась на 5 %. Меньшее превышение зимней массы тела воробьев, чем у других видов, связано с их зимовками в населенных пунктах. Наиболее простые изменения массы тела отмечались у полевых

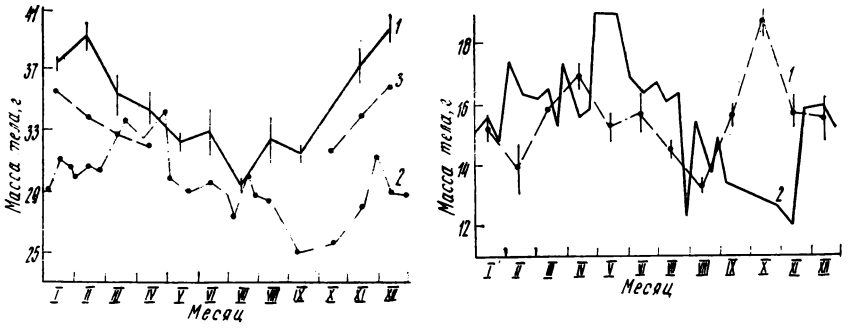



Рис. 4. Годовой цикл утренней массы тела снегирей в разных регионах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Прибалтика, 55°12′ [17], *3* — юго-запад Финляндии, 60°26′ (измерения проведены в дневное время) [31]

Рис. 5. Годовой цикл утренней массы тела чечеток в разных регионах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Прибалтика [17]

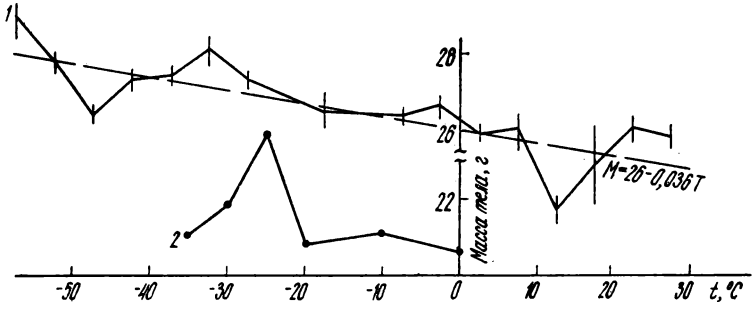
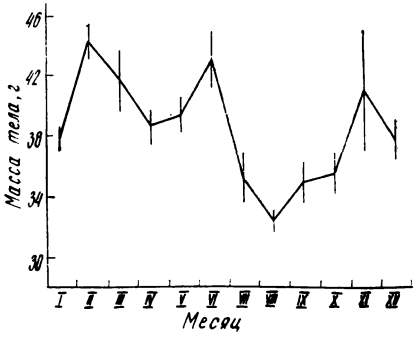



Рис. 6. Утренняя масса тела полевых воробьев при разных температурах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Средний Урал [47]

Рис. 7. Годовой цикл утренней массы тела пуночек в Центральной Якутии



воробьев. В течение всего зимнего периода масса тела имела очень высокие для вида значения: 27,5—28 г (рис. 6). Причем наибольшая масса была в декабре, когда крайне низкие температуры сочетаются с коротким световым днем. Максимальная масса тела полевого воробья в вечернее время с набитым кормом пищеварительным трактом составляла 36,6 г. По мере повышения температуры среды и удлинения светового времени масса полевых воробьев постепенно уменьшалась к весне и в марте составляла 26,5 г. С марта до мая масса тела оставалась на одном уровне. Нужно отметить, что какого-либо миграционного ожирения не наблюдалось, перезимовавшие в Якутске воробьи, видимо, весной не мигрируют. Некоторое увеличение массы тела до 27,3 г отмечалось в июне — в разгар гнездового периода. Затем, в июле и августе, когда птицы интенсивно линяли, масса тела снижалась до 25,0 г — это минимальное в году значение. С августа до декабря масса воробьев постепенно увеличивалась.

Масса тела у домовых воробьев в течение года изменялась несколько по-другому (см. рис. 2, 8). Максимальная зимняя масса (34,6 г) отмечалась в январе, а минимальная — в декабре (33,5 г). Необходимо отметить, что среднеянварские температуры (—43 °С) ниже декабрьских (—37 °С), но световой день незначительно продолжительнее (менее чем на 1 ч). С января до марта масса тела уменьшалась до 33,2 г, а затем в апреле и мае резко увеличивалась до 36,8 г. Майская масса тела домовых воробьев — максимальная в году; кроме того, май — период размножения. Ко времени линьки в июле — августе масса тела уменьшалась до 33 г. В сентябре, когда отмечались наибольшие отрицательные температуры, она возрастала до 34,8 г и затем медленно снижалась к декабрю.

У снегирей динамика массы тела в течение года близка к таковой полевых воробьев (см. рис. 4), что указывает на преимущественно оседлый характер снегирей. Так как птиц отлавливали осенью (октябрь — ноябрь) и в течение зимы, мы затруднялись отнести их к какой-либо конкретной популяции. Схожесть изменений массы тела снегирей и полевых воробьев заключается в следующем: максимальных значений масса тела достигает в декабре у обоих видов (у снегирей она составляла 39,8 г) с постепенным снижением ее к весне и повышением — осенью. В летнее время увеличение массы до 33 г у снегирей приходилось на период размножения, а минимальные значения — 29,3 г — отмечались во время линьки. В отличие от воробьев у снегирей очень большой диапазон изменений массы — от 39,8 г в декабре до 29,3 г в июле, т. е. более 10 г, тогда как у полевого воробья всего около 3 г.

Чечетки и пуночки являются дальними мигрантами, характер изменений массы тела у них близок, но имеются и различия (см. рис. 5, 7). Пуночки начинали увеличивать массу тела с февраля, а у чечеток она в это время была даже меньше, чем в

середине зимы. У пуночек весной в течение 3 мес масса тела была больше, чем зимой. В течение года имеются три пика массы тела. Весной из-за растянутости сроков миграций масса, не уменьшаясь, достигала летнего максимума — 42,8 г, который приходился на период размножения. Причина, видимо, в наложении окончания миграции на начало периода размножения. Опаздывающие мигранты имеют бóльшие жирность и массу тела [19]. В период интенсивной линьки пуночек в июле — августе масса тела уменьшалась до 32,3 г. В сентябре она опять начинала возрастать и к периоду осенней миграции достигала 42,0 г. После осенней миграции в ноябре масса снижалась до зимнего уровня — 37,6 г. У чечеток весной большая масса (16,9 г) отмечалась в апреле, когда у свободноживущих птиц происходит интенсивный пролет. К маю масса чечеток снижалась до 15,3 г, но в июне вновь повышалась — до 15,7 г. Период линьки и у чечеток связан с потерей массы тела (до 13,3 г). Осенний максимум достигался в октябре — 18,6 г, с ноября устанавливалась масса тела, равная 15,7 г, которая в течение зимы мало изменялась.

**Зависимость от температуры среды.** В работах С. Н. Постникова [41, 42, 45, 47] показано, что в умеренных широтах в пределах обычных для птиц температур среды зимняя масса тела тем больше, чем ниже температура. Сокращение долготы кормового дня и понижение температуры в комплексе увеличивают массу и жирность птиц [45]. Полученные нами данные об утренней массе птиц объединены в интервалы по 5°. Взвешивание птиц производили в течение всего года. Выявлена общая тенденция зависимости массы от температуры среды, имеющиеся отклонения можно объяснить различным физиологическим состоянием птиц. У полевых воробьев масса тела при температурах от +27,5 °С до +7,5 °С была одинакова — 26,0 г (см. рис. 6), при понижении температуры до —32,5 °С увеличивалась до 27,8 г. В диапазоне температур от —32,5 °С до —47 °С масса тела постоянна или незначительно снижается, но при температуре —52 °С отмечено максимальное значение — 28,4 г. Во всем сравниваемом диапазоне температур масса якутских полевых воробьев была значительно больше, чем на Среднем Урале [41]. Зависимость их массы можно выразить формулой:

$$M = 26 - 0{,}036T,$$

где $T$ — температура среды, °С. Линия регрессии рассчитана методом наименьших квадратов.

Масса тела домовых воробьев при положительных температурах (+27,5 °С ... +7,5 °С) была почти одинакова — 33,0—33,5 г (рис. 8); затем до 0 °С возрастала до 36,0 г и при понижении температуры уменьшалась. Масса домовых воробьев при температурах ниже 12,5 °С достигала минимального значения — около 33,0 г, при дальнейшем понижении температуры практи-

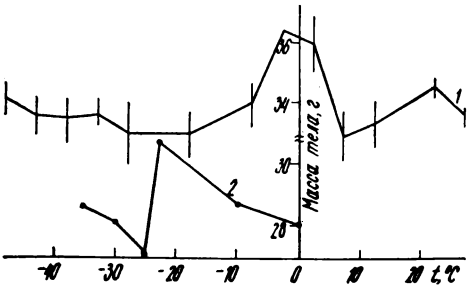



Рис. 8. Утренняя масса тела домовых воробьев при разных температурах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Средний Урал [47]

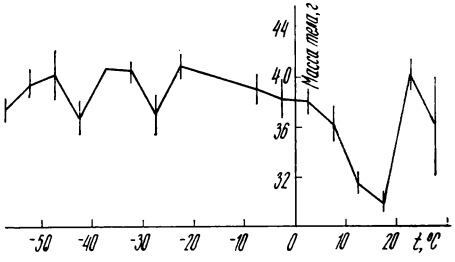



Рис. 9. Утренняя масса тела пуночек при разных температурах

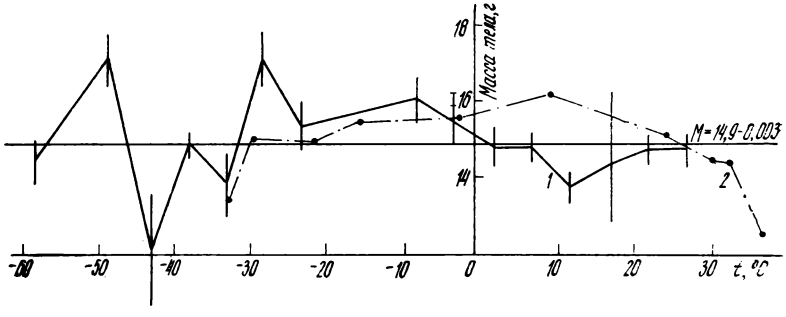



Рис. 10. Утренняя масса тела чечеток при разных температурах.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Аляска [65]

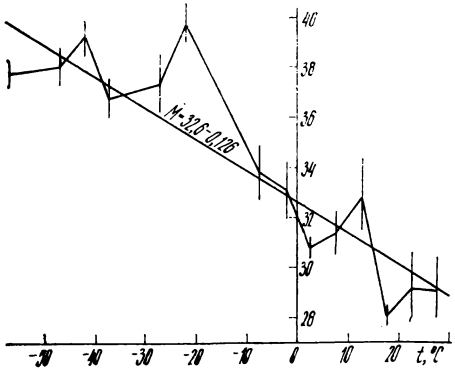



Рис. 11. Утренняя масса тела снегирей при разных температурах

чески не увеличивалась. При крайне низких температурах идет жесткий отбор домовых воробьев, любые неблагоприятные изменения — плохое состояние птиц, нехватка пищи и т. д.— могут стать решающими. В 20-х годах нашего столетия в Якутске домовый воробей не встречался [25, 55], его не обнаружили даже при специальных поисках. По данным метеостанции Якутска, в начале столетия отмечались очень суровые зимы, температура опускалась до —64,4 °С, среднемесячные температуры в январе были ниже —50 °С. Видимо, сочетание крайне низких температур и короткого зимнего фотопериода губительно сказалось на тогдашней популяции якутских домовых воробьев. Они вновь появились в Якутске только через 10 лет [9]. Зимой 1986/87 г., когда наблюдались продолжительные очень сильные морозы (со среднесуточной температурой ниже —50 °С), погибли вольерные домовые воробьи и несколько полевых. Масса домовых воробьев, погибших ночью при —60 °С, составляла 35,2 г ($n$=4). В пищеварительном тракте находилось от 0,8 до 1,8 г пшена. Жирность птиц составляла 3,5 балла по визуальной оценке.

У пуночек при положительных температурах (+22,5 °С... 27,5 °С) масса тела была довольно высокой (рис. 9). Эти данные получены в летний период при практически постоянном освещении, поэтому они не обязательно представляют утреннюю массу как наименьшую в сутки, так как белые ночи не ограничивают возможности круглосуточного питания птиц. Косвенным подтверждением могут быть наибольшие в годовом цикле отклонения данных о массе тела от средних значений.

При температурах +10 °С... +20 °С масса пуночек была наиболее низкой — около 30 г, она увеличивалась с понижением температуры. Здесь представлены значения массы тела пуночек в различных физиологических состояниях. Возможно, увеличение массы тела птиц начинается при более низких температурах. Миграционное состояние могло влиять на массу тела пуночек в диапазоне температур от 0 °С до —30 °С. В другом диапазоне — от —22,5 °С до —47,5 °С — масса пуночек на уровне 40 г. При температурах ниже —50 °С отмечалось некоторое ее снижение.

У чечеток в диапазоне температур от +27,5 °С до +2,5 °С масса тела мало изменялась: 14,5—14,8 г (рис. 10). При дальнейшем понижении температуры до —27,5 °С она увеличивалась до 17,3 г. При температурах — 32,5 °С... —37,5 °С была меньше, однако при самой низкой температуре максимальная масса тела — 17,4 г. Наши материалы очень близки данным Брукса [65], в которых приводится динамика массы чечеток при разных температурах среды. У чечеток по массе тела как в годовом цикле, так и в зависимости от температурных условий не наблюдается межпопуляционных различий. Возможно, это связано с дальними миграциями и отсутствием изоляции популяций в различных регионах ареала.

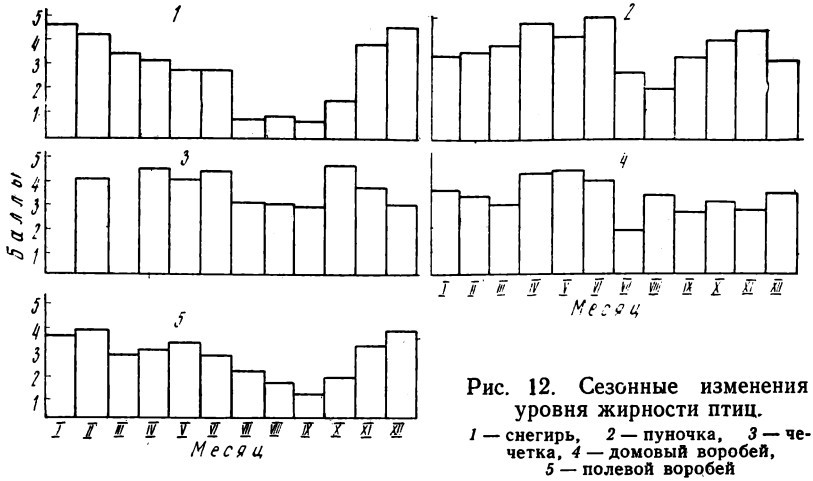



Рис. 12. Сезонные изменения уровня жирности птиц.
*1* — снегирь, *2* — пуночка, *3* — чечетка, *4* — домовый воробей, *5* — полевой воробей

У снегирей имелась четкая связь между температурой среды и массой тела (рис. 11). При температурах ниже 0 °С масса тела увеличивалась обратно пропорционально температуре. В диапазоне от 0 °С до +12,5 °С она оставалась неизменной — около 32 г, при более высоких температурах снижалась. Минимальная масса снегирей отмечена при температуре +28,5 °С (28,5 г), а максимальная —42,5 °С (39,4 г).

Виды, которые хорошо переносят низкие температуры среды, с понижением температуры увеличивают энергетические резервы, в основном в виде жира [67], и масса их тела возрастает. Таким образом, изменения массы тела птиц при понижении температуры отражают в определенной степени приспособленность каждого вида к местным условиям. Наиболее благополучная в этом отношении картина наблюдается у снегирей — типичных зимующих видов.

У пуночек и чечеток по общему характеру кривые на графике, отражающем эту зависимость, похожи, но у чечеток максимальная масса тела достигается раньше, что связано с более невыгодным отношением площади поверхности к массе тела. Пуночки зимой имеют массу тела в 2,3 раза большую, чем чечетки.

**Жирность.** Сезонные изменения уровня жирности у птиц образуют четкие годовые циклы, специфичные для каждого вида (популяции) [19]. Мы устанавливали жирность птиц методом прижизненного визуального определения жировых резервов [6]. На рис. 12 представлены годовые циклы уровня жирности у исследуемых видов птиц. Обращает на себя внимание уровень жирности снегирей: зимой он выше, чем во время миграций. Такие изменения жирности характерны для птиц высоких широт, особенно для узкоспециализированных к пище видов [6, 17].

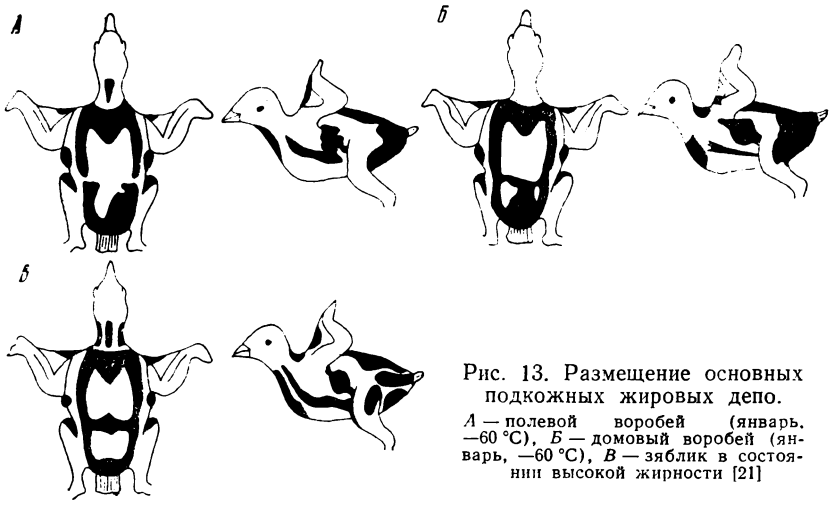



Рис. 13. Размещение основных подкожных жировых депо.
*А* — полевой воробей (январь, —60 °С), *Б* — домовый воробей (январь, —60 °С), *В* — зяблик в состоянии высокой жирности [21]

Вследствие этого годовой цикл жирности снегирей близок к таковому полевых воробьев. У чечеток и пуночек жирность в период миграций наиболее высокая в году. Во время линьки у всех видов наблюдался минимальный уровень жирности. В зимнее время он был не ниже 3,5 балла. Ранее высказывалось предположение, что подкожные жировые депо могут служить для теплоизоляции [64]. Но работами В. Р. Дольника с сотрудниками [16—22] показано отсутствие разницы в скорости теплоотдачи между жирными и тощими птицами. Следовательно, птицы в умеренных широтах имеют совершенную и лабильную систему теплозащиты — путем изменения положения перьев, а наличие постоянной жировой защиты подорвало бы ее эффективность [19]. Тем не менее в условиях, когда отрицательные температуры держатся большую часть года, видимо, можно предположить определенную теплоизоляционную роль жиров у оседлых видов в высоких широтах. В Якутии средние зимние температуры (т. е. в течение 7 мес) значительно ниже нижней критической точки зимующих птиц. Эффективность теплозащиты путем изменения положения перьев, особенно у синантропных воробьев, явно недостаточна. Кроме того, сохранение способности к полету (с чем связана проблема теплоотдачи) в зимнее время не столь актуально, так как длительность полетов зимой очень ограниченна (до нескольких минут в сутки!). Большую часть зимы оседлые виды проводят пассивно — сидение на одном месте может занимать до 22 ч в сутки. В условиях дефицита энергии большая площадь жировых депо могла бы без дополнительных затрат уменьшить теплопотери. На рис. 13 представлены основные жировые депо погибших при температуре —60 °С

домовых и полевых воробьев в сравнении с зябликом в состоянии высокой жирности. У воробьев (жирность 3,5 балла) площадь жировых депо больше. Задняя часть тела у них практически полностью покрыта жировым слоем. Относительно высокий уровень жирности воробьев показывает, что скорость теплопотерь при температуре —60 °С была выше скорости усвоения собственных жировых резервов птиц.

**Суточная динамика массы тела.** У птиц она изменяется по сезонам года и в зависимости от температуры. Наибольшая суточная динамика массы отмечена при крайне низких температурах в зимний период у всех исследуемых видов. На рис. 14 представлена суточная динамика массы тела при контрастных температурах в летний и зимний периоды. При положительных температурах кормовая активность птиц имеет двухфазный ритм с максимумами утром и вечером. Масса тела птиц изменяется пропорционально потребленной пище, и в летнее время ее прирост замедляется к середине дня (рис. 15). Летом в течение дня проводили два взвешивания птиц через 4 ч от рассвета, зимой, вследствие короткого светового периода, только один раз — через 3,5 ч от рассвета. В остальное время суток взвешивание птиц проводили одинаково — на рассвете, в вечерних сумерках при засыпании птиц и через 4 ч после него. Обсуждается динамика массы тела у тех птиц, которые сохраняли нулевой или близкий к нулевому ее баланс. В течение ночи в первые 3—4 ч масса тела снижается довольно быстро, так как неусвоенная пища выделяется с экскретами [17]. Во вторую половину ночи потери массы происходят менее интенсивно.

Суточный ритм массы тела воробьиных птиц в зимнее время показан С. Н. Постниковым [41, 42, 47]. Наименьшая масса наблюдалась в утренние часы, наибольшая — перед засыпанием, затем шло значительное уменьшение за счет опорожнения пищеварительного тракта и последующее — в связи с энергетическими потерями. Как показывают наши материалы, такой общий ход суточных изменений массы при низких температурах справедлив и для якутских популяций птиц. При этом у них масса тела как по абсолютной величине, так и по размаху суточного диапазона несколько больше, чем у уральских популяций (см. рис. 15).

В зимний период сближение утреннего и вечернего пиков кормовой активности приводит к тому, что масса увеличивается почти равномерно в течение дня. Тенденция к еще более равномерному изменению массы тела в течение дня усиливается при понижении температуры. Теоретически увеличение массы тела птиц зимой должно происходить следующим образом: так как светлое время суток почти в 3 раза короче ночи (фотопериод 6Д18Т), то скорость дневного прироста должна быть в среднем не менее чем в 3 раза выше ночных потерь. В наиболее трудный для жизни птиц период в конце декабря в Якутске продолжительность светового дня от восхода до захода солнца составляет

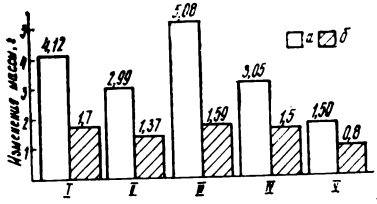



Рис. 14. Суточные изменения массы тела птиц в разные сезоны.

*а* — январь (—47 °С), *б* — август (+18 °С); *I* — домовый воробей, *II* — полевой воробей, *III* — пуночка, *IV* — снегирь, *V* — чечетка

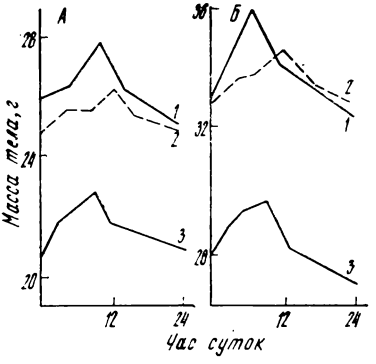



Рис. 15. Суточная динамика массы тела полевых (*А*) и домовых (*Б*) воробьев.

*1* — Центральная Якутия (зима, —43 °С), *2* — там же (лето, +18 °С), *3* — Средний Урал (зима, —30 °С) [47]

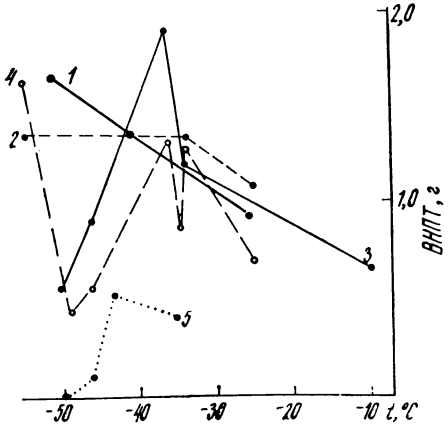



Рис. 16. Вечернее наполнение пищеварительного тракта при низких температурах.

*1* — домовый воробей, *2* — полевой воробей, *3* — снегирь, *4* — пуночки, *5* — чечетки

всего 5 ч 9 мин. Фактически птицы удлиняют активный период за счет сумерек почти до 7 ч. Таким образом, ночной покой у них в 2,4 раза длиннее активного периода. Соответственно дневной прирост массы тела должен быть не менее чем в 2,4 раза выше скорости ночных потерь. Неспособность в течение дня набрать необходимую массу тела ведет к отрицательному балансу, что при длительном воздействии крайне низких температур может привести к гибели птиц, в первую очередь — домовых воробьев, которые даже при умеренно низких температурах не могут увеличивать массу тела. В противоположность им близкие по размерам снегири увеличивают массу тела со скоростью, компенсирующей ее ночные потери при любых исследуемых температурах, поэтому их утренняя масса тела возрастает с понижением температуры. Интересно, что снегири при одинаковой температуре воздуха могут иметь различный суточный диапазон массы тела, при этом утренний баланс массы остается постоянным: у одной птицы суточный диапазон изменения массы при температуре —43 °С составлял 2,7 г (утренний баланс 0 г), у другой — 3,65 г (утренний баланс +0,13 г). Видимо, путем изменения величины ночных потерь и активности снегири могут довольно точно регулировать утреннюю массу тела. Это свидетельствует о значительных потенциальных возможностях поддержания птицами энергетического баланса при низких температурах.

При сравнимых температурах среды различия между утренним и вечерним взвешиваниями у снегирей и чечеток на Среднем Урале [42] были выше, чем по нашим определениям. Так, уже при температуре —20 °С у чечеток на Урале разница была 2,0 г, тогда как у нас максимальный диапазон составлял 2,05 г лишь при —50 °С. В этом отношении интересно сравнить вечернее наполнение пищеварительного тракта и потери массы тела в покое ночью у разных видов и популяций.

**Вечернее наполнение пищеварительного тракта (ВНПТ).** Птицы, зимующие в высоких широтах, имеют бóльшую вместимость пищеварительного тракта, чем перелетные и зимующие в южных широтах. Малый объем пищеварительного тракта мелких воробьиных птиц компенсируется большой пропускной способностью, так как тракт опорожняется через 2—5 ч [19, 45]. Вместимость пищеварительного тракта может быть одним из факторов, влияющих на возможность поддержания энергетического баланса на зимовке [17]. Сочетание большей вместимости пищеварительного тракта с меньшей скоростью прохождения пищи увеличивает степень ее усвоения у северных видов и популяций птиц [29].

Мы рассчитывали ВНПТ по формуле С. Н. Постникова [45]. С учетом того, что северные птицы задерживают корм в пищеварительном тракте дольше 4 ч, наши данные должны быть несколько ниже действительных. Тем не менее у якутских по-

пуляций птиц уровень ВНПТ очень высокий, причем имеется тенденция к его увеличению с понижением температуры. Наиболее однозначно выглядят изменения ВНПТ у снегирей (рис. 16). Чем ниже температура среды, тем выше уровень ВНПТ: при температуре —24 °С он составлял всего 0,9 г и с понижением температуры до —50 °С увеличивался до 1,68 г. При питании семенами подсолнечника с калорийностью 31,4 кДж/г это означает, что у снегирей в данном диапазоне температур запас энергетических резервов на ночь возрос от 28,26 до 52,75 кДж, т. е. почти в 2 раза. Кроме того, у снегирей масса тела в светлое время суток изменяется за счет образования жиров. Таким образом, снегири во всем исследуемом нами диапазоне температур повышали энергетические резервы в ответ на понижение температуры среды. В общих чертах подобную же картину можно наблюдать у пуночек. При температурах до —40 °С ВНПТ у них выше, чем у снегирей, но при дальнейшем снижении температуры прирост ВНПТ был менее интенсивным и при —54 °С составлял 1,58 г (или 49,6 кДж). Видимо, это близкий к максимальному для вида уровень ВНПТ. У чечеток ВНПТ увеличивалось в пределах температур от —35 °С до —43 °С, а затем снижалось (см. рис. 16). Здесь возможны два момента: с одной стороны, у чечеток при крайне низких температурах основным источником энергетических затрат в течение ночи являются внутренние жировые резервы, накопленные в светлое время суток, т. е. продолжительность короткого зимнего дня достаточна для резервирования необходимого для ночевки жира тела. С другой (а может быть и одновременно) — чечетки переходят на более экономный режим работы. В наших опытах у птиц пища всегда была в избытке. Известно, что у сытых птиц гипотермия может не отмечаться [66]. У чечеток понижение температуры тела до 32 °С отмечалось только у голодных птиц [69]. Остается не совсем ясным, в какой степени снижение ВНПТ при крайне низких температурах может быть связано с понижением температуры тела. Отличие в динамике ВНПТ чечеток по сравнению со снегирями и пуночками, также способными к гипотермии, может заключаться в разнице абсолютной массы тела птиц — чечетка в 2,5 раза меньше этих видов.

Из всех сравниваемых видов наибольшую величину ВНПТ имели домовые воробьи: 1,95 г при —37,5 °С. Интересно, что при дальнейшем снижении температуры среды ВНПТ уменьшилось до 0,58 г при —50 °С. Понижение температуры тела домовых воробьев не превышало уровня нормотермии — в ночное время она была около 40 °С. У полевых воробьев ВНПТ, несмотря на значительные колебания, имело тенденцию к повышению с усилением морозов.

Максимальное значение ВНПТ полевых воробьев (1,66 г) отмечено при температурах около —60 °С. Потребляемую пищу птицам необходимо нагреть до собственной температуры. За-

траты на согревание сухого корма можно рассчитать по формуле

$$Q = C \cdot M (T_т - T_с),$$

где $Q$ — затраты энергии на согревание пищи; $C$ — удельная теплоемкость семян, Дж/(г·град); $T_т$ — температура тела птицы, °С; $T_с$ — температура среды, °С; $M$ — масса съеденного корма, г.

У птиц энергетические затраты на согревание корма при низких температурах могут составить заметную величину. Как показано А. В. Андреевым [2], у каменных глухарей она достигает 5—7 % от суточного бюджета энергии.

Мы рассчитывали энергозатраты на согревание сухого корма у исследуемых видов птиц при одноразовом максимальном наполнении пищеварительного тракта в условиях довольно обычной зимней температуры (—50 °С). Температура тела птиц принята за 40 °С. Наибольшее количество энергии необходимо затратить домовым воробьям — 0,441, полевым воробьям — 0,375, снегирям — 0,38, пуночкам — 0,357 и чечеткам — 0,24 кДж. В суточном бюджете воробьиных птиц при данной температуре это составляет очень малую величину — менее 0,1 %. Для зябликов было рассчитано, что в течение суток на согревание пищи и воды тратится 0,14 % энергии существования [18]. Видимо, такое соотношение или близкое к нему справедливо для других видов воробьиных птиц, но при положительных температурах. Для расчета энергозатрат на согревание пищи при низких температурах необходимо учитывать, что на потребление воды энергетические расходы возрастают. С одной стороны, для питья зимой доступен только снег, т. е. на повышение температуры 1 г снега до температуры плавления (0 °С) затрачивается 0,1 кДж, кроме того, энергия расходуется на самоплавление снега (0,33 кДж/г) и нагрев образовавшейся воды от 0 °С до температуры тела 40 °С (4,187 Дж·40). В сумме на потребление 1 г воды при температуре среды —50 °С расходуется 0,59 кДж. С другой стороны, выделение воды испарением также связано с потерями тепла. Удельная теплота испарения воды составляет 2257 Дж/г. В общем на потребление и испарение 1 г воды птицам необходимо затратить 2,854 кДж (при температуре среды —50 °С). Следовательно, при крайне низких температурах водный обмен мелких воробьиных птиц может иметь большое значение в суточном бюджете энергии.

По наблюдениям А. В. Андреева [2], ноздри птиц, зимующих в Субарктике, никогда не покрываются инеем. Респираторные потери воды составляют часть потерь массы тела в покое ночью у разных видов и в динамике температур.

**Потери массы тела в покое ночью (ПМТПН).** Это сложный комплексный показатель, зависящий не только от респираторных потерь воды, но и от расхода жировых резервов. Наиболее

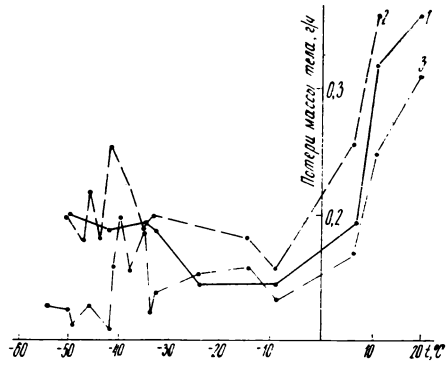



Рис. 17. Потери массы тела в покое ночью.
*1* — пуночка ($n$=68), *2* — домовый воробей ($n$=59), *3* — полевой воробей ($n$=100)

высокие значения ПМТПН во всем диапазоне низких температур были у домовых воробьев (рис. 17). У них также высокие, но сравнимые с другими видами, значения ПМТПН при положительных температурах. Минимальные значения ПМТПН домовых воробьев отмечены при —9 °С, что можно объяснить уменьшением влагопотерь с испарением и еще не столь интенсивным уровнем метаболизма при низких температурах. ПМТПН с дальнейшим понижением температуры постепенно возрастают до максимума (0,258 г/ч) при —42 °С. После этого потери снижаются до 0,2 г/ч при температурах ниже —50 °С.

Очень похожая динамика ПМТПН наблюдалась у полевых воробьев, но абсолютные значения были меньше (см. рис. 17). ПМТПН полевых воробьев возрастали от 0,134 г/ч при —9 °С до 0,2 г/ч при —40 °С. При дальнейшем понижении температуры потери массы уменьшались и стабилизировались на уровне 0,11—0,13 г/ч. Причина неравномерного изменения ПМТПН у воробьев при крайне низких температурах не вполне ясна. Интересно, что пики ПМТПН у обоих видов воробьев приходятся на температуры, близкие к средним многолетним января в Центральной Якутии (—43 °С). У пуночек ПМТПН были очень большими в теплый период — до 0,609 г/ч при +20 °С, затем уменьшались и в диапазоне температур —9 °С... —24 °С держались на уровне около 0,145 г/ч. При дальнейшем понижении температуры среды ПМТПН пуночек постепенно возрастали.

При положительных температурах, чем они выше, тем больше ПМТПН у всех видов. Видимо, в этих условиях основную часть ПМТПН составляют респираторные потери воды. По нашим

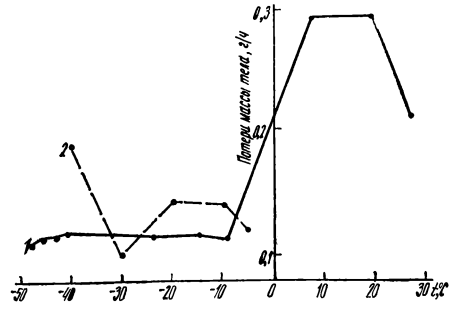



Рис. 18. Потери массы тела в покое ночью у снегирей.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Средний Урал [42]

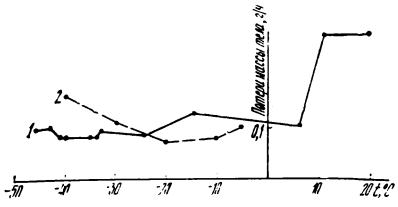


Рис. 19. Потери массы тела в покое ночью у чечеток.
*1* — Центральная Якутия, *2* — Средний Урал [42]

наблюдениям, от перегрева больше всего страдают снегири. При температурах выше 25 °С снегири сидят с раскрытым клювом, нахохлившись, но при этом перья растопорщены в разные стороны. Это распушение коренным образом отличается от зимнего. В зимний период при распушении перьев поверхность выглядит матовой, отдельных перьев не видно. В летний период видны отдельные перья. Летом при высоких температурах среды (до +38 °С) отмечено два случая, когда снегири, сидевшие на балансных опытах, опрокидывали посуду с водой и погибали, несмотря на избыток пищи. В зимнее время один снегирь погиб от перегрева в термостатируемой камере при температуре +35 °С. С понижением температуры среды ПМТПН у снегирей уменьшались от 0,291 г/ч при +7 °С до 0,112 г/ч при —9 °С (рис. 18). При дальнейшем понижении температуры вплоть до —50 °С потери не изменялись и были несколько меньшими, чем у уральских популяций снегирей [42].

Постоянство ПМТПН у якутских снегирей в диапазоне от —9 °С до —50 °С очень интересно, поскольку в этом интервале температур сама масса тела значительно увеличивается. Возможно, здесь играет роль использование метаболической воды при низких температурах. Данный эффект может экономить значительное количество энергии. С. Н. Постников [45] показал, что уменьшение ПМТПН при понижении температуры среды, наряду с увеличением метаболизма покоя, может происходить за счет накопления в теле метаболической воды. Как известно, окисление 1 г жиров высвобождает 1,07 г метаболической воды.

Респираторные потери воды при низких температурах невелики, и поэтому часть воды может накапливаться в организме, уменьшая потери массы тела. В этом случае уменьшается количество энергии на потребление снега.

Таким же образом, как у снегирей, изменялись ПМТПН у другого хорошо адаптированного к северу вида — чечеток (рис. 19). В диапазоне от +7 °С до крайне низких температур ПМТПН практически одинаковы — около 0,1 г/ч. Можно отметить, что близкая картина динамики ПМТПН чечеток наблюдалась на Среднем Урале [42], т. е. по этому показателю нет межпопуляционных отличий между видами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашей работе при сравнительных исследованиях якутских популяций птиц использованы данные только утренней массы тела, т. е. наименьшие в течение суток. Несмотря на это, у ряда видов наблюдалось значительное возрастание массы по сравнению с другими популяциями, что соответствует известному правилу Бергмана. Анализ годового цикла массы тела исследуемых видов выявил определенные различия, которые можно представить следующим образом.

Первый тип — масса тела значительно больше во все сезоны года. Он характерен для относительно недавних вселенцев в Центральную Якутию (середина прошлого столетия) — полевого и домового воробьев. Интересно, что различия в массе тела у якутских домовых воробьев по сравнению с другими популяциями превышают подвидовой уровень, отмеченный у якутского подвида полевых воробьев.

Ко второму типу можно отнести динамику массы обыкновенного снегиря. У якутских снегирей масса тела в зимний период намного больше, а в теплое время года сравнима с массой снегирей из других популяций. Видимо, различия в годовой динамике массы тела у разных видов не случайны. Они хорошо сочетаются с разной степенью адаптации видов. Значительное превышение массы якутских популяций домовых и полевых воробьев свидетельствует о начальных этапах адаптации, когда приспособления достигаются за счет количественного увеличения энергетических ресурсов в отличие от качественных изменений метаболизма.

У всех исследуемых видов имелся характерный годовой цикл изменений утренней массы тела. Общим было в той или иной мере увеличение массы в зимний период. Отличия в основном заключались в отношении видов к миграции. У оседлого полевого воробья самая простая годовая динамика массы: наибольшие ее значения — в зимний период, наименьшие — летом. У снегирей аналогичная динамика массы, т. е. зимняя масса тела у них больше миграционной. У домовых воробьев наибольшая масса отмечалась в период размножения — в мае. У мигрирующих видов — чечеток и пуночек — на фоне зимнего возрастания массы имелись высокие пики в период весенней и осенней миграций.

В зимний период температура в Центральной Якутии опускается до —64 °С. Известно, что виды, которые хорошо переносят низкие температуры среды, с понижением их увеличивают энергетические резервы в основном в виде жира [67]. В этом отношении наиболее благополучно выглядит зависимость массы тела снегирей от температуры: $M = 32{,}6 - 0{,}126\,T$, где $T$ — температура среды, °С. Если предположить, что прирост массы идет только за счет жира (калорийность 39,78 кДж/г), то на каждый

градус энергетические резервы снегирей возрастают на 5 кДж. Для сравнения: у полевых воробьев прирост энергетических запасов увеличивался лишь на 1,432 кДж/град; у домовых воробьев масса тела при низких температурах уменьшалась, и при продолжительных сильных морозах (—60 °С) они погибали.

Уровень жирности птиц в общих чертах повторял динамику массы тела. Наибольшая суточная динамика у всех видов наблюдалась при крайне низких температурах. Вечернее наполнение пищеварительного тракта имело тенденцию к увеличению с понижением температуры среды. Потери массы тела в покое ночью при низких температурах были наибольшими у домовых воробьев.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Авданин В. О., Зубакин В. А., Сорокин А. Г. К орнитофауне яно-индигирской тундры // Миграция и экология птиц Сибири. Якутск, 1979. С. 62—63.

2. Андреев А. В. Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука, 1980. 175 с.

3. Блюменталь Т. И. Линька и жирность некоторых воробьиных птиц на Куршской косе во время осеннего пролета 1969 г. // Экология и миграция птиц Прибалтики. Рига, 1961. С. 295—304.

4. Блюменталь Т. И. Сезонные и суточные изменения веса птиц в природе // Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965. С. 39—41.

5. Блюменталь Т. И. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект) // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., 1971. Т. 50. С. 111—182.

6. Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Вес тела, длина крыла, жировые отложения и полет птиц // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 7. С. 1069—1072.

7. Борисов З. З. К вопросу о взаимосвязи индексов внутренних органов с образом жизни у птиц долины Средней Лены // Биологические и медицинские проблемы Севера. Якутск, 1972. С. 130—131.

8. Борисов З. З., Борисова П. П. Материалы по содержанию витаминов А и С в органах некоторых воробьиных птиц долины Средней Лены // Физиологические исследования адаптаций к природным факторам высоких широт. Магадан, 1974. С. 136—140.

9. Воробьев К. А. Птицы Якутии. М.: Наука, 1963. 336 с.

10. Воробьева К. Е. Материалы для характеристики пролета птиц в окрестностях г. Якутска (по наблюдениям 1927—1928 гг.) // Ежегодник Зоол. музея. 1931. Т. 32, вып. 11. С. 157—210.

11. Гаврилов В. М. Эколого-физиологические основы миграций птиц // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1976. Т. 9. С. 92—133.

12. Гаврилова М. К. Климат Центральной Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1973. 118 с.

13. Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1966. 147 с.

14. Данилов Н. Н., Шварц С. С. Экологическая физиология птиц и некоторые перспективы ее развития // Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969. С. 89—99.

15. Добрынина И. Н. Нейросекреторная регуляция миграций птиц // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1976. Т. 9. С. 134—183.

16. Дольник В. Р. Биоэнергетика летящей птицы // Журн. общей биологии. 1969. Т. 30, № 3. С. 273—291.

17. Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергетических приспособлений к условиям существования у 16 видов Passeriformes // Миграции птиц Прибалтики. Л., 1967. С. 96—114. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Вып. 40).

18. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982. С. 3—37.

19. Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.

20. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи совр. биологии. 1968. Т. 66, вып. 2. С. 276—293.

21. Дольник В. Р. Энергетика перелетов птиц // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. Вопросы орнитологии. М.: ВИНИТИ, 1971. С. 52—81.

22. Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Годовые циклы метаболизма, поведения и состава тела у перелетных и оседлых подвидов зяблика и домового воробья // Орнитология. 1976. Вып. 12. С. 178—199.

23. Зонов Г. Б. Географические особенности зимнего обитания млекопитающих и птиц в некоторых горных системах Восточной Сибири // Вопросы зоогеографии Сибири. Иркутск, 1974. С. 21—32.

24. Зонов Г. Б. Экологические адаптации птиц к зиме Восточной Сибири // Миграции и экология птиц Сибири. Новосибирск, 1982. С. 26—33.

25. Иванов А. И. Птицы Якутского округа. Л.: Изд-во АН СССР, 1929. 206 с.

26. Ильенко А. И. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М.: Наука, 1976. 230 с.

27. Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общей биологии. 1946. Т. 7, № 6. С. 417—433.

28. Кокшайский Н. В. Энергетика полета насекомых и птиц // Журн. общей биологии. 1970. Т. 31. С. 527—549.

29. Кулакова Л. В., Постников С. Н. Особенности пищеварения некоторых воробьиных птиц зимой // Миграции и экология птиц Сибири. Якутск, 1979. С. 153—154.

30. Лехикойнен Е. Характер изменения веса у некоторых воробьиных птиц, зимующих в северной умеренной зоне // Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980. С. 44—57.

31. Ларионов Г. П. К биологии каменного глухаря и рябчика в Центральной Якутии // Уч. зап. Якут. гос. ун-та. 1965. Вып. 15. С. 91—96.

32. Ларионов Г. П., Гермогенов Н. И., Сидоров Б. И. Фауна и экология зимующих птиц Лено-Вилюйского междуречья // Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск, 1980. С. 85—141.

33. Ларионов П. Д. Материалы о зимней орнитофауне окрестностей Якутска // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 2. С. 253—260.

34. Маак Н. М. Вилюйский округ Якутской области. Спб., 1886. Ч. 2.

35. Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Спб., 1877. Ч. 2. 618 с.

36. Находкин Н. А. Биоэнергетика пуночки и полевого воробья при крайне низких температурах // Материалы X Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Магадан, 1983. Ч. II. С. 396.

37. Находкин Н. А. Исследования биэнергетики воробьиных птиц при крайне низких температурах // Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1982. С. 45.

38. Находкин Н. А. Материалы по биоэнергетике некоторых воробьиных птиц в зимний период // Птицы Сибири: Тез. докл. II Сибирской орнитол. конф. Горно-Алтайск, 1983. С. 118—120.

39. Носков Г. А., Фетисов С. А., Гагинская А. Р. Самчук Н. Д. Масса // Полевой воробей. Л., 1981. С. 56—68.

40. Павлов А. В. Энергообмен в ландшафтной сфере земли. Новосибирск: Наука, 1974. 256 с.

41. Постников С. Н. Вес тела и способности к поддержанию энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Тезисы докладов VI Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1974. Вып. 1. С. 188—192.

42. Постников С. Н. Влияние зимних температур на суточные изменения веса тела у некоторых зимующих воробьиных // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 333—334.

43. Постников С. Н. Выживание птиц в зимний период // Экология. 1974. № 4. С. 84—85.

44. Постников С. Н. Особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977. 185 с.

45. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 80—126.

46. Постников С. Н. Проблемы экологической энергетики птиц в высоких широтах // Птицы Сибири: Тез. докл. II Сибирской орнитол. конф. Горно-Алтайск, 1983. С. 120—122.

47. Постников С. Н. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 3. С. 402—407.

48. Постников С. Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 3. С. 463—466.

49. Седалищев В. Т., Соловьев Д. П., Довгоброд Н. К. К морфофизиологической характеристике домового и полевого воробьев Центральной Якутии // Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев, 1977. Ч. 1. С. 160—161.

50. Сидоров Б. И. Краткая характеристика зимней орнитофауны Средней Лены // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск, 1983. С. 170—174.

51. Сидоров Б. И. Оседлые птицы Средней Лены: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1986. 345 с.

52. Слоним А. Д. Общее влияние тепла и холода на живые системы и критический термальный максимум и минимум // Экологическая физиология животных. Л., 1982. Ч. III. С. 6—9.

53. Слоним А. Д. Очередные задачи изучения экологической физиологии птиц // Физиология птиц. Таллинн, 1967. С. 3—14.

54. Соломонов Н. Г., Ларионов Г. П., Борисов З. З. и др. Экологические адаптации птиц таежной Якутии. Якутск, 1982. 5 с.

55. Ткаченко М. И. Распространение некоторых видов птиц по рекам Н. Тунгуске, Алдану и Мал. // Изв. Вост.-Сиб. отдела Рус. геогр. о-ва. 1924. Т. 17.

56. Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах на примере птиц. М.: Мысль, 1969. 464 с.

57. Формозов А. Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР // Бюл. МОИП, 1946. Вып. 5.

58. Шилов И. А. Проблемы общей экологической физиологии птиц // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. Вопросы орнитологии. М.: ВИНИТИ, 1971. С. 7—51.

59. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.

60. Шилов И. А. Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985. 328 с.

61. Шишкин В. С. Роль птиц в наземных экосистемах // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. Вопросы орнитологии. М.: ВИНИТИ, 1982. Т. 11. С. 6—97.

62. Яблонкевич М. Л. Вес тела — показатель состояния птиц // Методы изучения миграций птиц. М., 1976. С. 265—268.

63. Anderson T. R. Population studies of european sparrows in North // Amer. Occas. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas. 1978. N 70. P. 1—58.

64. Baldwin S. P., Kendeigh S. C. Variations in the weight of birds // Auk. 1983. N 55. P. 416—467.

65. Brooks W. S. Comparative adaptations of the Alaskan redpolls to the Arctic environment // Wilson Bull. 1968. Vol. 80, N 3. P. 253—280.

66. Calder W. A., King J. R. Thermal and caloric realations of birds // Avian Biology. N. Y.; L., 1974. Vol. 4. P. 259—413.

67. King J. R., Farner D. S. The adaptive role of winter futtening in the white-crowned sparrow with commonts on its regulation // Amer. Naturalist. 1966. Vol. 100, N 914. P. 403—418.

68. Pinowski J., Pinowska B. The effect of the snow cover on the tree sparrow *(Passer montanus)* // Survival. Ring. 1985. Vol. 11, N 124—125. P. 51—56.

69. Reinertsen R. E. Hypotermia in nothern passerine birds // Idving in the cold: Internsymp. materials. California, 1985. P. 123.

70. Rautenberg W. Vergleichende Untersuchungen über den Energiehaushalt des Bergfinken *(Fringilla montifringilla* L.) und das Haussperlings (*Passer domesticus* L.) // J. Ornithol. 1957. Vol. 98. P. 36—64.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ · 1993

*И. Х. МИРХАШИМОВ*

# БИОЭНЕРГЕТИКА ВЕСЕННЕГО МИГРАЦИОННОГО ЦИКЛА ДЕРЕВЕНСКИХ (*HIRUNDO RUSTICA* L.) И БЕРЕГОВЫХ (*RIPARIA RIPARIA* L.) ЛАСТОЧЕК НА ЮГО-ВОСТОКЕ КАЗАХСТАНА

Механизм формирования и регуляции миграционного состояния и поведения птиц невозможно выяснить без изучения физиологических основ миграции [1, 4, 5]. В настоящее время исследования физиологии птиц проводятся и в полевых условиях. Большинство из них посвящено метаболическим основам миграционного состояния. В последние годы показана возможность прогнозирования миграций на основе энергетической готовности птиц к перелетам. Поэтому важно знать особенности энергетической подготовки к миграции каждого вида птиц и факторы, которые ее регулируют.

Один из массовых видов дальних мигрантов, гнездящихся на территории Казахстана,— ласточки. Воздушный образ жизни ярко проявляется в морфологии, поведении, экологии и физиологии. В качестве моделей экологических и физиологических исследований воздушных птиц стрижи и ласточки в течение последних десятилетий привлекали к себе широкое внимание орнитологов [9]. Многолетние работы на стационарах Казахстана, расположенных на путях сезонных миграций, позволили накопить большой фактический материал о сроках пролета, динамике численности, суточной активности во время миграции, а также собрать большое число морфометрических данных о массе тела, длине крыла и жирности ласточек.

В нашу задачу входили исследование биологии ласточек в период миграций, занимающий в биологическом цикле столько же времени, сколько периоды гнездования и зимовок в общей сложности; установление взаимосвязи сезонной и суточной ритмики пролета с динамикой массы тела и ее составляющих; рассмотрение волнообразности пролета с физиологической и демографической позиций, а также оценка энергетической стоимости сезонных миграций и сопоставление ее с энергообеспеченностью ласточек в каждый из сезонов в момент преодоления Чокпакского перевала.

## МЕСТО РАБОТЫ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение миграций ласточек проводили в предгорьях Западного Тянь-Шаня на Чокпакском перевале, расположенном на стыке хребтов Джабаглытау, представляющих собой часть Таласского Алатау и Боролдая — небольшого хребта, параллельного Каратау и прилегающего к нему с юго-запада.

Чокпакский перевал — самое узкое место между Таласским Алатау и Каратау. Расстояние между склонами не превышает 7 км. В то же время перевал — наиболее высокая точка межгорной равнины (около 1200 м над уровнем моря). К западу местность, понижаясь, переходит в густонаселенную долину р. Арысь, а к востоку — в Джувалинскую долину.

По характеру растительности в районе перевала преобладает степь, относительно ровные участки которой распаханы и используются под посевы зерновых культур. Собственно плоскогорье между Таласским Алатау и Каратау распахано полностью, типчаковая степь сохранилась здесь лишь небольшими участками-пятнами. Прилегающие к перевалу с севера каменистые склоны ксерофитных гор Боролдая лишены древесно-кустарниковой растительности. Лишь кое-где встречаются небольшие кустики спиреи, а по ущельям — боярышник и яблони. Северные склоны Таласского Алатау также безлесны, кустарники распространены лишь в предгорной степи. Вдоль шоссе и железной дороги имеются защитные лесные полосы различного возраста — от сравнительно молодых, не превышающих рост человека, до старых 10—15-метровых деревьев. Основная лесообразующая порода — карагач. Реже встречаются американский клен, белая акация. Из кустарниковых доминирует лох, в незначительном числе попадается маголебская вишня, в последнее время получила распространение желтая акация.

Исследования на Чокпакском перевале проводили в 1975, 1976, 1978—1981 гг. Изучение видимых миграций птиц вели по методике, разработанной лабораторией орнитологии Института зоологии Академии наук Казахской ССР [2, 12]. С небольшими изменениями эта методика используется в данное время на всех орнитологических стационарах Среднеазиатско-Западносибирского региона [6]. Учеты численности мигрантов осуществляли с наблюдательного пункта с хорошим обзором ежедневно по 2 ч утром и вечером и раз в пять дней (1, 5, 10, 15, 20, 25-го числа каждого месяца) в течение всего светлого времени суток. Регистрировали всех ласточек, пролетающих через наблюдательный пункт в полосе шириной 100 м (ширина учетной полосы определялась по естественным ориентирам). Запись вели в специальном журнале учета, где отмечали вид птиц, их количество, высоту и направление пролета. Перед началом учета и в последующие часы записывали состояние погоды (облачность, силу

и направление ветра, наличие осадков). Использовали также данные гидрометеорологической станции «Чокпак» для выяснения зависимости хода миграций от погодных факторов. На основе отловов и изменений массы тела за 1970—1981 гг. выполнен регрессионный и корреляционный анализ [14] зависимости интенсивности пролета от массы тела ласточек в весенний и осенний миграционные сезоны.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Биоэнергетика весеннего миграционного цикла деревенских ласточек

#### Сроки миграции

Миграции птиц на Чокпакском перевале охватывают длительный период времени: весной — с конца февраля по июнь, осенью — с первых дней августа по конец ноября [8]. Деревенские ласточки мигрируют через перевал с конца марта до конца мая. Первые встречи датируются 29 марта (1972 г.) и 13 апреля (1968 г.), в среднем по наблюдениям 1968—1982 гг.— 6 апреля. Последние деревенские ласточки отмечены 17—26 мая, в среднем — 22 мая. В конце мая на пролете регистрируются одиночные птицы. Данные ежедневных учетов 1970—1975 и 1981 гг. показывают, что первые птицы в 1972 и 1981 гг. отмечены в первой пятидневке апреля (табл. 1). Численность в начале пролета небольшая и за пятидневку не превышает 20 особей (0,2—2,9 % общего числа за сезон). Массовые миграции как по визуальным наблюдениям, так и по материалам отлова проходят с четвертой пятидневки апреля по третью пятидневку мая (амплитуда колебаний в этот период незначительна), по учетам — в пределах 11—19,4 %, по отловам — 10,6—25,0 %. За этот период отмечено 90,4 и 96,6 % общего числа зарегистрированных и отловленных птиц (табл. 2).

#### Динамика численности деревенских ласточек в течение сезона по данным отлова и ежедневным учетам

Сравнение средних многолетних (1970—1975 и 1981 гг.) материалов о численности деревенских ласточек на пролете с данными учетов и отловов позволяет отметить некоторые различия в этих показателях. Так, максимум численности по учетам приходится на последние дни апреля (19,5 %) и снижается к 10 мая до 16,5 %, а по отловам максимум мигрантов отмечается в первой пятидневке мая — 24,9 %, и к 20 мая их количество плавно уменьшается до 10,6 %. Таким образом, складывается картина смещения пиков численности. По данным учетов, пик наступает на пять дней раньше, хотя в последнюю пятидневку

**Сроки пролета и численность (экз.) деревенских ласточек в период весенней миграции по материалам ежедневных учетов (по пятидневкам)**

| Год | Апрель | | | | | | Май | | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V | |
| 1970 | 0 | 1 | 13 | 197 | 57 | 171 | 307 | 97 | 69 | 21 | — | 833 |
| 1971 | 0 | 0 | 35 | 50 | 23 | 99 | 70 | 49 | 96 | 0 | — | 422 |
| 1972 | 1 | 0 | 2 | 11 | 290 | 76 | 145 | 34 | 112 | 0 | — | 671 |
| 1973 | 0 | 1 | 1 | 7 | 59 | 307 | 146 | 86 | 48 | 8 | — | 663 |
| 1974 | 0 | 1 | 8 | 38 | 96 | 83 | 42 | 322 | 64 | 16 | — | 670 |
| 1975 | 0 | 9 | 78 | 37 | 29 | 248 | 74 | 179 | 62 | 32 | 114 | 862 |
| 1981 | 9 | 21 | 5 | 300 | 88 | 82 | 95 | 58 | 97 | 62 | 41 | 858 |
| Всего . . | 10 | 33 | 142 | 640 | 642 | 966 | 879 | 825 | 548 | 129 | 155 | 4979 |
| % к численности за сезон . . . . | 0,2 | 0,7 | 2,9 | 12,9 | 12,9 | 19,4 | 17,6 | 16,6 | 11,0 | 2,8 | 3,0 | 100 |

Примечание. Здесь и в табл. 9: 0 — пролет отсутствовал, прочерк — учет не проводили.

Таблица 2

**Сроки пролета и численность (экз.) деревенских ласточек в период весенней миграции по материалам отловов (по пятидневкам)**

| Год | Апрель | | | | | | Май | | | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V | VI | |
| 1970 | 1 | 5 | 20 | 277 | 39 | 139 | 399 | 197 | 22 | 39 | — | — | 1137 |
| 1971 | 0 | — | 78 | 45 | 126 | 773 | 398 | 435 | 388 | 3 | — | — | 2176 |
| 1972 | — | 2 | 9 | 91 | 786 | 418 | 564 | 7 | 275 | 365 | — | — | 2517 |
| 1973 | 0 | 1 | 1 | 2 | 171 | 341 | 658 | 120 | 343 | 123 | — | — | 1765 |
| 1974 | 0 | 1 | 6 | 29 | 214 | 35 | 307 | 1018 | 160 | 697 | — | — | 2467 |
| 1975 | 1 | 10 | 35 | 15 | 131 | 802 | 73 | 288 | 157 | 93 | 216 | 1 | 1823 |
| 1976 | — | — | 2 | 10 | 46 | 361 | 1533 | 629 | 93 | 185 | 21 | 4 | 2884 |
| 1977 | — | — | — | — | — | 72 | 190 | 164 | 442 | 110 | 120 | — | 1098 |
| 1980 | — | — | — | — | — | 9 | 70 | 152 | 127 | 94 | — | — | 452 |
| 1981 | 0 | 0 | 0 | 62 | 78 | 42 | 6 | 56 | 117 | 71 | 46 | — | 478 |
| Всего . . | 1 | 19 | 131 | 531 | 1592 | 2992 | 4108 | 3065 | 2074 | 1781 | 403 | 5 | 16792 |
| % к численности за сезон . . . . | | 0,11 | 0,8 | 3,17 | 9,5 | 17,8 | 25,0 | 18,3 | 12,4 | 10,6 | 2,4 | 0,03 | 100 |

Примечание. 0 — отлова не было, прочерк — ловушки не установлены.

апреля доля отлова также велика — 17,7 %. Завершается миграция несколько раньше и резче, чем по данным отловов. Подобные расхождения возможны вследствие того, что учеты захватывают утренние и вечерние часы, а ловушка работает при благоприятных погодных условиях (отсутствие ураганного и шквального западного ветра, оледенение) круглосуточно. Подробнее данный аспект рассмотрен ниже.

Для сравнения динамики численности в течение сезона, полученной с помощью различных методов, мы просуммировали результаты отловов по пятидневкам. Средняя многолетняя показывает, что численность птиц в отловах вчетверо превышает численность на учетах в период массового пролета. Данные учетов и отловов аналогичны в численном и календарном плане в 1970, 1972 и 1975 гг.; в 1971, 1973 и 1974 гг. учет не отразил всех пиков миграции, на которые указали ежедневные отловы. В учетах 1971 г. в пятой пятидневке апреля и первой декаде мая, в 1973 г. после пика в последних днях апреля идет крутой спад до конца сезона, а по отловам имеет место двухвершинный пик в первой и четвертой пятидневках мая, в 1974 г.— также не отмечен учетами пик в четвертой пятидневке мая. Если в целом численность в отловах выше таковой в учетах, то в отдельные годы и пятидневки данные учета могут быть выше: с первых дней апреля до 10 мая 1981 г., в третью пятидневку мая 1970 г., третью — четвертую пятидневки апреля 1975 г.

Из приведенных материалов видно, что отлов стационарной ловушкой является методом, характеризующим динамику пролета деревенских ласточек в весенний период полнее, достовернее и точнее, нежели утренние и вечерние учеты. Поэтому в дальнейшем для характеристики динамики численности на пролете мы использовали данные отловов.

## Изменение массы тела деревенских ласточек в течение весенней миграции

Регулярное взвешивание отловленных на пролете ласточек показало, что среднесуточная масса тела подвержена изменению в течение всего миграционного сезона и колеблется от 16,6 до 22,53 г (табл. 3). В разные годы амплитуда колебаний различна и варьирует в пределах 2,17—5,35 г. Средние значения ($M \pm m$) за девять сезонов отлова составляют, г: амплитуда колебаний массы тела за сезон — 3,97±0,253; максимальная среднесуточная масса — 21,72±0,205; минимальная среднесуточная масса — 17,75±0,256.

Анализ массы тела 1840 самцов деревенских ласточек показал, что за период миграции она варьирует в диапазоне 17,5—22,56 г, а амплитуда колебания между верхним и нижним пределами за сезон составляет 1,87—4,5 г (табл. 4). Средние значения ($M \pm m$) по данным девяти сезонов таковы, г: амплитуда

Таблица 3

**Диапазон изменения среднесуточной массы тела деревенских ласточек в течение весеннего миграционного сезона, г**

| Год | Максимальная масса | Минимальная масса | Амплитуда колебаний | Взвешено птиц, экз. |
|---|---|---|---|---|
| 1970 | 22,53 | 18,4 | 4,13 | 789 |
| 1971 | 21,00 | 18,83 | 2,17 | 604 |
| 1972 | 22,13 | 18,2 | 3,93 | 297 |
| 1973 | 21,95 | 16,6 | 5,35 | 552 |
| 1974 | 21,92 | 16,9 | 5,02 | 163 |
| 1975 | 21,3 | 17,5 | 3,8 | 160 |
| 1976 | 22,51 | 17,65 | 4,86 | 566 |
| 1980 | 21,4 | 18,7 | 2,7 | 308 |
| 1981 | 20,8 | 17,0 | 3,8 | 341 |
| В среднем ($M \pm m$) | 21,72±0,205 | 17,75±0,265 | 3,97±0,258 | |

Таблица 4

**Амплитуды колебаний среднесуточной массы тела деревенских ласточек в течение весеннего миграционного сезона, г**

| Год | Масса тела самцов | | | Взвешено за сезон, экз. |
|---|---|---|---|---|
| | Минимальная | Максимальная | Амплитуда колебаний | |
| 1970 | 19,59±0,4 | 22,56±1,52 | 2,97 | 370 |
| 1971 | 19,00±0,6 | 20,87±0,5 | 1,87 | 320 |
| 1972 | 18,2±0,2 | 21,42±0,5 | 3,22 | 164 |
| 1973 | 17,7 | 22,2 | 4,5 | 239 |
| 1974 | 17,5 | 21,63±1,59 | 4,13 | 88 |
| 1975 | 17,7 | 21,3 | 3,6 | 114 |
| 1976 | 17,7 | 22,71 | 4,01 | 274 |
| 1980 | 18,59±0,28 | 21,31±0,22 | 2,72 | 117 |
| 1981 | 16,93±1,64 | 21,18±0,23 | 4,25 | 154 |
| В среднем ($M \pm m$) | 18,10±0,31 | 21,68±0,16 | 3,47±0,28 | |

| Год | Масса тела самок | | | Взвешено за сезон, экз. |
|---|---|---|---|---|
| | Минимальная | Максимальная | Амплитуда колебаний | |
| 1970 | 16,0 | 22,5±0,6 | 6,5 | 419 |
| 1971 | 18,42±0,30 | 20,17±0,34 | 1,57 | 284 |
| 1972 | 18,7±1,0 | 21,1 | 3,4 | 133 |
| 1973 | 18,04±0,36 | 20,84±0,67 | 2,8 | 313 |
| 1974 | 16,7 | 22,75 | 6,05 | 75 |
| 1975 | 15,0 | 21,0 | 6,0 | 46 |
| 1976 | 17,65±0,48 | 20,6 | 3,05 | 292 |
| 1980 | 18,87±0,33 | 21,36±1,3 | 2,48 | 191 |
| 1981 | 17,48±0,44 | 20,7 | 3,22 | 187 |
| В среднем ($M \pm m$) | 17,42±0,34 | 21,22±0,31 | 3,89±0,53 | |

Рис. 1. Теоретическая линия регрессии зависимости численности деревенских ласточек в ежедневных отловах в период пиков весенней миграции от массы тела

колебания — 3,47±0,28; максимальная масса — 21,68±0,16; минимальная масса — 18,10±0,31. Самки способны изменять массу в больших пределах — от 15,0 до 22,75 г, амплитуда колебания достигает 6,5 г за сезон. Средние значения ($M \pm m$) массы тела, г: минимальная — 17,4±0,34, максимальная — 21,22±0,31 и амплитуда — 3,89±0,53. Сведения приводятся по данным взвешивания 1940 самок. Масса тела самцов в нижних пределах превышает таковую у самок на 0,68 г, в верхних — на 0,46 г, т. е. различия не превышают 3 %, поэтому в дальнейшем для характеристики динамики массы тела в течение сезона мы используем данные по виду в целом, без разделения по полу.

## Динамика численности и массы тела деревенских ласточек в процессе весенней миграции

Масса птицы — строго контролируемый показатель. Увеличение ее во время миграции — самое распространенное и заметное морфологическое проявление миграционного состояния, происходящее в результате накопления энергетических резервов в виде жиров. Увеличение полетной массы приводит к повышению энергетической стоимости полета и оправдывается в случаях предстоящего броска над экологическими барьерами. Учитывая тот факт, что ласточки проходят Чокпакский перевал транзитом, мы попытались проследить взаимосвязь между численностью мигрантов и массой их тела. Для этого были построены графики сезонной динамики численности ласточек на пролете по данным ежедневных отловов и среднесуточной массе тела (рис. 1). Первый пример приводится в абсолютных цифрах на каждый день с целью выявить и проследить цикл пролета, второй получен как средняя арифметическая всех птиц, взвешенных за день.

При рассмотрении графиков, имеющих достаточное число последовательных данных, можно выявить две тенденции в расположении кривых численности и массы — общность хода и согласованность (1970, 1973, 1975, 1976, 1981 гг.) и независимость в распределении (1971, 1972 гг.). Для измерения величины сопряженности двух исследуемых показателей (среднесуточной массы тела и численности на пролете в этот день) нами проведен корреляционный анализ по общепринятой методике [7, 15]. Результаты анализа весеннего пролета на предмет взаимосвязи численности ласточек со среднестатистической массой тела от-

Таблица 5

**Коэффициенты корреляции между среднесуточной массой тела и численностью деревенских ласточек в ежедневных отловах в период весенней миграции**

| Год | Коэффициент корреляции | Число дней отловов и взвешиваний | Взвешено птиц, экз. |
|---|---|---|---|
| 1970 | —0,03±0,208 | 25 | 789 |
| 1971 | 0,174±0,259 | 16 | 604 |
| 1972 | —0,152±0,270 | 15 | 297 |
| 1973 | 0,287±0,243 | 21 | 552 |
| 1974 | —0,532±0,183 | 15 | 163 |
| 1975 | 0,177±0,193 | 26 | 160 |
| 1976 | —0,126±0,200 | 24 | 566 |
| 1980 | —0,318±0,366 | 8 | 308 |
| 1981 | 0,553±0,159 | 21 | 341 |
| Общая за 35 пиков пролета | —0,0358±0,1688 | | |

Таблица 6

**Суточная динамика пролета деревенских ласточек в период весенней миграции (по материалам полных учетов), экз.**

| Год | Час суток | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
| 1970 | 8 | 11 | 39 | 77 | 116 | 207 | 179 | 59 |
| 1971 | 0 | 0 | 8 | 61 | 80 | 67 | 61 | 156 |
| 1972 | 7 | 11 | 20 | 36 | 89 | 121 | 197 | 102 |
| 1974 | 14 | 22 | 19 | 39 | 56 | 133 | 94 | 95 |
| 1975 | 1 | 21 | 29 | 76 | 74 | 77 | 77 | 68 |
| Всего . . | 30 | 65 | 115 | 289 | 405 | 605 | 608 | 480 |
| % | 0,8 | 1,7 | 1,9 | 7,6 | 10,5 | 15,7 | 15,8 | 12,6 |

| Год | Час суток | | | | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | |
| 1970 | 53 | 80 | 24 | 19 | 32 | 20 | 80 | 1004 |
| 1971 | 68 | 40 | 31 | 15 | 13 | 10 | 0 | 600 |
| 1972 | 126 | 49 | 32 | 66 | 41 | 24 | 0 | 921 |
| 1974 | 13 | 11 | 6 | 17 | 12 | 5 | 0 | 535 |
| 1975 | 32 | 23 | 42 | 29 | 0 | 0 | 0 | 549 |
| Всего . . | 292 | 203 | 134 | 146 | 98 | 59 | 80 | 3609 |
| % | 7,6 | 5,2 | 3,6 | 3,8 | 3,2 | 2,8 | 2,0 | 100 |

ражены в табл. 5. Как видно из нее, коэффициент корреляции между численностью птиц в отловах и массой их тела варьирует от —0,582 до 0,553. Весной 1970—1972, 1975, 1976 гг. корреляционная связь отсутствует, в 1974 и 1980 гг. наблюдается обратная зависимость (—0,582 и —0,318), весной 1973 и 1981 гг.— среднеположительная взаимосвязь (0,287 и 0,553) между массой тела и численностью птиц в отлове. Общая корреляция в весенний период у деревенских ласточек, подсчитанная в пики пролета и по массе тела, в эти дни составляет —0,0358, т. е. корреляция фактически отсутствует. Очевидно, что пики миграции деревенских ласточек весной через перевал Чокпак не связаны с предстоящим миграционным броском и не являются финишем после него. Однако поскольку мы располагаем среднесуточными значениями массы тела в пиках пролета, можно вычислить теоретический ряд регрессии и уравнения прямой: $y=8{,}95x+28{,}4$, где $y$ — возможное отловленное число деревенских ласточек в день пиков пролета, $x$ — средняя суточная масса тела.

С возрастанием массы тела увеличивается ожидаемое число птиц в ежедневных отловах, и при достижении среднесуточной массы тела деревенских ласточек (22 г) возможен отлов более 220 птиц за день (рис. 2). Но как показывает многолетняя практика, суточный отлов деревенских ласточек на перевале Чокпак намного может превышать указанную величину и достигать 649 (2 мая 1976 г.), 552 (6 мая 1974 г.) и 435 (9 мая 1971 г.) особей за день.

### Суточная динамика пролета деревенских ласточек в период весенней миграции

Материалы полных учетов, проводимых каждую пятидневку весной 1970—1975 гг., позволяют судить о суточной динамике пролета деревенских ласточек. Из 3839 деревенских ласточек большая часть (54,6 %) отмечена в промежуток с 10 до 13 ч включительно. Фактически пролет длится все светлое время суток. В первые утренние часы численность ласточек незначительна — 0,8—1,9 %, к 9 ч — 7,6 %. С 13 до 19 ч пик пролета плавно снижается от 12,6 до 2,8, а с наступлением сумерек (20—21 ч) возрастает до 6,2 % (табл. 6). Необходимо подчеркнуть, что увеличение численности в последний час зарегистрировано лишь в 1970 и 1975 гг., когда пролетало 80 и 159 особей соответственно: в другие годы птицы в это время отсутствовали.

Суточная активность деревенских ласточек на весеннем пролете носит волнообразный характер с чередующимися пиками и спадами численности мигрирующих птиц (рис. 3). Судя по отловам 1980—1981 гг., наибольшая доля (75,5 %) приходится на вторую половину дня — с 13 ч. Пики численности наблюдаются в 10, 13, 15 ч и в предсумерки, когда отлов составил со-

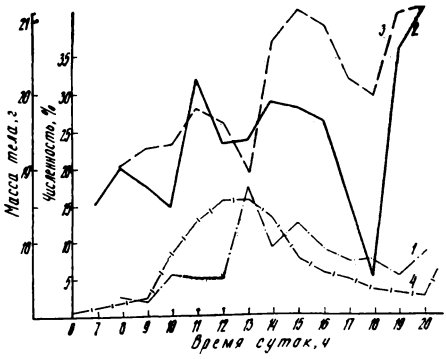



Рис. 2. Динамика численности и массы тела деревенских ласточек в светлое время суток на весеннем пролете.

*1* — численность по отловам 1980—1981 гг., *2* — масса тела по данным 1980 г., *3* — масса тела по данным 1981 г., *4* — численность по учетам 1970—1975 гг.

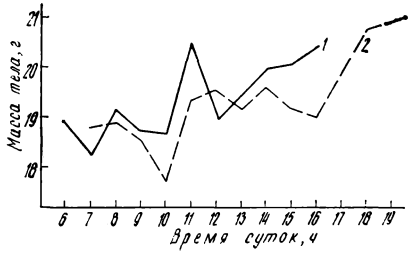



Рис. 3. Изменение массы тела самцов (*1*) и самок (*2*) деревенских ласточек в светлое время суток весной 1980 г.

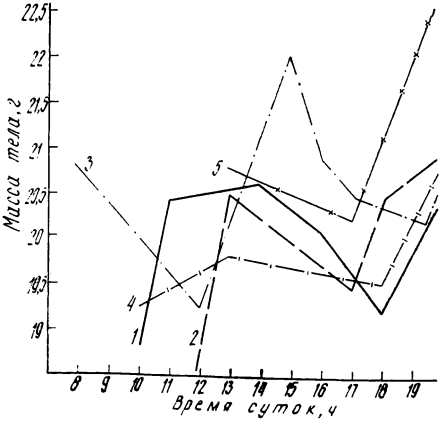



Рис. 4. Изменение массы тела деревенских ласточек в светлое время суток в отдельные дни весенней миграции 1981 г.

*1* — 20,05; *2* — 12,05; *3* — 25,04; *4* — 17,04; *5* — 16,04

ответственно 6,4; 17,9; 11,8 и 8,3 %. В 14 ч наступает некоторый спад активности по сравнению с предыдущим и последующим часами. В первые утренние часы (6—10) пролет идет слабо и отловы не превышают 2,7 %, что присуще и периоду с 16 до 19 ч в отловах 1980 г. Для обоих лет характерно увеличение численности птиц в предсумеречный период, что наблюдается и в суточных учетах. В общих чертах материалы учетов и отловов согласуются, но первые показывают два пика численности — в период с 10 до 13 ч и вечерний, вторые — утренний, дневной и вечерний.

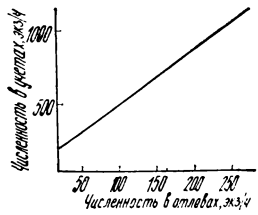
В исследованиях суточных ритмов активности на пролете деревенских ласточек на Куршской косе Балтийского моря кривая интенсивности движения, как правило, имеет только одну кульминационную точку — один пик активности. Наиболее массовая миграция отмечается в 13, реже — в 14 ч, но бывают и отклонения: в некоторые дни кривая суточного ритма имеет подъем в 11—12 и в 15 ч. С 13 до 14 ч интенсивность движения несколько ослабевает [10].

Как видим, весенний пик численности на пролете в 13 ч и спад к 14 ч характерны для деревенских ласточек в различных ландшафтных зонах, на Балтике и в Западном Тянь-Шане. В долине р. Чу весной ласточки мигрируют преимущественно утром, в середине дня и вечером [13], в юго-западных Кызылкумах — утром и в середине дня [11]. На побережье Балтийского моря и в Дании отмечены миграции ночью. Наблюдения на фоне диска луны позволяют сделать вывод, что ночные миграции характерны и для ласточек, летящих через Чокпакский перевал.

Географическая изменчивость динамики пролета ласточек в светлое время суток объясняется расположением пункта наблюдений относительно мест массовых ночевок, обычно спорадически распространенных и, возможно, кормежек, а также способностью птиц к длительным транзитным перелетам — до 500 км в день [3].

Учитывая среднюю скорость миграционного полета деревенских ласточек, равную 30,6 км/ч [12], и зная время пика пролета над Чокпакским перевалом, можно вычислить расстояние до ночевки. Допустим, старт с ночевки произошел в 6 ч $\pm$ 1 ч. Пик численности (он же момент достижения птицами места наблюдения, в данном случае Чокпакского перевала) — 12 ч, тогда время в пути 6 ч, а расстояние до ночевки 183$\pm$30,6 км. По материалам учетов, пик пролета наступает в 11—12 ч, но довольно велико число регистрируемых птиц в 9—14 ч. Это могут быть передовые и отстающие группы птиц, ночевавших в одном месте и летящих с разницей в 2 ч относительно ядра скопления. Тогда, считая время старта 6 ч, а финиша 11 ч 30 мин, получаем расстояние в 167$\pm$30,6 км. Поскольку мы не знаем динамику ночного пролета, нам трудно судить об утренней миграции и

Рис. 5. Теоретическая линия регрессии взаимосвязи численности деревенских ласточек в учетах и отловах




составе участвующих в ней птиц. Возможно, это одиночные птицы, застигнутые ночью, о чем свидетельствует малая численность в учетах и отловах. Кроме того, вблизи перевала отсутствует большая ночевка, по крайней мере, в радиусе 70—90 км. Вторым объяснением может быть то, что это уставшие за ночной пролет и снизившиеся особи, начавшие кормежку в первые утренние часы — низкий «рыскающий» полет над руслом р. Арысь в юго-западном направлении. Вечерний пик может быть объяснен или стремлением достичь ночевки до наступления ночи наиболее слабыми птицами, отставшими в течение дня от основного потока, или полетом передовых отрядов начинающейся ночной миграции на больших высотах после отдыха и кормежки в послеобеденные и вечерние часы. Чтобы получить более полную картину суточной миграции, необходимо рассмотреть динамику массы тела и сопоставить ее с наблюдениями за пролетом.

## Суточная динамика массы тела и взаимосвязь с ритмикой пролета в светлое время суток

Колебания массы тела деревенских ласточек наблюдаются на протяжении всего светлого времени суток у особей обоих полов (рис. 4). Амплитуда колебания у самок достигает 3,36 г, минимальная масса зарегистрирована в 10 ч (17,69 г), максимальная — в 20 ч (21,05 г). Те же показатели у самцов: минимальная масса (17,48 г) — в 18 ч, максимальная (21,83 г) — в 20 ч. Среднечасовая масса тела ($M \pm m$) составляет 19,45±0,315 г (самцы) и 19,30±0,265 г (самки). Масса тела самцов больше на 0,15 г, отклонение от средней также превышает таковую у самок. Ввиду незначительных отличий по полу в динамике массы тела и недостаточности данных по некоторым часам, используем среднечасовую массу самцов и самок с учетом числа взвешенных птиц разного пола.

В течение как сезона, так и дня масса тела меняется по часам и времени суток. В течение одного дня возможны колебания среднечасовой массы в пределах 3,3 г (17 мая 1981 г.), 2,2 г (16 апреля 1981 г.), 2,6 г (17 апреля 1981 г.), 3,7 г (14 мая 1980 г.). При сопоставлении динамики массы тела в отдельные дни наблюдается ряд закономерностей (рис. 5): относительно

малая масса — в 9—12 ч, нарастание — к 12—14 ч, повторное снижение — до 17—18 ч и затем резкий вечерний пик, т. е. четко прослеживается картина волнообразности. В силу того, что довольно редки дни, когда ласточки наблюдаются на пролете, а тем более попадают в ловушки все светлое время суток, несколько приведенных графиков не могут дать истинное представление о динамике массы. Для характеристики суточной динамики массы тела использованы среднечасовые массы тела всех деревенских ласточек, взвешенных весной 1980 и 1981 гг. (табл. 7). Средняя масса тела весной 1980 г. составила 19,37, в 1981 г.— 19,79 г. Амплитуда отклонения от средней ±1,86 и 1,24 г соответственно. Это составляет в процентном отношении к среднечасовой массе тела 6,1±9,6 %. Как видно, из рис. 3, графики суточной динамики массы тела весной 1980 и 1981 гг. повторяют друг друга, полностью совпадают гребни и вершины волн в течение дня, вечерние пики налагаются вплоть до совпадения значений массы в 20 ч. Явно прослеживаются положительная корреляция в первой половине дня между количеством птиц в суточных учетах и динамикой массы, смещений кривой отловов по шкале времени в дневном пике на 2 ч и соответствие пика отловов резкому снижению массы тела в 12—14 ч. В период весенней миграции деревенских ласточек на Куршской косе отмечена положительная корреляция отловов и массы тела при выборке по одиночным дням пролета [10].

Для установления точной зависимости мы провели корреляционный анализ взаимосвязи между суточной динамикой массы тела и отловами 1980 и 1981 гг., усредненной массой тела (в соответствии с количеством взвешенных птиц) и суммарными отловами 1980—1981 гг., усредненной почасовой массой тела 1980—1981 гг. и суммарными учетами 1970—1975 гг. (табл. 8, здесь и в последующих сопоставлениях учитывали весенний и осенний сдвиги времени).

В четырех парах из пяти существует коррелятивная взаимосвязь: в показателях «масса тела — отлов (1980—1981 гг.)» и «отлов — учет» — слабая, «масса тела — отлов (1980 и 1981 гг.)» — слабая положительная. Это свидетельствует о возможности нахождения коэффициентов регрессии, показывающих величину изменения одного признака при изменении сопряженного с ним на единицу. При увеличении массы тела на 1 г количество деревенских ласточек за час отлова увеличивается на 2,2 особи. Исходя из опытных данных вычислены теоретический ряд регрессии и уравнение прямой $y=1{,}88x+24{,}9$ (см. рис. 2). Тем же методом оценены отношения учитываемых и отлавливаемых деревенских ласточек в течение часа. Напомним, что полные учеты проводились раз в пять дней в течение пяти весенних сезонов, поэтому суммарные учеты за это время мы принимаем как полные ежедневные учеты одной весны. Коэффициент регрессии изменения численности в учете по отлову $Py/x=0{,}628$,

Таблица 7

**Динамика численности в отловах и масса тела деревенских ласточек в светлое время суток в период весенней миграции через перевал Чокпак в 1980—1981 гг.**

| Час суток | 1980 | | | 1981 | | | Суммарный отлов за 1980—1981 гг. за 1 ч., % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Отлов, экз. | Масса тела, г | Взвешено птиц, экз. | Отлов, экз. | Масса тела, г | Взвешено птиц, экз. | |
| 6 | 1 | 19,0 | 1 | — | — | — | 0,1 |
| 7 | 16 | 18,44 | 9 | 10 | 19,03 | 9 | 2,8 |
| 8 | 15 | 19,00 | 10 | 3 | 19,2 | 1 | 2,0 |
| 9 | 20 | 18,71 | 12 | 19 | 19,2 | 19 | 4,2 |
| 10 | 40 | 18,49 | 32 | 12 | 19,71 | 12 | 5,6 |
| 11 | 41 | 20,22 | 25 | 20 | 19,46 | 18 | 6,6 |
| 12 | 30 | 19,31 | 17 | 72 | 18,74 | 60 | 11,0 |
| 13 | 94 | 19,27 | 62 | 52 | 20,63 | 29 | 15,7 |
| 14 | 23 | 19,89 | 20 | 39 | 20,93 | 17 | 6,7 |
| 15 | 70 | 19,79 | 18 | 55 | 20,73 | 23 | 13,5 |
| 16 | 25 | 19,72 | 15 | 67 | 20,13 | 24 | 10,0 |
| 17 | — | — | — | 56 | 19,79 | 35 | 6,0 |
| 18 | 15 | 17,48 | 5 | 40 | 20,75 | 24 | 6,0 |
| 19 | 14 | 20,37 | 7 | 33 | 21,2 | 12 | 5,0 |
| 20 | 44 | 21,22 | 14 | — | — | — | 4,8 |
| Всего . . | 452 | | 246 | 478 | | 283 | 100,0 % |
| Средние значения ($M \pm m$) . | — | 19,37±0,252 | — | — | 19,97±0,226 | — | — |

Таблица 8

**Взаимосвязь между массой тела и численностью в учетах и отловах деревенских ласточек в период весенней миграции в светлое время суток**

| Сравниваемые показатели | Коэффициент корреляции | Кол-во данных, ч |
|---|---|---|
| Масса тела — отлов (1980 г.) . | 0,262±0,252 | 14 |
| Масса тела — отлов (1981 г.) . | 0,272±0,266 | 13 |
| Масса тела — отлов (1980—1981 гг.) . . . . . | 0,23±0,269 | 15 |
| Масса тела (1980—1981 гг.) учеты (1970—1975 гг.) . . | —0,111±0,275 | 15 |
| Отлов (1980—1981 гг.) — учеты (1970—1975 гг.) . . . . . | 0,522±0,236 | 15 |

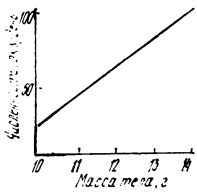



Рис. 6. Теоретическая линия регрессии зависимости численности береговых ласточек в ежедневных отловах в период пиков весенней миграции от массы тела

где $y$ — число птиц в учете, $x$ — в отлове. Переведя условные величины в абсолютные цифры, получаем, что отлов одной деревенской ласточки соответствует учету 3,8 особей на пролете. Количество в отловах составляет 25,4 % учитываемых деревенских ласточек. Сравнивая фактический материал, получаем соотношение среднегодовых (1970—1975 гг.) учетов и отловов 100 : 25. Из 100 учитываемых птиц отлавливается в среднем фактически 25 особей (отловы 1970—1975 гг.). Таким образом, теоретически установленная (25,43) и эмпирически определенная (25,36) величины довольно близки, различие не превышает 0,07 %. Следовательно, увеличение численности в отловах на одну особь в час светлого времени суток соответствует увеличению в учетах в тот же час на 3,8 особей. Исходя из данных учетов 1970—1975 гг. и отловов 1980—1981 гг. вычислены теоретический ряд регрессии и уравнение прямой взаимосвязи численности в учетах и отловах в светлое время суток: $y = 3{,}93x + 134$ (рис. 6).

Приведенные расчеты могут быть использованы для характеристики численности деревенских ласточек (непосредственно по коэффициентам) на пролете исходя из материалов почасового отлова. Применяя описанный метод расчета и данные отловов и учетов других видов, можно получить сравнимые теоретический и фактический материалы, необходимые при прогнозировании.

## Биоэнергетика весеннего миграционного цикла береговых ласточек

### Сроки миграции

Береговые ласточки на Чокпакском перевале мигрируют с апреля до конца мая. Первых птиц встречали 3 апреля (1969, 1970 гг.), 20 апреля (1976 г.), в среднем 10 апреля. Последних береговых ласточек отмечали 14 мая (1967 г.), 25 мая (1975, 1977, 1981 гг.), в среднем 19 мая. Численность их в апреле невелика и в среднем за пятидневку не превышает четыре особи, или 5,8 % общего числа (табл. 9). Наибольшая интенсивность пролета отмечена в первую, четвертую и пятую пятидневки мая, когда зарегистрировано 28,7; 26,3 и 11,4 % общего числа за сезон. Приведенные материалы свидетельствуют о том, что мас-

Таблица 9

**Сроки пролета и численность (экз.) береговых ласточек в период весенней миграции по материалам ежедневных учетов (по пятидневкам)**

| Год | Апрель | | | | | | Май | | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V | |
| 1970 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 22 | 0 | 0 | 5 | — | 29 |
| 1971 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | — | 10 |
| 1972 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 35 | 5 | — | 40 |
| 1973 | 1 | 2 | 7 | 0 | 0 | 21 | 32 | 0 | 3 | 0 | — | 66 |
| 1974 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 45 | 19 | 1 | 0 | — | 70 |
| 1975 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 3 | 11 | 13 | 7 | 4 | 58 | 104 |
| 1981 | 0 | 0 | 0 | 3 | 25 | 0 | 38 | 11 | 7 | 126 | 3 | 213 |
| Всего . . | 1 | 3 | 14 | 3 | 31 | 30 | 153 | 43 | 53 | 140 | 61 | 532 |
| % к численности за сезон . | 0,2 | 0,6 | 2,6 | 0,6 | 5,8 | 5,8 | 29 | 8 | 10 | 26 | 11,4 | 100 |

Таблица 10

**Сроки пролета и численность (экз.) береговых ласточек в период весенней миграции по материалам отлова (по пятидневкам)**

| Год | Апрель | | | | | | Май | | | | | Всего птиц |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V | |
| 1970 | 8 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 55 | 0 | 0 | 2 | — | 68 |
| 1971 | 0 | 0 | 77 | 2 | 67 | 242 | 331 | 8 | 44 | 0 | — | 771 |
| 1972 | — | 0 | 3 | 39 | 128 | 25 | 41 | 7 | 155 | 156 | — | 547 |
| 1973 | 0 | 0 | 26 | 0 | 0 | 6 | 139 | 0 | 76 | 11 | — | 265 |
| 1974 | 0 | 10 | — | — | 4 | 1 | 123 | 330 | 12 | 37 | — | 517 |
| 1975 | 0 | 0 | 4 | 8 | 2 | 127 | 0 | 48 | 92 | 7 | 14 | 302 |
| 1976 | — | — | 0 | 2 | 157 | 52 | 388 | 187 | 9 | 194 | 0 | 989 |
| 1977 | — | — | — | — | — | 236 | 12 | 3 | 34 | 88 | 62 | 435 |
| 1980 | — | — | — | — | — | 0 | 1 | 12 | 1 | 6 | 2 | 20 |
| 1981 | 0 | 0 | 7 | 16 | 58 | 56 | 52 | 23 | 120 | 14 | 0 | 346 |
| Всего . . | 8 | 12 | 111 | 58 | 374 | 747 | 1146 | 647 | 445 | 621 | 90 | 4260 |
| % к численности за сезон . | 0,2 | 0,3 | 2,6 | 1,4 | 8,7 | 17,5 | 26,9 | 15,2 | 10,5 | 14,6 | 2 | 100 |

Примечание. 0 — отлова не было, прочерк — ловушки не установлены.

совые миграции береговых ласточек проходят несколько позднее, чем деревенских (см. табл. 1). Это позволяет предположить, что миграции птиц через перевал продолжаются и в начале июня. Материалы отловов также свидетельствуют о появлении первых береговых ласточек в первых пятидневках апреля (1970, 1974 гг.), когда они составляют 0,2—0,3 % общего количества, и о постепенном увеличении их численности к концу месяца — до 5,8 %. Отловы в последних пятидневках апреля в 10—20 раз превышают численность береговых ласточек в учетах. В среднем с 20 по 30 апреля было учтено восемь особей, отловлено 112. Наибольшая интенсивность пролета, по материалам отлова, отмечена в последней пятидневке апреля, первой, второй и четвертой пятидневках мая (табл. 10).

## Динамика численности береговых ласточек в течение сезона по данным отлова и ежедневным учетам

Сроки пролета и численность береговых ласточек в период весенней миграции, по данным отловов (1970—1977, 1980—1981 гг.) и учетов (1970—1975; 1981 гг.), идентичны — в календарном плане полностью совпадают все три пика численности: третья пятидневка апреля, первая и четвертая пятидневки мая. Такая же картина прослеживается и по средним многолетним материалам. Численность в пиках по отловам превышает таковую в учетах в среднем по годам в 4—5 раз.

Полное совпадение учетов и отловов наблюдается весной 1973, 1981 гг., частичное — 1970, 1971, 1974 гг., несоответствие — 1972, 1975 гг. Из семи лет, подлежащих сравнению, в пяти случаях отловы полнее отражали динамику численности береговых ласточек на пролете, поэтому в дальнейшем для характеристики пролета (как и в опытах с деревенскими ласточками) мы используем ежедневный отлов.

## Изменение массы тела береговых ласточек в течение весенней миграции

Регулярное взвешивание отловленных на пролете береговых ласточек показало, что среднесуточная масса тела подвержена изменению в течение всего миграционного сезона и колеблется в пределах от 10,7 до 16,0 г (табл. 11). В различные годы амплитуда изменяется в пределах 1,6—4,35 г. Средние значения за девять сезонов отлова таковы: амплитуда колебаний массы тела 14,66±0,272 г, минимальная среднесуточная масса тела 11,54±0,223 г.

Таблица 11

**Диапазон изменения среднесуточной массы тела береговых ласточек в течение весеннего миграционного сезона, г**

| Год | Максимальная масса ($M \pm m$) | Минимальная масса ($M \pm m$) | Амплитуда колебаний | Взвешено птиц, экз. |
|---|---|---|---|---|
| 1970 | 23,7 | 12,1 | 1,6 | 45 |
| 1971 | 15,35±0,40 | 11,0 | 4,35 | 212 |
| 1972 | 16,0±0,4 | 12,1 | 3,9 | 84 |
| 1973 | 14,74±0,42 | 11,1 | 3,64 | 113 |
| 1974 | 15,0 | 11,2 | 3,8 | 42 |
| 1975 | 13,8 | 10,7 | 3,1 | 67 |
| 1976 | 23,65 | 11,44 | 2,21 | 183 |
| 1980 | 24,5±1,63 | 12,58±0,60 | 2,42 | 10 |
| 1981 | 15,2 | 11,7 | 3,3 | 140 |
| В среднем ($M \pm m$) . . | 14,66±0,27 | 11,54±0,22 | 3,11±0,32 | 946 |

## Динамика массы тела и численности береговых ласточек в процессе весенней миграции

Как было показано, масса тела береговых ласточек на протяжении всего миграционного сезона изменяется в довольно широких пределах. Амплитуда составляет 3,11, или 23,7 % от средней массы тела, условно взятого среднего арифметического между минимальным и максимальным значениями. Исходя из того, что накопление жировых резервов, ведущее к возрастанию массы тела, наблюдается перед миграционным броском, снижение — после него, а оба эти фактора обусловливают массовость миграционных перемещений и численность птиц на пролете, мы попытались сравнить данные ежедневных отловов и изменений массы тела береговых ласточек.

При сопоставлении данных отдельных лет наблюдается ряд общих закономерностей: все кривые имеют волнообразное расположение, с более или менее острыми вершинами; увеличение численности совпадает по времени с возрастанием массы (рис. 7); в дни с минимальными отловами регистрируется минимальная среднесуточная масса тела; кривые динамики массы более плавные. Однако в 1973 и 1981 гг. масса и численность не повторяют друг друга в графиках по оси времени и не пропорциональны в величинах. Все это свидетельствует о некоторой взаимосвязи между численностью береговых ласточек в весенних отловах и массой тела их в эти дни. Для более точного установления взаимосвязи между двумя факторами мы провели корреляционный анализ сопряженности (табл. 12). Результаты обсчетов показывают довольно слабую корреляционную связь,

Таблица 12

**Коэффициенты корреляции между среднесуточной массой тела и численностью береговых ласточек в ежедневных отловах в период весенней миграции**

| Год | Коэффициент корреляции | Кол-во дней отловов и взвешиваний | Взвешено птиц, экз. |
|---|---|---|---|
| 1970 | —0,153±0,398 | 8 | 45 |
| 1971 | 0,204±0,302 | 10 | 212 |
| 1973 | 0,148±0,325 | 9 | 113 |
| 1975 | 0,418±0,270 | 11 | 67 |
| 1976 | 0,0726±0,307 | 13 | 183 |
| 1981 | 0,199±0,303 | 12 | 190 |
| Общая за 19 пиков пролета | 0,173±0,235 | | |

Таблица 13

**Суточная динамика пролета береговых ласточек в период весенней миграции (по материалам полных учетов), экз.**

| Год | Час суток | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| 1970 | 0 | 1 | 1 | 1 | 3 | 29 | 0 |
| 1971 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 20 |
| 1972 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 21 | 65 |
| 1973 | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 33 | 34 |
| 1974 | 2 | 2 | 1 | 1 | 5 | 13 | 31 |
| 1975 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 5 | 2 |
| Всего | 2 | 3 | 4 | 9 | 10 | 103 | 152 |
| % | 0,4 | 0,5 | 0,8 | 1,8 | 2,0 | 20,9 | 31,2 |

| Год | Час суток | | | | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | |
| 1970 | 1 | 4 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 43 |
| 1971 | 9 | 7 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 41 |
| 1972 | 11 | 70 | 7 | 2 | 13 | 6 | 22 | 159 |
| 1973 | 30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 103 |
| 1974 | 16 | 8 | 0 | 11 | 30 | 0 | 14 | 134 |
| 1975 | 7 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 21 |
| Всего | 74 | 31 | 7 | 13 | 46 | 11 | 36 | 501 |
| % | 13,2 | 6,0 | 1,4 | 2,6 | 9,5 | 2,2 | 7,4 | 100 |

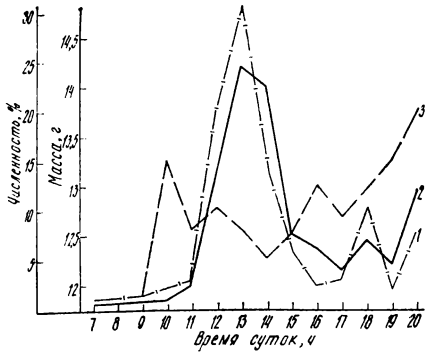



Рис. 7. Динамика численности и массы тела береговых ласточек на весеннем пролете в светлое время суток

*1* — численность по учетам 1970—1976 гг.; *2* — то же по отловам 1976 и 1981 гг.; *3* — масса тела по данным 1976 и 1981 гг.

варьирующую в пределах от слабой отрицательной до умеренной положительной, т. е. от —0,153 до 0,418. Слабая положительная связь имела место в 1971, 1973 и 1981 гг., умеренная положительная — в 1975 г., очень слабая отрицательная — в 1970 г. Коэффициент корреляции взаимосвязи массы тела в дни пиков пролета равен 0,173±0,235 (см. табл. 12), что свидетельствует об очень слабой положительной корреляции. Поэтому мы делаем вывод, что пролет через Чокпакский перевал весной не является стадией миграционного броска и не предшествует такому броску.

Исходя из данных о среднесуточной массе тела береговых ласточек в дни пиков пролета и численности в отловах вычислены теоретический ряд регрессии и уравнение прямой: $y=18{,}92x-165$, где $y$ — возможное отловленное число береговых ласточек в день пиков пролета, $x$ — среднесуточная масса тела (см. рис. 7). Как видно из графика, при увеличении массы тела возрастает численность береговых ласточек в отловах. При средней суточной массе тела 10 г возможен отлов 24 птиц, 12 г — 62, а при средней массе 14 г отлов будет составлять 100 особей в день. Сравним теоретические данные с практикой многолетних отловов. За период 1970—1977, 1980—1981 гг. на стационаре Чокпак с 10 апреля по 25 мая отловлено 4240 береговых ласточек, что составляет в среднем 9,4 особи в день. Численность в отловах колеблется от одной до 315 особей (1 мая 1971 г. взвешивание не проводили). В исследованных 19 пиках пролета численность колеблется от 12 до 183 особей в день, в среднем 76, масса тела в эти дни изменяется в пределах 12,1—13,46 г, составляя в среднем 12,74 г. Следует отметить, что самая высокая среднесуточная масса тела (13,46 г) зарегистрирована в день, когда были отловлены 183 особи,— 16 мая 1976 г., однако при такой же численности 3 мая 1976 г. среднесуточная масса тела составляла 12,27 г. Как видим, по одиночным данным зависимость установить трудно. Но, как было указано, численность в пиках пролета (76 особей) превышает таковую по всем отловам (9,4 особи) в 8 раз. Масса тела в среднем за исследованные годы и пики пролета одинакова — 12,74 г. Этим объясняется

низкий коэффициент корреляции между данными величинами (0,172) и малый прирост численности в теоретическом ряду регрессии — 20 особей.

### Суточная динамика пролета береговых ласточек в период весенней миграции

Материалы полных учетов, проводимых все светлое время суток раз в пятидневку на протяжении шести лет (1970—1975 гг.), позволяют судить о численности на пролете береговых ласточек и динамике их активности. Из 501 особи, зарегистрированной на пролете в период с 6 до 19 ч, преобладающее большинство (94,5 %) пролетело в генеральном направлении с 11 до 19 ч. В первые утренние часы отмечены лишь одиночные птицы (одна — пять особей за час учета), в 11 ч наблюдалось резкое увеличение числа птиц на пролете (20,9 %), достигшее к 12 ч 31,2 % — первого пика численности, который постепенно снижался к 14 ч до 6 %. Второй пик численности на пролете отмечен в 17 ч (9,5%) и третий — в сумерки (7,4%). Дневной пик пролета отмечался во все годы учета, предвечерний и вечерний — в 1972 и 1974 гг. (табл. 13). Данные отловов также указывают на пики численности в 12—14; 18 ч и вечерний до 21 ч, когда отлавливалось 56,5; 7,3 и 11,5 % всех пойманных за день птиц (табл. 14). Для сравнения нами выбраны годы с максимальными отловами и большим числом данных о массе тела.

### Взаимосвязь суточной динамики массы тела с ритмикой пролета в светлое время суток

Среднечасовая масса тела береговых ласточек колеблется все время отлова в пределах (среднее по отловам 1976 и 1981 гг.) от 11,7 до 14,1 г. Средняя масса тела весной 1976 г. составила $12{,}7 \pm 0{,}193$ г, весной 1981 г.— $13{,}24 \pm 0{,}264$ г, суммарная — $12{,}89 \pm 0{,}22$ г. Сопоставление изменений численности и массы на каждый час производили с учетом весеннего сдвига времени, количества взвешенных птиц, а также отловленных и учтенных на пролете в 1970—1975 гг.

Взвешивание в течение дня (по среднечасовым массам тела двух сезонов) показало, что утренняя масса береговых ласточек минимальна. Это объясняется отсутствием пищи в кишечнике из-за малого количества насекомых в первые утренние часы, энергетическими затратами на ночевку и несколькими часами полета, предшествующего поимке. К моменту первого пика пролета масса тела достоверно возрастает на 0,5—0,8 г по сравнению с предыдущими и последующими часами (см. табл. 14). В 16 ч наступает второй пик массы тела за день (13,2 г) и к 20 ч — третий (14,1 г).

Таблица 14

Динамика численности в отловах и масса тела береговых ласточек в светлое время суток весной 1976 и 1981 гг.

| Час суток | 1976 | | | 1981 | | | Отлов за 1 ч, % | Среднечасовая масса тела, г |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Отлов, экз. | Масса тела, г | Взвешено птиц, экз. | Отлов, экз. | Масса тела, г | Взвешено птиц, экз | | |
| 7 | 0 | — | 0 | 4 | — | 0 | 0,3 | — |
| 8 | 5 | — | 0 | 0 | — | 0 | 0,37 | — |
| 9 | 1 | — | 0 | 2 | 11,7 | 1 | 0,22 | 11,7 |
| 10 | 0 | — | 0 | 3 | 13,3 | 3 | 0,22 | 13,3 |
| 11 | 16 | 12,56 | 7 | 1 | — | 0 | 1,3 | 12,56 |
| 12 | 134 | 12,42 | 5 | 20 | 13,31 | 6 | 11,56 | 12,90 |
| 13 | 252 | 12,21 | 36 | 57 | 13,04 | 37 | 23,14 | 12,63 |
| 14 | 287 | 12,22 | 73 | 4 | 14,35 | 4 | 21,8 | 12,33 |
| 15 | 71 | 12,49 | 12 | 37 | 12,76 | 18 | 8,1 | 12,65 |
| 16 | 60 | 13,84 | 21 | 28 | 12,6 | 20 | 6,44 | 13,22 |
| 17 | 7 | 12,4 | 5 | 43 | 12,75 | 19 | 3,74 | 12,67 |
| 18 | 81 | 12,57 | 4 | 17 | 13,3 | 20 | 7,34 | 13,17 |
| 19 | 19 | 13,64 | 9 | 33 | 13,5 | 34 | 4,0 | 13,52 |
| 20 | 56 | — | 0 | 97 | 14,1 | 7 | 11,5 | 14,1 |
| Всего | 989 | — | 172 | 346 | | 169 | | |

Таблица 15

Взаимосвязь между массой тела и численностью в учетах и отловах береговых ласточек в период весенней миграции в светлое время суток

| Сравниваемые показатели | Коэффициент корреляции | Кол-во наблюдений, ч |
|---|---|---|
| Масса тела — отлов (1976 г.) | —0,500+0,327 | 9 |
| Масса тела — отлов (1981 г.) | 0,127+0,350 | 11 |
| Масса тела — отлов (1976 и 1981 гг.) | 0,03+0,316 | 12 |
| Масса тела 1976 и 1981 гг. — учеты 1970—1975 гг. | —0,100+0,281 | 12 |
| Отловы 1976 и 1981 гг. — учеты 1970—1975 гг. | 0,873+0,130 | 14 |

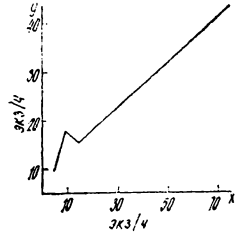



Рис. 8. Теоретическая линия регрессии взаимосвязи численности береговых ласточек в учетах ($y$) и отловах ($x$) в период весенней миграции

Для сопоставления динамики численности по данным учетов и отловов с изменением массы тела при дневной активности построены графики (рис. 8), дающие четкое представление о взаимосвязи между учетами и отловами, а также колебаниями массы тела в процессе дневной миграции. Видно, что в часы пиков активности (13—14, 11, 17) масса тела падает, в часы слабого пролета (10, 16, 19) возрастает. Согласованность хода кривых наблюдается в предсумеречные часы (19 ч), когда увеличивается численность в отловах и учетах, а береговые ласточки находятся в состоянии вечерней кормовой активности и масса тела повышается. Численность в этот период возрастает за счет особей, стремящихся достигнуть ночевки или начинающих ночную миграцию. Последний из доводов подтверждается большой вечерней массой и малой утренней, высокой численностью вечером и одиночными птицами в утренних отловах и учетах.

Корреляционный анализ взаимосвязи приводимых факторов, характеризующих процесс миграции (табл. 15), позволяет сделать следующие выводы. Отловы и полные учеты тесно сопряжены друг с другом и в одинаковой мере характеризуют суточную миграционную активность береговых ласточек. Отлов в 1976 г. 989 береговых ласточек за сезон (максимальное количество за все годы) и взвешивание из их числа 172 особей (19,4%) показали наличие умеренной отрицательной корреляции численности в отловах и массы тела в эти часы. Между численностью береговых ласточек в учетах и их массой также имеется отрицательная взаимосвязь.

По весеннему полевому сезону 1976 г. имеются данные о массе тела в период с 11 до 19 ч. Вычисляя коэффициент регрессии при средних значениях массы 12,7 г и среднечасовом отлове 103 особей, получаем, что отклонение массы от средней величины на 1 г приводит к изменению численности на 85 особей — зависимость обратная. Уравнение регрессии отлова по массе имеет вид: $y = 837 - 57{,}76x$. Из уравнения следует, что отлов за час максимален (260 птиц) при средней массе тела 10 г, при среднечасовой массе 12,7 г — 104, 11,7 г — 161, 13,7 г — 46 особей. Эти значения приближаются к действительным в весенний сезон 1976 г. (см. табл. 14) и вносят поправку в коэффициент регрессии: отклонение на 1 г массы изменяет отлов на 57 особей (зависимость обратная). Миграция в 1976 г. береговых ласточек проходила в сжатые сроки — 97,37 % всех птиц (963) было отловлено за 10 дней. Эти факты позволяют

предположить, что уменьшение среднечасовой массы тела, сопровождающееся увеличением численности птиц на пролете, связано с продолжительным миграционным полетом, предшествующим появлению береговых ласточек к моменту пика пролета в районе Чокпакского перевала. Это подтверждается и тем, что 68 % отловленных в светлое время суток птиц, приходящихся на дневной (с 12 до 14 ч) пик пролета, имеют массу тела 12,28 г, что ниже среднесуточной на 0,42 г (см. рис. 8).

Остановимся на соотношении учитываемых и отлавливаемых береговых ласточек на весеннем пролете. Эти показатели связывает коэффициент корреляции, равный 0,873±0,130, что говорит о сильной коррелятивной связи, и уравнение регрессии теоретически возможного количества береговых ласточек на пролете в зависимости от числа отлавливаемых за 1 ч таково: $y = 0{,}469x + 7{,}83$. Подставляя в уравнение численность в отловах, получаем возможное учитываемое число их (см. рис. 8). Видно, что если при отловах до 30 особей в час количество их в учете почти такое же, то при отлове 100 особей в час и больше число учитываемых птиц меньше почти вдвое. При расчетах уравнения были учтены число лет полных учетов (6), число лет сравниваемых почасовых отловов (2) и фактор сдвига времени с 1 апреля 1981 г. Положение, когда полные учеты дают численность на пролете меньше таковой отлавливаемых птиц или равную ей (при отлове 15 особей за час), подтверждается тем, что за 1970—1976 гг. в сумме была учтена 501 особь, а отловлено 2470. Если привести в равное соотношение количество дней отлова и учета, получим значения отлова 494, а учет останется прежним — 501. Отметим, что на весеннем пролете численность ласточек довольно низка и отловы редко превышают 15—30 особей в час.

## Связь хода весенней миграции с погодными факторами

Анализ зависимости весеннего пролета ласточек через Чокпакский перевал от погодных и метеорологических явлений позволил выявить наличие положительной корреляции с направлением и силой ветра. При попутном ветре без осадков интенсивной миграции (свыше 1 % за день от сезонной численности) не наблюдается. Встречный ветер до 3 баллов является сопутствующим фактором миграции, не влияющим на мощность пролета ($P = 0{,}128 \pm 0{,}143$). Усиление ветра с 3 до 7 баллов сопровождается уменьшением численности, коэффициент корреляции равен $-0{,}77 \pm 0{,}225$.

Температура воздуха в период пролета не оказывает существенного воздействия, поскольку среднесуточные температуры на протяжении срока пролета различаются незначительно (в ап-

реле — 11, в мае — 13 °С). Сопряженность с температурами в течение сезона недостоверна. Наличие осадков блокирует пролет, в момент их выпадения миграция отсутствует.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ взаимосвязи между численностью мигрантов и массой их тела на протяжении всего периода миграции показал, что в различные годы она может быть от умеренно положительной до умеренно отрицательной и не носит обязательного постоянного характера. Слабая корреляция и незначительный прирост численности при увеличении массы тела свидетельствуют о том, что перелет через Чокпакский перевал не предшествует миграционному броску и не завершает его. Вывод правомерен для пиков пролета и всего периода весенней миграции. Суточная активность ласточек на пролете носит волнообразный характер.

Масса тела мигрантов как в течение сезона, так и на протяжении всего светлого времени суток подвержена непрерывному изменению. У береговых ласточек связь массы тела и численности на пролете умеренно отрицательная, что объясняется длительным миграционным полетом, предшествующим достижению Чокпакского перевала. Это подтверждается тем, что среднечасовая масса тела на 0,42 г меньше в период пика дневной миграции. Большая вечерняя масса тела обоих видов предполагает возможность совершать ночные миграции, а низкая утренняя является показателем их завершения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Блюменталь Т. И. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект) // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., 1971. С. 111—182. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 50).

2. Гаврилов Э. И. Методика сбора и обработки материалов по количественной характеристике видимых миграций птиц // Методы изучения миграций птиц. М., 1977. С. 96—117.

3. Гаврилов Э. И. Сезонные миграции птиц на территории Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1979. 255 с.

4. Дольник В. Р. Изучение физиологических основ волнообразной миграции некоторых воробьиных в Прибалтике // Материалы конференции по изучению миграций и охраны птиц Балтийского бассейна. Тарту, 1974. С. 24—26.

5. Дольник В. Р. Физиологические основы миграций птиц // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.; Л., 1965. С. 12—22.

6. Дробищенко Н. И., Львов Д. К., Кирюшенко Т. Б., Каримов С. К., Роговая С. Г. Связь птиц с арбовирусами // Тезисы докладов Второй Всесоюзной конференции по миграции птиц. Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 259—260.

7. Ивантер Э. В. Основы практической биометрии. Петрозаводск. 1979. 96 с.

8. Ковшарь А. Ф. Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата: Наука, 1966. 435 с.

9. Кумари Э. В. Ласточки и стрижи как модель экологических и физиологических исследований // Сообщение Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц. Таллинн, 1981. С. 3—9.

10. Люлеева Д. С. Некоторые особенности биологии ласточек в период миграции // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., 1971. С. 183—225.

11. Остапенко М. М., Третьяков Г. П., Шерназаров Э., Лаповенко Е. Миграции птиц в Юго-Западных Кызылкумах // Миграции птиц в Азии. Алма-Ата, 1976. С. 127—142.

12. Сема А. М., Шимов С. В. Скорость полета некоторых птиц во время осенней миграции // Материалы Всесоюзной конференции по миграции птиц. М., 1975. Ч. 1. С. 89—91.

13. Умрихина Г. С., Джурабаева Е. Н., Остапенко М. М. Миграции птиц в северо-западной части Чуйской долины // Миграции птиц в Азии. Алма-Ата, 1976. С. 182—197.

14. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Наука, 1963. С. 323.

15. Фролов Ю. П. Математические методы в биологии. Куйбышев: Кн. изд-во, 1979. 79 с.

*С. Н. ПОСТНИКОВ*

# ПОСТУПЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ С ПИЩЕЙ У ОВСЯНКОВЫХ ПТИЦ (EMBERIZINAE) ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

В мировой фауне птиц 190 видов овсянок, 34 из них распространены в Евразии СССР. Наиболее мелкий вид — овсянка-крошка массой 14 г, а крупный — пуночка, достигающая 54 г, оба гнездятся в Субарктике. Пуночка — единственный вид, встреченный на Северном полюсе, но только в летний период; зимой она вынуждена мигрировать в умеренные широты, так как ее экологические адаптации не позволяют ей зимовать в Субарктике [12], тогда как физиологические приспособления вполне обеспечивали ее успешное выживание при наиболее низких температурах континента и коротком фотопериоде в уличных вольерах в Якутске [4]. Овсянки — слабо изученная в биоэнергетическом отношении группа птиц, хотя их близость к вьюрковым и ткачиковым дает возможность для понимания основных адаптивных особенностей. Распространение видов этого подсемейства, освоивших различные широты Евразии, где сезонная амплитуда температур достигает 100 °С, определяется приспособительными возможностями, которые тесно связаны с адаптивными изменениями массы тела [13, 15, 16, 18].

В энергетике птиц широко используются общие принципы аллометрических изменений основных параметров энергетики, которые зависят от массы тела [1, 14]. При этом допускается, что поступление и расход энергии в организме птиц идут линейно. Зависимости различных показателей энергетики от массы тела выражаются степенными функциями $M = am^b$ [1, 14]. Эмпирически найденные константы, из которых $a$ задает уровень регрессии, а $b$ — ее наклон, позволяют вычислить необходимый параметр энергетики, подставляя массу тела птицы в уравнение [1, 14]. При отсутствии эмпирических видовых констант $a$ и $b$ возможны расчеты по формулам с использованием величин констант сходных по массе видов. Для этого необходимо знать возможные изменения параметров энергетики у видов со сходной массой тела. У одного вида она имеет суточную и сезонную динамику и изменяется под влиянием факторов сре-

ды [5, 6, 8—11]. В этом случае расчетные энергетические параметры птиц отличаются, поэтому нами были изучены особенности поступления энергии у птиц разных видов с одинаковой или близкой массой. При этом оказалось, что в семействе вьюрковых исследованные 14 видов птиц, разбитых на шесть групп по массе тела, в каждой из групп значительно различались по особенностям поступления энергии с пищей зимой и летом в естественных условиях [11]. Анализ этих и предыдущих наших данных об энергетических затратах при низких температурах не дал четкой линейной связи между количеством поступления энергии и понижением температуры среды [8—11]. Подобные построения, основанные на представлениях о линейной зависимости, очевидно, хорошо демонстрируют межвидовые отличия. Для трактовки особенностей поддержания энергетического баланса вида важно понять, как он адаптируется в тот или иной сезон и каковы закономерности поступления и расхода энергии, полученной с пищей, в различных интервалах температур.

Цель настоящей работы — изучение особенностей поступления энергии с пищей у различных овсянок и сравнение энергетики видов с близкой массой тела.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучены особенности поступления энергии с пищей у шести видов овсянок Евразии. Птиц отлавливали на Среднем Урале, в Казахстане (Чокпакский перевал) и Субарктике (пойма Обской губы). Летние опыты (май — июнь) с пуночками и лапландскими подорожниками проведены в Субарктике, все другие и зимние (декабрь — февраль) — на Среднем Урале в г. Екатеринбурге (56°30′ с. ш.). Птиц содержали в уличных вольерах размером 15×3×2,5 м и после привыкания их к условиям эксперимента помещали на опыты. Птиц, у которых масса тела во время экспериментов уменьшалась, помещали заранее в клетки и ежедневно сравнивали их массу в 24 ч. После стабилизации массы тела (с допустимыми отклонениями не более 2%) проводили опыты.

Поступление энергии с пищей оценивали по количеству съедаемой пищи и ее усвоению при различных температурах среды. Птиц помещали в металлические клетки размером 35×22×26 см с картонными подносами, где находились навески кормов, доведенных предварительно до постоянной массы при температуре 60° С. Клетки со всех четырех сторон были защищены прозрачной пленкой, а при кормлении живыми червями использовали пластмассовые подносы. Калорийность подсолнечного семени определена нами в 7,141 ккал/г, проса — 4,414, овсянки — 4,81, больших мучных червей — 2,4, мелких (более 1 см) — 2,1 ккал/г. Все данные получены при измерениях на смеси кормов, позволяющей птицам выбирать семена необходимого со-

Таблица 1

**Суточное поступление энергии при различных температурах у камышовой (*Emberiza schoeniclus* L.) и садовой (*Emberiza hortulana L.*) овсянок**

| Температура, °С | Камышовая овсянка ($n=\frac{22*}{12}$) | | | Садовая овсянка ($n=\frac{14*}{13}$) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Масса тела, г | Усвоенная энергия, ккал | | Масса тела, г | Усвоенная энергия, ккал | |
| | | на птицу | на 1 г массы | | на птицу | на 1 г массы |
| Лето | | | | | | |
| +30 | 19,1 | 16,53 | 0,86 | — | — | — |
| +20 | 21,57 | 18,18 | 0,82 | 23,91 | 21,39 | 0,89 |
| +10 | 21,46 | 19,15 | 0,88 | 23,66 | 21,41 | 0,91 |
| 0 | 23,99 | 22,58 | 0,94 | 24,35 | 30,63 | 1,26 |
| Изменение в интервале от 0 до +30 °С, % | 26 | 17 | 8 | 2 | 30 | 30 |
| Изменение на 1 °С | — | —0,20 | —0,003 | — | 0,462 | 0,019 |
| Зима | | | | | | |
| 0 | 24,0 | 21,01 | 0,9 | 23,87 | 26,35 | 1,13 |
| —10 | 21,28 | 18,82 | 0,91 | 24,61 | 24,42 | 1,0 |
| —20 | 20,25 | 22,8 | 1,13 | — | — | — |
| Изменение в интервале от 0 до —20 °С, % | —19 | 9 | 26 | 3 | —8 | —13 |
| Изменение на 1 °С | — | 0,09 | 0,012 | — | —0,193 | —0,013 |

* В числителе — количество данных в летний период, в знаменателе — в зимний (здесь и в табл. 2, 3).

става и живых насекомых. Калорийность экскретов определена в каждом опыте отдельно. Подробно методы изучения описаны нами ранее [7—9]. Выполнено 240 опытов по измерению энергии существования, каждый из которых продолжался 2—3 сут.

Придерживаясь схемы потока энергии в организме птиц и классификации энергий, рекомендованной В. Р. Дольником [14], мы обсуждаем особенности изменения усвоенной энергии, так как в летний период сложно разделить затраты на энергию существования и продуктивную.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Масса тела — интегральный показатель поддержания энергетического баланса животных, поэтому при рассмотрении данных мы объединили птиц по группам исходя из массы тела — от меньшей к большей, сравнивая энергетику видов близкой массы. Овсянки с наименьшей массой тела изменяли ее от 20 до 25 г (табл. 1). У садовой овсянки масса тела оставалась

почти без изменений во всем изученном температурном интервале, тогда как у камышовой колебания массы в оба сезона были достаточно выражены.

В летний период при повышении температуры у камышовой овсянки масса тела уменьшилась на 20 %, тогда как у садовой — на 2%. У первой масса тела при повышении температуры от 0 до +10 °С уменьшилась, в интервале от +10 до +20 °С — не изменялась, от +20 до +30 °С уменьшилась на 11 %, а у второй — уменьшилась с 24,35 г при 0 °С до 23,66 г при +10 °С и в дальнейшем возрастала до 23,91 г. В зимний период у камышовой овсянки при понижении температуры от 0° до —20 °С масса тела уменьшилась на 19 %, тогда как у садовой в интервале от 0° до —10 °С увеличивалась на 3 %. Изменения массы тела у обоих видов проходили неравномерно, а зимой и разнонаправленно.

Поступление усвоенной из пищи энергии у камышовой овсянки летом следовало за изменениями массы тела, у садовой при повышении температуры от 0° до +20 °С уменьшилось на 30 %. В зимний период при понижении температуры от 0° до —20 °С камышовая овсянка была способна увеличивать поступление энергии с пищей с 21,01 до 22,8 ккал/(птицу·сут), или на 9 %, а садовая даже при понижении температуры от 0° до —10 °С снижала усвоенную энергию с 26,35 до 24,42 ккал/(птицу·сут), или на 8 %, что свидетельствовало об отрицательном балансе энергии, полученной за сутки, хотя масса тела и увеличивалась.

В летний период при увеличении температуры среды усвоенная энергия, рассчитанная на 1 г массы тела, у камышовой овсянки снижалась меньше, чем у садовой, и скорость ее уменьшения на 1 °С у садовой овсянки была значительно больше. Зимой камышовая овсянка при понижении температуры увеличивала усвоение энергии на 1 г массы тела (26 %), тогда как садовая снижала его на 13 %. Соответственно и скорость потребления усвоенной энергии, хотя и близка по величине, разнонаправленна у видов. При приближении к максимальным и минимальным температурам среды поступление усвоенной энергии в расчете на 1 г массы тела у камышовой овсянки увеличивалось, а у садовой уменьшалось.

Из изложенного следует, что интенсивность поступления энергии с пищей у садовой овсянки зимой и летом была на близком уровне, тогда как у камышовой наблюдались более выраженные регуляции энергетического баланса при изменении температуры.

Следующая анализируемая нами группа — овсянки с массой тела от 26 до 33 г (табл. 2). У обыкновенной овсянки масса тела при приближении к крайним температурным границам существования уменьшилась, что было больше выражено летом (на 23 %), чем зимой (на 6 %), тогда как у белошапочной при

Таблица 2

**Суточное поступление энергии при различных температурах у обыкновенной (*Emberiza citrinella* L.) и белошапочной (*Emberiza leucocephalos* Gm.) овсянок**

| Температура, °С | Обыкновенная овсянка ($n = \frac{51*}{14}$) | | | Белошапочная овсянка ($n = \frac{20*}{9}$) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Масса тела, г | Усвоенная энергия, ккал | | Масса тела, г | Усвоенная энергия, ккал | |
| | | на птицу | на 1 г массы | | на птицу | на 1 г массы |
| Лето | | | | | | |
| +30 | 26,55 | 16,3 | 0,6 | — | — | — |
| +20 | 27,88 | 21,1 | 0,76 | 29,63 | 23,44 | 0,8 |
| +10 | 29,21 | 23,77 | 0,81 | 29,37 | 23,82 | 0,81 |
| 0 | 32,66 | 25,5 | 0,78 | 29,1 | 30,79 | 1,1 |
| Изменение в интервале от 0 до +30 °С, % | 23 | 56 | 30 | —2 | 31 | 38 |
| Изменение на 1 °С | — | 0,31 | 0,006 | — | 0,368 | 0,015 |
| Зима | | | | | | |
| 0 | 30,33 | 30,16 | 1,0 | 30,93 | 19,55 | 0,63 |
| —10 | 30,1 | 29,33 | 0,84 | 31,58 | 25,59 | 0,81 |
| —20 | 28,65 | 35,11 | 1,23 | 29,18 | 34,16 | 1,2 |
| Изменение в интервале от 0 до —20 °С, % | —6 | 16 | 23 | —6 | 75 | 90 |
| Изменение на 1 °С | — | 0,25 | 0,012 | — | 0,731 | 0,029 |

повышении температуры летом масса тела несколько увеличилась (на 2 %), а при понижении зимой от 0° до —20 °С уменьшилась на 6 %. Способности к регуляции энергобаланса с помощью изменений массы тела у обыкновенной овсянки в летний период были значительно выше, чем у белошапочной, тогда как в зимний период у обоих видов они близки.

Поступление энергии с пищей у обыкновенной овсянки при понижении температуры среды во всем температурном интервале увеличивалось, и летом возрастание было бóльше (56%), чем зимой (16%). У белошапочной овсянки значительнее различия усвоенной энергии по сезонам при 0 °С, чем у обыкновенной, а величина возрастания энергии при понижении температуры у нее была больше зимой (75 %), чем летом (31 %). Сезонные различия в поступлении усвоенной энергии, ккал/(птицу·1 °С), у обыкновенной овсянки менее выражены (летом — 0,31, зимой — 0,25), чем у белошапочной (летом — 0,368, зимой — 0,731).

У обыкновенной овсянки летом усвоенная энергия, рассчитанная на 1 г массы тела, при увеличении температуры среды снижалась на 30%, тогда как у белошапочной — на 38%, и при

Таблица 3

**Суточное поступление энергии при различных температурах у лапландского подорожника (*Calcarius lapponicus* L.) и пуночки (*Plectrophenax nivalis* L.)**

| Температура, °С | Лапландский подорожник ($n = \frac{21^*}{16}$) | | | Пуночка ($n = \frac{23^*}{26}$) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Масса тела, г | Усвоенная энергия, ккал | | Масса тела, г | Усвоенная энергия, ккал | |
| | | на птицу | на 1 г массы | | на птицу | на 1 г массы |
| **Лето** | | | | | | |
| +20 | 24,9 | 16,36 | 0,67 | 32,71 | 24,84 | 0,77 |
| +10 | 25,48 | 25,12 | 0,98 | 31,0 | 26,3 | 0,8 |
| 0 | 25,84 | 30,25 | 1,16 | 36,0 | 26,86 | 0,75 |
| Изменение в интервале от 0 до +20 °С, % | 4 | 85 | 73 | 10 | 8 | —3 |
| Изменение на 1 °С | 0,047 | 0,695 | 0,025 | 0,165 | 0,10 | —0,001 |
| **Зима** | | | | | | |
| 0 | 25,5 | 24,5 | 0,96 | 33,56 | 23,02 | 0,69 |
| —10 | 26,65 | 26,43 | 0,99 | 34,44 | 24,32 | 0,71 |
| —20 | 25,35 | 27,5 | 1,08 | 32,65 | 28,24 | 0,86 |
| —30 | 24,8 | 29,1 | 1,17 | 34,97 | 31,06 | 0,88 |
| —40 | — | — | — | 34,1 | 32,46 | 0,95 |
| Изменение в интервале от 0 до —30 °С, % | —2,7 | 19 | 22 | 6 | 41 | 38 |
| Изменение на 1 °С | —0,023 | 0,153 | 0,007 | 0,0135 | 0,236 | 0,007 |

расчете на 1°С скорость поступления усвоенной энергии у первой была ниже (0,006), чем у второй (0,015), более чем в 2 раза. Зимой эти величины еще больше различались.

Сравнение обыкновенной и белошапочной овсянок показало, что в летний период для первой характерны более высокие амплитуды изменений усвоенной энергии, чем для второй, а в зимний период они в 4 раза ниже у обыкновенной овсянки, чем у белошапочной. Эти два вида практически с одинаковой массой тела различно реагируют на температуру среды величиной усвоенной энергии.

Овсянку с наибольшей массой тела — пуночку, в наших опытах достигающую массы 36 г, мы будем сравнивать с лапландским подорожником (26,65 г), так как оба вида гнездятся в Субарктике. Масса тела у лапландского подорожника летом при повышении температуры от 0° до +20 °С уменьшилась с 25,84 до 24,9 г, или на 4 % (табл. 3), а у пуночки — на 10 %.

У лапландского подорожника при температуре 0 °С масса тела в оба сезона примерно одинакова, у пуночки она больше летом. В зимний период у этих овсянок масса тела незначительно изменялась при изученных температурах, оставаясь на близком уровне. Поступление энергии с пищей у лапландского подорожника летом при повышении температуры от 0 до +20 °С уменьшилось на 85 %, что в 11 раз больше, чем у пуночки. Зимой при понижении температуры от 0 до —30 °С усвоенная энергия у пуночки увеличилась на 35 %, у лапландского подорожника всего на 19 %, что свидетельствовало о высоких способностях к потреблению большего количества корма у первого вида.

При расчете на 1 г массы тела усвоенная энергия у лапландского подорожника летом при повышении температуры уменьшилась на 73 %, а у пуночки увеличилась на 3 %. Зимой у пуночки при понижении температуры среды от 0 до —30 °С усвоенная энергия при расчете на 1 г массы тела увеличилась на 28 %, у лапландского подорожника всего на 22 %. Летом у второго вида поступление энергии с пищей было больше, что свидетельствует о его более высокой реакции на изменения температуры. Зимой у пуночки поступление усвоенной энергии было в 2 раза больше, чем у лапландского подорожника.

Сравнения особенностей поступления энергии с пищей у лапландского подорожника и пуночки показали, что в летний период для первого характерны большие амплитуды изменений усвоенной энергии, чем для второй. Зимой же пуночка больше потребляла энергии с пищей.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее обширное исследование по энергетике овсянок принадлежит Вальгрену [17]. Он сравнивал энергетику обыкновенной и садовой овсянок в Скандинавии и показал, что термонейтральная зона у обыкновенной овсянки находится между +25 и +35 °С, а у садовой гораздо выше — в интервале от +32 до +38 °С. У садовой овсянки кривые метаболизма повышались, когда температура среды опускалась ниже +25 °С и теплопродукция увеличивалась на 0,7 ккал/(град·ч) на каждый градус. А у обыкновенной овсянки при температуре ниже +20 °С теплопродукция повышалась на 0,49 ккал. Температурный коэффициент у садовой овсянки при температуре от +25 до —11 °С составлял 5,26 %, а у обыкновенной в интервале от +20 до —17 °С был 3,2%. При всех температурах между +20 и —15 °С метаболизм обыкновенной овсянки составлял 75 % от метаболизма садовой. Зона температурной регуляции для обыкновенной овсянки находится между —36 и +34 °С, а у садовой — между —15 и +40 °С. Обыкновенная овсянка выдерживала температуру на 20 °С ниже, чем садовая, а садовая —

на 6 °С выше. В заключение Вальгрен пишет, что оба вида овсянок похоже реагировали на холод.

С позиций современной энергетики птиц, анализ энергетических параметров следует начинать с массы тела [1, 14], которая имеет сезонную и суточную динамику [5, 6]. Кенди, В. Р. Дольник и В. М. Гаврилов [14] приводят формулы энергии существования (*EE*), полученные по 15 видам овсянок мировой фауны. Так, для фотопериода 10Д14Т при температуре —30 °С зимой $M=2{,}030W^{0{,}5314}\pm1{,}205$ при $r=0{,}8$, а в тот же период при 0 °С $M=4{,}158W^{0{,}5291}\pm1{,}077$. Обращает внимание высокая величина $r$, тогда как наши расчеты уравнений линейной регрессии поступления усвоенной энергии от температуры среды только у некоторых видов достигли 0,6. Возможно, это связано с тем, что названные авторы использовали для расчетов работы, где измерения были проведены в климатических камерах. Приведенные ими зимние уравнения с использованием температуры +30 °С косвенно подтверждают это. В естественных условиях птицы, несомненно, по-другому используют энергобюджет, чем в климатических камерах.

В упомянутой работе [14] авторы приводят видовые уравнения зависимости *EE* от температуры среды и литературные материалы. Так, для садовой овсянки в зимнее время при 7—12-часовом фотопериоде видовое уравнение *EE*, ккал/(птицу·сут) =25,6—0,380Т, а летом при 15—24-часовом *EE*, ккал/(птицу·сут) =27,4—0,415 при массе тела 26,5 г. Наши садовые овсянки были легче, но усвоенная энергия у них летом при 0 °С была выше на 4 ккал/(птицу·сут). Уровень снижения ее при росте температуры от 0 до +20 °С в наших опытах был выше, чем у названных авторов [14]. В зимний период наши данные при 0 °С были близки к материалам Кенди, В. Р. Дольника и В. М. Гаврилова, однако даже в интервале от 0 до —10 °С в зимний период при температуре —10 °С у садовых овсянок наблюдалось меньшее усвоение пищи, чем при предшествующей температуре 0 °С. Это свидетельствовало о неспособности садовой овсянки увеличивать поступление энергии с пищей при понижении температуры. Подобное наблюдал и Вальгрен [17], когда после пятичасового пребывания при температуре —11 °С уровень обмена у его садовых овсянок был выше, чем при температуре —17 °С. Он полагал, что летальная температура у этого вида —15 °С, но температура тела в этой серии опытов была 39,5 °С, что близко к норме. Видимо, необходимо отличать гибель птиц от истощения энергетических ресурсов в результате неспособности аккумулировать за день необходимое количество энергии от смерти непосредственно от холода.

Садовая овсянка — европейский гнездящийся вид, и только небольшой участок ареала в умеренной зоне заходит в Азию. Гнездовой и зимовочный ареалы разобщены, и вид зимует в

Центральной Африке. В период пребывания садовой овсянки на гнездовании и на зимовке температура среды выше 0 °С, т. е. вид не встречается с отрицательными температурами. Искусственная задержка нами птиц в местах гнездования на зимовку создает им необходимость для активных поисков энергии. Короткий световой день лимитирует поступление пищи, и наблюдается снижение массы тела в связи с отрицательным балансом.

Камышовая овсянка на гнездовании распространена от Скандинавии до Камчатки, и ее северная граница обитания близка к началу зоны вечной мерзлоты, а на юге в степной зоне смешиваются гнездовой и зимовочный ареалы и последний достигает на западе севера Африки, а на востоке в Китае зимовки доходят до 12° с. ш. Камышовая овсянка — европейско-азиатский вид, и только небольшой участок зимовочного ареала расположен на севере Африки. Этот вид в течение года обитает в условиях резко континентального климата.

У первой пары сравниваемых овсянок с массой тела от 20 до 25 г наибольшие материалы получены в летний период, когда, несмотря на колебания массы тела, она в среднем за сезон у обоих видов была близка — 23,13 и 23,97 г (см. табл. 1). В работе [14] у камышовой овсянки приводится масса в 18,2 г, а для садовой летом — 24,3, зимой — 27 г. Г. Вальгрен [17] проводил свои эксперименты на птицах массой 22 г, что меньше, чем у нас.

Для камышовой и садовой овсянок общий принцип энергетических адаптаций близок к показанному Вальгреном [17] для последней и обыкновенной. Из табл. 1 следует, что эти различия у сравниваемых видов с одинаковой массой тела менее глубоки, чем приведенные в работе [17]. Это результат как близости массы тела, так и большего сходства энергетических адаптаций видов.

Исследованные нами овсянки с массой тела от 26 до 33 г обитают в умеренной зоне. У обыкновенной овсянки гнездовой ареал находится в умеренной зоне Евразии, и на зимовки она проникает до северо-западной Африки, тогда как белошапочная овсянка — азиатский вид с четко разделенным гнездовым и зимовочным ареалами. Изучая температурные границы выживания обыкновенных овсянок, Вальгрен [17] в экспериментальных условиях показал, что у адаптированных к низким температурам птиц температура выживания, рассчитанная на основе метаболического коэффициента, может достигать —75 °С. Величина ректальной температуры у этого вида до и после опытов при температуре —17 °С в 15 ч 30 мин составляла 41,2 и 40,7 °С, а при экспозиции в 17 ч 30 мин она была 41,5 и 40,6 °С. Небольшое содержание $CO_2$ в выдыхаемом воздухе показывало, что обыкновенные овсянки нечувствительны к этой температуре. Наши материалы свидетельствуют, что в летний период усвоенная энергия у обоих видов в интервале температур от 0 до

+20 °С увеличивалась сходно, причем температурный коэффициент у белошапочной овсянки был в 2 раза больше (0,015 против 0,006), чем у обыкновенной. Зимой у белошапочной увеличение поступления усвоенной энергии было более чем в 4 раза выше, чем у обыкновенной. Различия в температурных коэффициентах зимой были у видов те же, что и летом.

Кенди, В. Р. Дольник и В. М. Гаврилов [14] приводят видовые уравнения энергии существования для обыкновенной овсянки. Так, зимой *EE*, ккал/(птицу·сут) =23,3—0,310T, летом *EE* ккал/(птицу·сут) =26,9—0,413T. Сравнение коэффициентов этих уравнений с нашими показало, что зимой при 0 °С усвоенная энергия в наших опытах была на 6 ккал/(птицу·сут) выше, а температурный коэффициент ниже; летом же количество усвоенной энергии из пищи при 0°С примерно одинаково и различия составили всего 1,4 ккал/(птицу·сут), а температурный коэффициент был ниже на 1/4. Возможно, наши различия с материалами из работы [14] — результат специфики изученных популяций. Последнее является следствием обитания наших птиц в климате с более низкими температурами, где сезонные амплитуды температур выше и зима более продолжительная, чем в районе работ наших коллег [14]. Важно подчеркнуть, что интенсивность обмена веществ у наших обыкновенных овсянок в оба сезона ниже, чем у видов из Прибалтики и московского зоопарка [14]. Эти выводы подтверждает и большая средняя масса наших птиц, она была больше на 3—5 г, чем у птиц, изучаемых этими исследователями (27,1 г). Они же [14] приводят уравнение для белошапочной овсянки в зимний период: *EE*, ккал/(птицу·сут) =22,8—0,373T. Эти данные еще интересней, так как наши овсянки (см. табл. 2) оказались со значительно большей массой, чем исследуемые в [14] — 22,5 г, и потребляли при 0 °С меньше энергии из пищи, но температурный коэффициент при этом у наших птиц был в 2 раза выше, чем у птиц наших коллег. Что это? Популяционные особенности регуляции энергобаланса птиц или общие закономерности энергетической стратегии освоения климата высоких широт? Реакция поступления усвоенной с пищей энергии при изменении температуры среды свидетельствовала о более высоких адаптивных возможностях обыкновенных овсянок к перенесению низких температур по сравнению с белошапочными.

Наибольшая масса тела среди овсянок Евразии — у просянки, но по амплитуде вариаций размеров птиц даже в одной стае отличается пуночка. В. К. Рябицев при весеннем отлове пуночек в пойме р. Оби (пос. Пуйко, 66° с. ш.) обнаружил птиц с массой от 29 до 53 г (устное сообщение). Большая вариабельность массы тела у пуночек говорит о значительных адаптивных возможностях вида.

У лапландского подорожника при температуре 0 °С масса тела зимой и летом примерно одинакова, а у пуночки на 2 г

больше летом (см. табл. 3). Изменения массы тела у этих видов колебались при разных температурах, что свидетельствовало о меньшей взаимосвязи их у овсянок наибольшей величины.

Одним из важных стратегических путей поддержания энергетического баланса, который мы наблюдали зимой у лапландского подорожника при температуре —30 °С, а у пуночки при —40 °С, является снижение массы тела по сравнению с предыдущей температурой (которая на 10 °С выше) при одновременном значительном увеличении потока энергии с усвоенной пищей. Возникает вопрос: снижение массы тела — это результат отрицательного энергобаланса или влияние комплекса адаптаций, способствующих уменьшению массы тела птиц за счет потери части воды? Такое снижение массы тела, несомненно, носит адаптивный характер, так как подобную картину мы наблюдали у чечетки и щура при низких температурах, а у некоторых видов и летом [6, 8, 9, 11], но механизм этого явления не ясен.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Общие принципы аллометрических изменений основных параметров энергетики при адаптациях к условиям обитания, климату и сезону у птиц разных таксонов // Экологическая энергетика животных. Пушино, 1988. С. 40—42.

2. Кулакова Л. В., Постников С. Н. Особенности пищеварения некоторых воробьиных птиц зимой // Миграции и экология птиц Сибири. Якутск, 1979, С. 153—154.

3. Находкин Н. А. Материалы по биоэнергетике некоторых воробьиных птиц в зимний период // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 118—120.

4. Находкин Н. А. Особенности поддержания энергетического баланса полевых и домовых воробьев, пуночек, зимующих в Центральной Якутии // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 40—50.

5. Постников С. Н. Вес тела и способности к поддержанию энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Т. 1. С. 188—192.

6. Постников С. Н. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 3. С. 402—406.

7. Постников С, Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц // Зоол. журн. 1976. Т. 5, вып. 3. С. 463—466.

8. Постников С. Н. Особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977.

9. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 80—126.

10. Постников С. Н. Пути поддержания энергетического баланса воробьиными птицами в зимний период // Миграции и экология птиц Сибири. Новосибирск, 1981. С. 17—26.

11. Постников С. Н. Поступление энергии из пищи у вьюрковых птиц (Fringillidae) при различных температурах // Энергетика питания и роста животных. Свердловск, 1980. С. 3—18.

12. Постников С. Н. Заключение // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 147—148.

13. Evans P. R. Winter fat deposition and overnight survival of yellow buntings (*Emberiza citrinella* L.) // J. Animal. Ecol. 1969. Vol. 38, N 2. P. 415—423.

14. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystems. International Biological Programme / Ed. J. Rinowski, S. C. Kendeigh. Cambridge, 1977. Vol. 12. P. 125—204.

15. King J. R., Farner D. S. The adaptive role of winter fattening in the white-crowned sparrow with comments on its regulation // Amer. Natur. 1966. Vol. 100, N 914. P. 403—418.

16. Steen J. Climatic adaptation in some small northern birds // Ecology. 1958. Vol. 39. P. 625—629.

17. Wallgren H. Energy metabolism of two species of the genus Emberiza as correlated with distribution and migration // Acta Zool. Fennica. 1954. Vol. 84. P. 5—110.

18. Zimmerman J. L. Bioenergetics of the Dickcissel, Spiza americana // Physiol. Zool. 1965. N 38. P. 370—389.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ · 1993

*Л. А. КОВАЛЬЧУК*

# АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUFOCANUS* SUNDEVALL)

Высокая экологическая пластичность лесных полевок обеспечивает им ареал значительной географической протяженности в широтном направлении — от 38 до 69° с. ш. Исследователями отмечены как эвритопность у одних видов полевок (рыжих и красных), так и избирательность к специфике местообитания — у других (красно-серых) во всех зонах обширной территории Евразии [8, 17]. Тесно связанные с лесной и лесостепной зонами, эти мышевидные грызуны населяют горные системы, поднимаясь до 2000 м над ур. моря [6, 27, 28, 31]. Стандартными, общепринятыми у зоологов морфофизиологическими методами «никаких приспособлений к освоению тундры у типичных лесных видов обнаружить не удается» [24, с. 123].

Настоящая работа представляет собой раздел комплексных исследований экологических закономерностей полевок различных климато-географических зон в естественной среде их обитания и посвящена изучению этой проблемы с помощью физиологических и биохимических методов. Особое внимание уделяется энергетическим и пластическим аспектам адаптации, лежащим в основе эволюционной стратегии млекопитающих.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования использованы красно-серые полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846), доставленные из горно-лесной зоны Южного Урала (Иремельский горный массив), горно-лесной и лесотундровой зон Полярного Урала. В эксперимент брали самцов двух- и трехмесячного возраста. Основной обмен у полевок замеряли по потреблению кислорода газоанализатором типа МН-5130 в миллилитрах $O_2$ на 1 г сырой массы животного за 1 ч времени. Параметры окислительного метаболизма тканей определяли полярографическим методом с помощью закрытого электрода Кларка в ячейке объе-

мом 1 мл при температуре +37 °С. Исследования проводили на животных, доставленных из природной среды их обитания и предварительно прошедших акклимацию в условиях вивария на протяжении двухнедельного срока.

Условия холодового стресса создавали с помощью пульта глубокого охлаждения. Полевок индивидуально помещали на 20—40 мин в холодильную камеру при температуре —20 °С. При этом животные лишались двигательной активности. Фиксирование полевок в остром опыте дает возможность вскрыть резервные механизмы срочной мобилизации без поправок на поведение как компенсирующий вегетативный механизм. Для решения вопроса температурного гомеостазиса красно-серой полевки использовали электротермометр ТПЭМ-1. Об устойчивости полевок к тестирующему воздействию холода судили по динамике температуры тела, измеряемой ректально. Математическую обработку экспериментального материала проводили стандартными статистическими методами на электронном микрокалькуляторе «Электроника БЗ-38».

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Красно-серые полевки относятся к видам с высокой экологической пластичностью. Но в отличие от ряда лесных полевок они более избирательны к экологической специфике своего местообитания. Особенно это наглядно проявляется в горных районах ареала [8, 26]. На Урале этот вид стенотопен и концентрируется преимущественно в каменистых россыпях горно-лесного и горно-тундрового высотных поясов, практически не встречаясь в лесных биотопах [2, 3, 5, 7, 19]. Пустоты между камнями, кустарники и мхи служат надежными убежищами, создавая стабильные микроклиматические условия. Концентрируясь в каменистых россыпях, где режим температуры и влажность более постоянны, красно-серые полевки избегают прямого влияния экстремальных абиотических факторов и могут переживать критические периоды без существенных энергетических затрат. Это в свою очередь определяет относительное постоянство многих морфофизиологических и экстерьерных признаков вида в разных точках ареала [8, 9, 17, 18]. Приуроченность красно-серой полевки к каменистым субстратам, некоторые черты ее экологии и физиологии, характер высотной и географической изменчивости морфофизиологических признаков приближают этот вид к горным формам полевок [8, 25].

Экологическая термоизоляция красно-серых полевок проявляется как в выборе местообитания и строгой приуроченности к локальным участкам, так и в сравнительно оседлом образе жизни в зимний и осенний периоды. Красно-серые полевки используют защитные свойства снега с большей полнотой, чем красная. Групповое заселение убежищ зверьками, обеспечивая

Популяционная изменчивость параметров энергетического обмена
сентябрь — октябрь

| Местообитание лесных популяций | Кол-во животных | Морфофизиологические | | |
|---|---|---|---|---|
| | | Масса, г | Температура тела, °С | Потребление $O_2$, мл/(г·ч) |
| Полярный Урал, 67° с. ш. | 35 | 48,9 | 36,2 | 2,7±0,08 |
| Южный Урал, 52° с. ш. | 43 | 49,0 | 36,0 | 2,98±0,1 |

взаимное обогревание, благоприятный микроклимат, позволяет поддерживать температуру воздуха зимой в гнездах на уровне 15—20 °С, при этом потребление кислорода снижается до 8—17 % [17, 22, 30]. Исследователи отмечают у красно-серой полевки и более совершенный набор адаптивных поведенческих реакций, чем у красной [8]. При этом лучшие теплоизоляционные свойства мехового покрова красно-серых полевок в любое время года, их крупные размеры тела по сравнению с другими лесными полевками указывают и на высокий уровень физической терморегуляции зверьков [13, 17].

Географическая изменчивость в показателях обмена веществ у этих полевок носит иной характер, чем у представителей широко распространенных видов; с продвижением на север интенсивность основного обмена снижается [4]. Энергозатраты при температуре +5...+10 °С составляли от 9,7 до 15,1 ккал, +10...+15 °С — соответственно 7,2—11,3 ккал, +15...20 °С — 3,2—5,1 ккал, а в области температуры «критической» точки (+25 °С) — от 3,2 до 5,0 ккал (при массе 18—28 г) [2]. Термогенный орган — бурый жир — у полевок наращивается в декабре [17]. Следует отметить сравнительно слабую восприимчивость зверьков к сезонным изменениям климатических условий, что выражается в слабой регрессии массы тела в зимний период, а значит, и в пониженных энергозатратах [3, 8, 17]. Уровень холодового обмена у красно-серой полевки ниже, чем у красной и рыжей [4]. Пирсон [29] отметил высокий энергетический обмен красно-серой полевки по сравнению с рыжей, обитающей в Финляндии. При этом критическую температуру среды для красно-серых полевок принимали равной +15 °С, а рыжей +22 °С.

Непосредственная обратная связь между термоизолирующими свойствами меха и интенсивностью обмена у зверьков выявлена давно [27]. У полевок с Полярного Урала при низкой теплопроводности шкурки в сравнении с южными зверьками основной обмен осенью составляет 2,7 мл/(г·ч) (табл. 1). По

Таблица 1

**и показателей периферической крови красно-серой полевки в зоне тундры, ($P \leqslant 0{,}05$, ♂)**

| показатели ($M \pm m$) | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Энергозатраты, ккал/10 г | Теплопроводность, ккал/с / град/см² | Лейкоциты, $n \cdot 10^2$ | Эритроциты, $n \cdot 10^3$ | Гемоглобин, г/100 мл |
| 3,3 | 0,21/18 | 36 | 5600 | 12,0 |
| 3,5 | 0,268/16 | 36 | 5500 | 11,9 |

данным ряда исследователей [16, 18], географическая изменчивость параметров энергетического обмена наблюдается и в отношении теплоизолирующих свойств шкурок животных. Наиболее холодная шкурка у зверьков с Южного Урала.

Исследуя высотную изменчивость красно-серых полевок из горно-лесного пояса (600 и 900 м над ур. моря) Южного Урала (Иремельский массив), мы отметили достоверные различия у животных по потреблению кислорода (табл. 2). В данном варианте эксперимента показано, что специализация к жизни в горах у красно-серых полевок связана со снижением интенсивности основного обмена и объемом энергозатрат на фоне неменяющихся массы тела и ректальной температуры. По-видимому, полевки используют пути приспособления, типичные прежде всего для специализированных горных форм. Характер терморегуляции в сравнительно-сезонном аспекте красно-серых полевок Южного Урала исследовался на зверьках «весенней» и «позднелетней» популяций. У обеих групп животных отмечается принципиально иная реакция на холод, чем у красной полевки [11]. Уровень обмена у полевок весной достоверно ниже, чем в конце августа, независимо от высоты обитания (табл. 3). По материалам О. Ф. Садыкова [16], лучшие теплоизолирующие свойства имели шкурки полевок, отловленных весной.

У красно-серых полевок южно-уральской популяции налицо зимний адаптивный резерв химической терморегуляции, который, по-видимому, и обеспечивает успешное продвижение этого вида на север и в горы. При этом следует отметить у полевок в экстремальных условиях холода более лабильный механизм срочной мобилизации тепла в целях терморегуляции на тканевом уровне (рис. 1). Возрастает биосинтез митохондриального белка к концу лета, тем самым усиливая энергетическое обеспечение ткани, наблюдается активация окислительных процессов. В эффективности энергетического аппарата печени у полевок прослеживается связь с сезонной изменчивостью погодных условий среды — от весеннего периода к концу лета (количест-

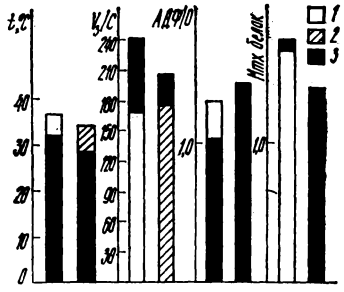



Рис. 1. Энергетические резервы печени красно-серой полевки в условиях низких температур (—20 °С при получасовом воздействии; $P \leqslant 0{,}05$).

*1* — северные популяции (контроль), *2* — южные популяции (контроль), *3* — охлажденные животные

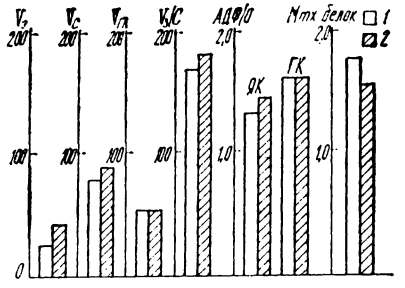



Рис. 2. Географическая изменчивость энергетического обмена печени у красно-серой полевки ($P \leqslant 0{,}05$).

*1* — полевки из района Полярного Урала, *2* — из районов Южного Урала

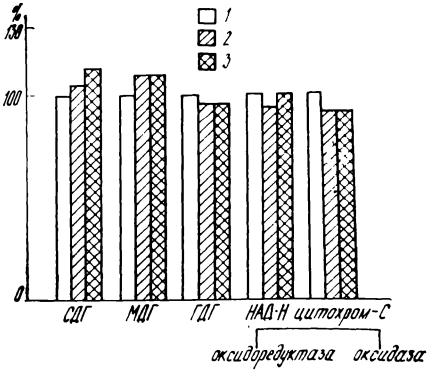



Рис. 3. Популяционная изменчивость параметров энергетического метаболизма миокарда красно-серой полевки при адаптивном ответе на холодовое воздействие (—20 °С при 40-минутном воздействии)

*1* — контрольные животные, *2* — полевки северных популяций при низких температурах, *3* — полевки южных популяций при тех же условиях

Таблица 2

**Показатели основного обмена красно-серых полевок на Южном Урале в Иремельском массиве ($P \leqslant 0{,}05$, ♂)**

| Местообитание | Кол-во животных | Масса тела, г | Температура тела, °С | Потребление $O_2$, мл/(г·ч) | Энергозатраты, ккал/10 г |
|---|---|---|---|---|---|
| Горно-лесной пояс, 600 м над ур. моря | 17 | 49,2 | 36,5±0,5 | 3,42 | 3,95 |
| Горно-лесной пояс, 900 — 1000 м над ур. моря | 15 | 49,5 | 36,2±0,3 | 1,74 | 2,1 |
| Критерий достоверности различий ($t$) | $t_{ст}=2{,}04$ | 0 | 0 | 25,0 | 27,1 |

Таблица 3

**Сезонные изменения терморегуляторных показателей красно-серой полевки Южного Урала ($P \leqslant 0{,}05$, ♂)**

| Сезон | Кол-во животных | Морфофизиологические показатели | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Масса тела, г | Потребление $O_2$, мл/(г·ч) | Энергозатраты, ккал/10 г | Теплопроводность шкурки, $\frac{\text{ккал/с}}{\text{град/см}^2}$ [16] |
| Май (1) | 7 | 49,5±1,8 | 1,74±0,18 | 2,1±17 | 0,250±0,0012 |
| Август (2) | 5 | 49,5±1,8 | 3,13±0,13 | 3,6±0,13 | 0,264±0,0049 |
| Критерий достоверности различий (1 — 2, $t_{ст}=2{,}2$) | | 0 | 6,32 | 4,7 | 2,9 |

| Сезон | Биохимические показатели | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Митохондриальный белок, мг/100 г ткани | АДФ/О | Субстратное окисление янтарной кислоты ($V_{ЯК}$) | Фосфорилирующее окисление на янтарной кислоте ($V_Ф$) |
| | | | нА $O_2$·мг белка/мин | |
| Май (1) | 1,16±0,2 | 1,1±0,1 | 60±2,2 | 168±6,7 |
| Август (2) | 1,37±0,06 | 1,2±0,,6 | 78±3,4 | 238±11 |
| Критерий достоверности различий (1 — 2, $t_{ст}=2{,}2$) | 3,5 | 1,8 | 4,4 | 2,3 |

Таблица 4

**Метаболизм печени красно-серой полевки при холодовом стрессе (—20 °С, 40-минутное воздействие) ( ♂ , $P \leqslant 0{,}05$)**

| Местообитание | Кол-во животных | Условия опыта | Ректальная температура, °С | Митохондриальный белок, мг/100 г ткани | АДФ/О | Фосфорилирующее окисление (сукцинат) $нАО_2$·мг белка/мин |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Полярный Урал | 15 | Контроль | 36,8±0,5 | 1,6 | 1,25±0,2 | 174±20 |
| | 11 | Опыт | 30,0±0,1 | 1,72 | 1,0±0,1 | 248±13 |
| Южный Урал | 7 | Контроль | 33,6±0,5 | 1,3 | 1,3±0,2 | 178±31 |
| | 12 | Опыт | 25,0±1,7 | 1,3 | 1,3±0,05 | 201±7 |

во фосфорилирующей АДФ больше на один реализованный атом кислорода, АДФ/О имеет тенденцию к увеличению). Терморегуляторный механизм на тканевом уровне отражает изменившийся режим функционирования дыхательной цепи (с весны до позднего лета) в сторону максимально энергезированного состояния митохондрий печени ($V_з$, $V_{як}$, $V_Ф$, АДФ/О увеличились), ДК=3,0, наблюдается возрастание митохондриального белка (см. табл. 3). Данные материалы не противоречат теоретическим воззрениям физиологов и экологов, считающих, что в результате исторически длительного процесса дифференциации видов и их популяций в каждом регионе ареала складывается определенный фенооблик поселений вида, тесно связанный с экоклиматическим своеобразием условий обитания [21, 25].

Однако, используя большой арсенал адаптивных приспособлений к условиям климато-географических особенностей мест обитания, мелкие грызуны все же не обладают совершенной системой устойчивости и активной сопротивляемости на уровне организма. Рассмотрим функциональные возможности энергетического аппарата тканей полевок в плане основной формы обмена организма с окружающей средой.

Изучение функциональной активности и резервных возможностей энергетического аппарата — сердца и печени полевок — представителей разных популяций Южного и Полярного Урала показало наличие достоверных, но не очень значительных популяционных различий в энергетическом метаболизме тканей животных. Продвижение полевок в северные широты сопровождается снижением скорости окисления эндогенных и экзогенных субстратов, торможением эффективности дыхания на сукцинате. Однако энергетическому аппарату печеночной ткани полевок северных и южных популяций присущи достаточно высокие темпы окисления янтарной кислоты ($V_{як}$) и скорости фосфорилирования АДФ при окислении этого субстрата ($V_Ф$ ). Следует отметить невысокий выход митохондриального белка из ткани печени полевок, при этом синтез его увеличивается у

животных, обитающих на Севере (рис. 2). Глутаминовая кислота окисляется с одинаковой скоростью у животных обеих популяций, при этом роль свободного окисления субстратов у полевок велика, ибо эффективность фосфорилирующего дыхания низка (АДФ : О = 1,5 ± 0,1). Характер ответной реакции митохондрий печени на холодовой стресс свидетельствует о популяционной изменчивости окислительного метаболизма красно-серых полевок. Устойчивость животных к кратковременному охлаждению повышалась у северных популяций (табл. 4). При этом если северные животные снижали ректальную температуру на 18 % до 30 ± 0,1 °С, то у южных зверей охлаждение на 26 % вызывало явление третьей стадии гипотермии [10]. Сохранение температурного гомеостаза в пределах физиологической нормы оказалось возможным у северных особей благодаря переключению тканевого окисления на преимущественное использование янтарной кислоты ($V_{як}$), в сочетании с классическим терморегулирующим разобщением окислительного фосфорилирования и возросшим биосинтезом митохондриального белка [12, 15, 20].

Недостаточно высокая устойчивость полевок Южного Урала к стрессирующему охлаждению (при крупных размерах тела, невысоких теплоизоляционных свойствах меха, концентрировании в локальных резервациях и объединении в группы в зимний период и т. д.) в сочетании со слабовыраженными сдвигами в окислительном метаболизме печени (уровень синтеза митохондриального белка постоянен, рост окисления и фосфорилирования янтарной кислоты сопровождается стабилизацией коэффициента эффективности дыхания (АДФ/О) говорит о меньшем вкладе химической терморегуляции и решающей роли физической в адаптивном резерве исследованных мелких млекопитающих. Подобные результаты получены и другими исследователями [14]. При холодовых нагрузках происходит снижение фонда свободных аминокислот печени у красно-серых полевок Южного Урала при активации ферментов переаминирования, сопровождаемое падением активности гликолиза в скелетной мышце [1, 23].

Сопоставление активности ферментов с количественным содержанием метаболитов в цикле Кребса в миокарде полевок при низких температурах свидетельствует о высокой скорости окислительных процессов и прежде всего — активации окисления изученных кетокислот в сердечной мышце (рис. 3). У полевок Полярного и Южного Урала характер изменения исследуемых ферментов при стрессирующем действии холода идентичен. Реакция митохондриальных ферментов, вероятно, свидетельствует о достаточно высокой резистентности митохондрий сердца к действию холодовых нагрузок. При этом в миокарде в 1,5 раза снижается концентрация ПВК и почти на 20 % — ЯК, что свидетельствует об ускорении утилизации ПВК и ЯК и

Таблица 5

**Изменение содержания некоторых субстратов энергетического обмена миокарда при адаптации красно-серых полевок к экстремальному холодовому воздействию (Полярный и Южный Урал)**

| Группа животных | Кол-во животных | ЯК | α-КГ | ЩУК | ПВК |
|---|---|---|---|---|---|
| Контрольная | 14 | 6,1±0,05 | 1,3±0,05 | 1,62±0,2 | 2,4±0,11 |
| Опытная | 14 | 4,9±0,16 | 1,38±0,1 | 1,5±0,08 | 1,65±0,08 |
| % изменения | | 19,7 | 6,0 | 7,5 | 32 |

замедлении использования КГ (табл. 5). Известно, что при стрессирующем действии холода усиливается окисление ЯК. И основным поставщиком сукцината, вероятно, является восстановительный синтез его из ЩУК, на что и указывают активация МДГ и тенденция к падению ЩУК на 7,5 % ($P \leqslant 0{,}05$). Ввиду того, что скорость окисления ЯК больше ее синтеза, содержание сукцината в миокарде, по-видимому, снижается. Снижение ПВК в миокарде, скорее всего, вызвано стрессовой мобилизацией липидов [19]. Представленные нами показатели концентраций метаболитов цикла Кребса отражают, очевидно, определенный стандартный уровень, устанавливающийся в зависимости от скорости синтеза и окисления их в миокарде красно-серой полевки, независимо от места ее обитания. Данные сравнительного анализа окислительного метаболизма печени и сердца красно-серых полевок показали сопряженность энергетического аппарата животных с их эколого-физиологической специализацией в плане приуроченности к специфическим локальным резервациям и их поведенческих реакций.

Итак, красно-серая полевка характеризуется сравнительно высоким уровнем исходного метаболизма эндогенных субстратов, митохондриального белка и эффективности окислительного фосфорилирования. Независимо от географического расположения популяции, животные обладают хорошо выраженной активацией окисления янтарной кислоты. Следует отметить и довольно широкий спектр адаптивных перестроек у полевок различных климато-географических зон. Если метаболизм миокарда является, по-видимому, прежде всего отражением стенотопности вида, то энергетика печени перестраивается в сторону возрастания резервных возможностей у северных полевок. Так, наряду с постоянной приуроченностью к горным местам обитания, красно-серые полевки при продвижении в районы Субарктики вместе с достаточно развитой экологической и физиологической терморегуляцией в приспособлении к суровым погодным условиям Севера приобрели частично элементы химической терморегуляции, характерные для специализированных горных форм. На фоне экономизации обменных процессов при холодо-

вых нагрузках включается срочный механизм разообщения дыхания и фосфорилирования, активизируется сукцинатное окисление и наблюдается биогенез митохондриального белка. В экстремальных условиях существования преимущество имеет тот вид, для которого они более благоприятны. Из двух лесных видов полевок (рыжей и красно-серой) преимущество на Севере имеют красно-серые полевки, обладающие лучшим адаптивным комплексом энергетического обмена к холодному климату.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Бабушкина Н. Ф., Садыков О. Ф., Баженов А. В. Особенности анаэробного метаболизма у двух видов лесных полевок. 1. Метаболизм мышцы. Возможная связь с характером освоения территории и устойчивостью полевок к охлаждению // Энергетический и пластический обмен лесных полевок (Эколого-биохимические особенности мелких млекопитающих). Свердловск, 1984. С. 3—25.

2. Балахонов В. С. Энергозатраты некоторых полевок в Субарктике // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 131—136.

3. Балахонов В. С. Мелкие млекопитающие в высотных поясах Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зонах северного Приобья и Южного Ямала // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981. С. 3—18.

4. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 365 с.

5. Бердюгин К. И. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 64—77 (Труды ИЭРиЖ; Вып. 122).

6. Бердюгин К. И. Характеристика изменчивости некоторых морфологических и морфофизиологических признаков лесных полевок // Грызуны: Материалы 5 Всесоюзного совещания. М., 1980. С. 50—51.

7. Бойков В. Н. Видовой состав и распределение млекопитающих и птиц в биотопах лесотундрового Приобья // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981. С. 38—62.

8. Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 1972. 198 с.

9. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. 504 с.

10. Избинский А. Л. Изменение газообмена при общем охлаждении теплокровных животных // Опыт изучения регуляции физиологических функций. М.; Л., 1953. Ч. 2. С. 9—34.

11. Ковальчук Л. А. Эколого-биохимические показатели энергетического гомеостаза красной полевки // Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 26—47.

12. Кондрашова М. Н. Основные понятия биоэнергетики, используемые в функциональных исследованиях. Подвижность метаболических реакций митохондрий // Регуляция энергетического обмена и устойчивость организма. Пущино, 1975. С. 67—82.

13. Кривошеев В. Г., Юдин Б. С., Беляев В. Г. и др. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 296 с.

14. Мазина Н. К. Адаптивные особенности энергетического аппарата печени лесных полевок // Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 47—61.

15. Меерсон Ф. З. Адаптация, деадаптация и недостаточность сердца. М.: Медицина, 1978. 343 с.
16. Садыков О. Ф., Баженов А. В. Очерк экологии лесных полевок // Экология лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 3—31.
17. Сафронов В. М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 157 с.
18. Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975.
19. Симановский Л. Н., Перцева М. Н., Желудкова З. П., Мазина Т. И. К вопросу о некоторых механизмах адаптации к гипоксии // Вопр. мед. химии. 1970. Т. 16, № 1. С. 77—80.
20. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 176 с.
21. Слоним А. Д. Минимизация и максимизация физиологических функций и природные физиологические адаптации организма // Экология. 1979. № 4. С. 5—16.
22. Смирнов П. К. Эколого-физиологические исследования некоторых видов грызунов. Л.: Наука, 1968. 135 с.
23. Степанова З. Л. Азотистый обмен печени лесных полевок // Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 63—79.
24. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 132 с.
25. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 276 с.
26. Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
27. Claude C. Biometric und Forstpflanzungsbiologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz // Rev. Suis. Zool. 1980. T. 77, fasc. 2. P. 435—480.
28. Hart J. S., Herouss O. A. Comparison of some seasonal and temperature-inducted changes in Peromyscus: Cold resistance metabolism and pelage insulation // Canad. J. Zool. 1953. Vol. 34. P. 528—534.
29. Pearson A. M. Activity patterns, energy metabolism and rate of the voles *Clethrionomys rufocanus* and *C. glareolus* in Finland // Ann. Zool. Soc. Vanamo. 1962. Vol. 24, N 5. P. 1—58.
30. Projan P., Wojciechowska B. Ecological model and tables of the daily costs of maintenance (DEB) of *Microtus arvalis* // Ecol. Pol. 1969. Vol. A 17, N 17. P. 313—342.
31. Rey I. M. Sistematica y destribution der topillo royl *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780, Mammalia, Rodentia) en la Peninsula Iberica, y deseripcion die una subspecie: *Clethrionomys glareolus* bernisi, del sistema iberico // Biol. Estac. Cent. Ecol. 1972. Vol. 1. P. 45—46.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ · 1993

*Н. Ф. БАБУШКИНА*

# ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ МЫШЦ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК (*MICROTUS OECONOMUS* PALLAS) И УЗКОЧЕРЕПНЫХ (*MICROTUS GREGALIS* PALLAS) В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЕЙ К УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ

При адаптации мелких грызунов к холоду большое внимание уделяется взаимоотношению локомоторной и терморегуляторной функций мышц, осуществляющемуся по «правилу компенсации», описанному еще Рубнером в начале нашего века. Для изучения этого процесса большое значение имеют исследования А. Д. Слонима [12] и Ю. И. Баженова [2, 3]. В этих работах сравнивались главным образом два типа мышц. К одному из них относятся мышцы, в состав которых входят преимущественно медленные красные волокна, характеризующиеся аэробным типом обмена [16, 18]. Им отводится решающая роль в выполнении терморегуляторной функции. Другой тип составляют мышцы, в составе которых находятся преимущественно быстрые белые волокна с более высоким уровнем анаэробного обмена [16, 18]. Их деятельность связывают обычно с выполнением локомоторной функции. На основе ряда работ и анализа литературных данных этими авторами [2, 3, 12] был сделан вывод о разнонаправленности структуры и эффективности мышечного термогенеза при адаптации к холоду и физической нагрузке. Вместе с тем не только разные типы мышц различаются по терморегуляторному эффекту, но и различные волокна внутри одной группы мышц. С этой точки зрения представляет интерес изучение мышц конечностей, относящихся к смешанному типу. В их состав входят красные и белые волокна, соотношение которых зависит от образа жизни животного [20, 21].

В данной работе были изучены видовые и внутривидовые особенности реакции сукцинатдегидрогеназы (СДГ) (маркерного фермента цикла Кребса), лактатдегидрогеназы (ЛДГ) и ее изоферментов (маркерных ферментов анаэробного обмена) в скелетных мышцах задних конечностей двух видов серых полевок при действии низких температур. Выявленные особенности

тканевого обмена сопоставляли с функциональными особенностями мышц этих видов, т. е. локомоторной и терморегуляторной функцией, в той мере, в какой это было возможно сделать исходя из литературного материала. Этот подход позволил глубже понять некоторые особенности адаптации данных видов к условиям Субарктики.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследовали северные и номинальные подвиды полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Chachlovi, Scalon; *M. o. oeconomus* Pallas), а также северные и номинальные подвиды узкочерепных полевок (*Microtus gregalis major* Ognev; *M. g. gregalis* Pallas). Место отлова основателей популяций номинальных подвидов экономок и узкочерепных полевок — Курганская область, а северных подвидов — п-ов Ямал. В экспериментах использовались 7—10-е и 15—20-е поколения полевок, полученных при разведении в виварии.

Основное внимание в наших исследованиях уделялось изучению реакции ферментов на физиологическую нагрузку. Известно [8], что ответная реакция зависит не только от силы раздражителя (неспецифическая реакция), но и от исходной устойчивости к нему животных (специфическая реакция). Понятно, что при выявлении видовой специфики в реакции ферментов на нагрузку важно было регистрировать силу воздействия. Поэтому в качестве физиологической нагрузки нами было выбрано холодовое воздействие (20 мин при температуре — 15 °С), сила которого могла быть количественно определена по степени гипотермии, возникающей у животных после охлаждения. В данной работе использована классификация стадий гипотермии А. Л. Избинского [5], которые выделялись на основе энергетического критерия; с точки зрения состояния возбуждения и торможения, определяемого по уровню газообмена и окислительных процессов в тканях. Степень гипотермии в наших опытах определялась по снижению ректальной температуры, измеряемой с помощью электротермометра ТПЭМ.

Общую активность СДГ определяли с помощью тетразолхлорида по методике В. Г. Семакова [13], ЛДГ — по скорости окисления восстановленного никотинамиддинуклеотида [1]. Разделение изоферментов ЛДГ проводили в 5,5 %-м полиакриламидном геле по Дитцу и Любрано [19]. Исследованы 200 половозрелых полевок. Опыты ставили по плану полного факторного эксперимента типа $2^n$ [10]. Диаграммы на рисунках построены на основе расчетных данных (адекватных уравнений регрессии). Исследование коэффициентов Вант-Гоффа для СДГ проводили по плану однофакторного эксперимента

[14]. Соотношение аэробных и анаэробных изоферментов ЛДГ рассчитывали по формуле

$$\frac{\sum_{1}^{5} \% \; H_i Y_i}{100 - \sum_{1}^{5} \% H_i Y_i},$$

где $Y_i$ — относительная активность $ЛДГ_i$ изофермента; $H/M$ — отношение $H$ к $M$-субъединицам ЛДГ; $H_i$ — процентное содержание $H$-субъединиц в $ЛДГ_i$ изоферменте.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

По классификации А. Л. Избинского [5], в наших опытах имели место первая (ректальная температура в пределах 37—32 °С) и вторая (ректальная температура в пределах 26—20 °С) стадии гипотермии. Ректальная температура у узкочерепных полевок снижалась в меньшей степени, чем у полевок-экономок. После кратковременного охлаждения третья стадия гипотермии у них никогда не возникала. Следовательно, узкочерепные полевки устойчивее к охлаждению, чем полевки-экономки. Наши опыты показали, что реакция ферментов на охлаждение зависит от стадии гипотермии, индуцируемой данным холодовым воздействием. Поэтому для выяснения видовой специфики анализ реакции СДГ, ЛДГ и ее изоферментов проводили путем сравнения полевок, охлажденных до одной стадии гипотермии.

При охлаждении полевок до первой стадии гипотермии различия в общей активности СДГ, ЛДГ у исследованных форм отсутствовали. В изоферментном спектре ЛДГ у северных и номинальных подвидов узкочерепных полевок увеличивалась доля аэробных изоферментов (в среднем на 15 %), а у полевок-экономок она снизилась (в среднем на 36 %). Таким образом, на основе используемых биохимических маркеров можно отметить, что при охлаждении до первой стадии гипотермии метаболическая реакция на охлаждение у полевок-экономок связана с активацией анаэробного метаболизма, а у узкочерепных полевок — с аэробным типом обмена.

На второй стадии гипотермии у полевок-экономок, независимо от принадлежности к подвиду, активность СДГ снижалась (рис. 1). При этом у номинального подвида увеличились активность ЛДГ и доля аэробных изоферментов (рис. 2). В мышцах северного подвида активность ЛДГ увеличилась в меньшей степени, а в изоферментном спектре возросла доля анаэробных изоферментов (см. рис. 2). Таким образом, на этой стадии гипотермии метаболическая реакция полевок-экономок также была связана с активацией анаэробного метаболизма.

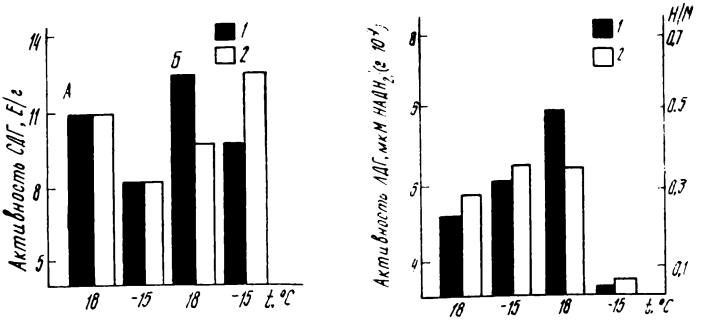



Рис. 1. Активность СДГ в скелетных мышцах полевок-экономок (*А*) и узкочерепных полевок (*Б*) в условиях физиологической нормы (18°С) и после кратковременного охлаждения (—15 °С)

Здесь и на рис. 2, 3: *1* — северный подвид, *2* — номинальный

Рис. 2. Активность и индекс *Н/М* ЛДГ в скелетных мышцах полевок-экономок в условиях физиологической нормы (18 °С) и после кратковременного охлаждения (—15 °С)

В мышцах узкочерепных полевок на второй стадии гипотермии активность и соотношение аэробных и анаэробных изоферментов ЛДГ не изменились (рис. 3). Активность СДГ в мышцах (см. рис. 1) и в печени у северного подвида снизилась, а у номинального — повысилась. Известно [5, 6], что на второй стадии гипотермии уровень общего газообмена и окислительных процессов в мышцах достигает максимума. В связи с этим активацию СДГ у номинального подвида полевок можно объяснить переключением окисления на сукцинат. Такое переключение наблюдается при переходе митохондрий в отрегулированное состояние [8]. При этом за счет частичного разобщения окисления с фосфорилированием скорость окисления в митохондриях достигает максимума и одновременно увеличивается доля энергии, рассеиваемой в форме тепла. Таким образом, активацию СДГ у номинального подвида узкочерепных полевок можно рассматривать как адаптивную меру, направленную на активацию дыхания и процесов теплообразования в мышцах и печени.

У северного подвида узкочерепных полевок активность СДГ при указанном охлаждении не увеличилась. Следовательно, у этого подвида ликвидация энергетического дефицита на второй стадии гипотермии осуществляется иначе. Известно [7, 15], что адаптация видов к условиям Субарктики может осуществляться по пути минимизации энергетических затрат. С этой точки зрения отсутствие активации СДГ у северного подвида могло быть связано с таким изменением структуры фермента, которое позволяет организму снизить энергозатраты при охлаждении. Один из методов выявления структурных различий в белках — изучение зависимости активности ферментов от температуры, наиболее

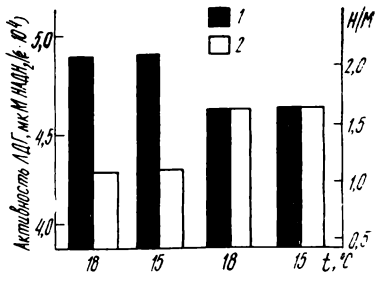



Рис. 3. Активность и индекс *H/M* ЛДГ в скелетных мышцах узкочерепных полевок в условиях физиологической нормы (18 °С) и после кратковременного охлаждения (—15 °С)

простой формой чего является определение коэффициента Вант-Гоффа ($Q_{10}$). Исследования показали, что у неохлажденных полевок внутривидовые различия по этому показателю отсутствуют, т. е. до охлаждения СДГ в печени обоих подвидов обладает сходными каталитическими свойствами. После охлаждения у номинального подвида $Q_{10}$ не изменился, а у северного — снизился с 3,4±0,23 до 2,8±0,12. Уменьшение $Q_{10}$ для СДГ свидетельствует о снижении энергии активации для этого фермента и рассматривается [17] как один из важных путей биохимической адаптации к холоду по пути минимизации, свойственному узкоспециализированным северным видам [15]. Данные по $Q_{10}$ для СДГ показывают, что адаптация узкочерепных полевок к условиям Субарктики также включает элементы этого пути. Таким образом, при охлаждении до второй стадии гипотермии метаболическая реакция узкочерепных полевок связана с аэробным метаболизмом, что у номинального подвида проявляется в активации СДГ, а у северного — в снижении $Q_{10}$, т. е. в изменении эффективности СДГ.

На третьей стадии гипотермии активность СДГ у обоих подвидов полевок-экономок снизилась, а ЛДГ увеличилась. При этом в изоферментном спектре ЛДГ значительно увеличилась доля анаэробных составляющих. Таким образом, при охлаждении до третьей стадии гипотермии метаболическая реакция на холод у этого вида также связана с активацией анаэробного метаболизма.

Проведенные исследования позволяют отметить два момента. Во-первых, видовые и внутривидовые различия в реакции на кратковременное охлаждение наиболее отчетливо проявились при охлаждении полевок до второй стадии гипотермии. Известно [9], что у субарктических видов основная жизнь протекает при постоянных холодовых нагрузках около 0 °С. Также известно, что температура тела полевок в природе испытывает большие колебания в зависимости от температуры окружающей среды и в осенне-зимний период может опускаться до второй стадии гипотермии [4]. Если учесть, что в адаптации полевок к условиям Субарктики решающее значение имели суровые климатические условия [15], то наши данные свидетельствуют о наибольших биохимических различиях между исследованными формами полевок в условиях, где уровень напряженности энерге-

тического обмена у них приближается к таковому в природе в крайних условиях существования вида.

Кроме того, наши исследования показали, что среди изученных биохимических факторов ликвидация энергетического дефицита на всех стадиях гипотермии у полевок-экономок в большей степени связана с активацией анаэробного метаболизма, а у узкочерепных полевок — аэробного. Исходя из энергетической эффективности гликолиза и дыхания можно полагать, что энергетическая эффективность метаболической реакции мышц на охлаждение у полевок-экономок ниже, чем у узкочерепных.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как указывалось выше, ответная реакция на охлаждение зависит не только от специфики обмена сравниваемых животных, но и от силы раздражителя. Поэтому при выявлении специфики обмена сравнивали животных, охлажденных до одной стадии гипотермии, т. е. в условиях одинаковой силы раздражителя. Выявленные биохимические особенности в мышцах конечностей отражают функциональные особенности мышц экономок и узкочерепных полевок. Основные из них — локомоторная и терморегуляторная функции. В связи с этим особый интерес при обсуждении адаптивного значения выявленных различий имеют данные о характере их подвижности и устойчивости к холоду.

Оба вида широко распространены. Их ареал охватывает огромные территории Евразии и включает несколько ландшафтно-географических зон [15]. За исключением лесной зоны, где узкочерепные полевки не встречаются, оба вида на значительной части ареала обитают совместно, но различаются биотопически, а также по характеру освоения территории. Узкочерепным полевкам свойственны частые перемещения и кочевки [7]. Полевки-экономки характеризуются большей привязанностью к дому. Описываются случаи массовой гибели их во время паводка, хотя, чтобы спастись, им достаточно было продвинуться в глубь тундры на несколько сот метров [11]. Можно полагать, что полевки-экономки ведут менее подвижный образ жизни по сравнению с узкочерепными. Известно [18, 20], что при этом у животных, не адаптированных к физической нагрузке большой длительности, выявляется повышенный уровень анаэробного метаболизма по сравнению с подвижными и адаптированными. В связи с этим можно предположить, что более высокий уровень анаэробного метаболизма у полевок-экономок связан с их менее подвижным образом жизни по сравнению с узкочерепными. В то же время в наших опытах устойчивость полевок-экономок к охлаждению была ниже, чем у узкочерепных. Известно [12], что мышцам принадлежит значительный «вклад» в теплопродукцию на холоде, причем их адаптация к холоду связана с увеличением доли красных волокон, характе-

ризующихся аэробным типом обмена [2, 3]. В этой связи более высокий уровень анаэробного метаболизма в мышцах полевок-экономок может быть связан с их меньшей устойчивостью к холоду по сравнению с узкочерепными.

Кроме того, при анализе данных нельзя упускать из виду более крупные размеры полевок-экономок по сравнению с узкочерепными. Учитывая хорошо известную обратную зависимость между массой животного и уровнем метаболизма, можно объяснить более высокий уровень аэробного метаболизма в мышцах узкочерепных полевок их меньшими размерами, что соответствует данным Н. В. Башениной [4] об уровне газообмена у этих видов полевок. С этой точки зрения, ведущим фактором, обусловившим рассматриваемые особенности адаптации этих видов к условиям Субарктики, можно, по-видимому, считать различия в их массе. Именно меньшие размеры тела узкочерепных полевок обусловили более высокий уровень аэробного обмена в мышцах и вместе с тем явились основой их преадаптации к более подвижному образу жизни и повышенной устойчивости к холоду по сравнению с крупными полевками-экономками.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Асатиани В. С. Ферментные методы анализа. М.: Наука, 1969. 740 с.
2. Баженов Ю. И. Компенсация теплообразования при мышечной деятельности у гомойотермов // Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис. Л., 1980. С. 10—23.
3. Баженов Ю. И. Термогенез и мышечная деятельность при адаптации к холоду. Л.: Наука, 1981. 104 с.
5. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1976. 355 с.
5. Избинский А. Л. Материалы к изучению патогенеза общего охлаждения // Вопросы криопатологии. Опыт изучения действия низких температур на теплокровный организм. М., 1953. С. 63—70.
6. Калихман А. А. Изменения общего газообмена и окислительных процессов в тканях при общем охлаждении теплокровного животного // Вопросы криопатологии. Опыт изучения действия низких температур на теплокровный организм. М., 1953. С. 71—79.
7. Копеин К. И. Экология популяции узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1958.
8. Кондрашова М. Н. Метаболические состояния митохондрий и основные физиологические состояния животной ткани // Свойства и функции макромолекул и макромолекулярных систем. М., 1969. С. 135—160.
9. Кривошеев В. Г., Бурмакин В. Н. Изменчивость адаптивных морфологических признаков у полевок с широким и узким ареалами // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971. Вып. 42. С. 5—36.
10. Максимов В. Н., Федоров В. Д. Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1969. 183 с.
11. Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967.
12. Слоним А. Д. Температурные адаптации и температурная компенсация у гомойотермных организмов // Эволюционная физиология животных. Л., 1983. Ч. 3. С. 41—43.

13. Семаков В. Г. Влияние дегидразной активности и цитохромоксидазных систем на жизнедеятельность сперматозоидов // Биохимия. 1961. Т. 26, № 4. С. 630—634.
14. Рокицкий П. В. Биологическая статистика. Минск: Высш. шк., 1973. 320 с.
15. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1963. 132 с.
16. Ушаков В. Б. О номенклатурах скелетных мышц и одиночных мышечных волокон // Биофизические и биохимические методы исследований мышечных волокон. Л., 1978. С. 6—14.
17. Хочачка П., Сомеро Л. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
18. Яковлев Н. Н. Физиологические аспекты выносливости при мышечной деятельности // Физиологический журн. 1970. Т. 56. С. 1263—1275.
19. Dietz A., Lubrano T. Separation and guantitative of lactic dehydrogenase isoenzymes by disk electrophoresis // Anal. Biochem. 1967. Vol. 20, N 2. P. 246—257.
20. Talesara C. L., Vasdey N. Succinate dehydrogenase. Myofibrillar ATP-ase in certaln specialized mammalion. Avian muscles in relation, Different habitats // Indian J. Exp. Biol. 1979. Vol. 17, N 2. P. 216—218.
21. Wilson A. S., Cahn R. D., Kaplan N. O. Function of lactic dehyrdrogenase in the two forma of lactic dehydrogenase in the breast muscle of birgs // Nature. 1963. Vol. 197, N 4865. P. 331—334.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ · 1993

*М. Н. ДАНИЛОВА*

# ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИЧИНОК И СЕГОЛЕТОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS* NILSS.) ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ НЕФТЯНОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

В последнее время довольно часто обсуждается вопрос об использовании гидробионтов, в частности амфибий, в качестве индикаторов состояния природной среды [9, 19, 1, 26, 6, 8, 17, 20]. Это объясняется тем, что земноводные имеют сложный жизненный цикл, начальные этапы которого протекают в воде и наиболее чувствительны к изменениям внешней среды. В этот период происходят накопление энергетических ресурсов, развитие и перестройка органов, подготовка к наземному существованию. Следом за личиночным этапом наступает метаморфический климакс: превращение головастика в сеголетку лягушки — своеобразное испытание организма животного, успешность которого зависит от благополучия водного этапа развития.

Изменения в естественной среде обитания неизбежно влекут за собой сдвиги физиологических и биохимических реакций. Эти перемены могут быть как обратимыми, так и патологическими, нарушающими гомеостаз. Факторами, влияющими на ход развития личинок земноводных, могут быть не только физические условия среды, но и различные загрязнители. Проникновение их в природные экосистемы не может не оказывать влияния на состояние организма гидробионтов [7, 11, 13]. Особенный интерес представляет действие органических веществ.

Чаще всего для выявления влияния органических поллютантов на гидробионты используют синтетические соединения: инсектициды, гербициды, фунгициды и т. д. [18, 23, 27, 25, 21, 15, 22]. Сырая нефть, выбранная нами, также относится к веществам, наносящим серьезный ущерб природе. Ежегодно в среду попадает до 10—15 млн т нефти [5, 10]. Однако от других загрязнителей ее отличает естественная природа происхождения. Углеводороды нефти токсичны для живых организмов [24],

но ввиду древности первых у вторых могли выработаться реакции [2], ведущие к нейтрализации этих веществ. В связи с этим мы предприняли попытку определить влияние сырой нефти на энергетические параметры личинок земноводных и метаморфизирующих животных.

В качестве индикаторов состояния животных в наших опытах были выбраны скорость потребления кислорода личинками разных стадий развития, средняя дата начала метаморфического климакса, масса тела до и после превращения и удельные энергозатраты на прохождение климакса.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описываемые опыты были проведены в 1988 г. Объектом послужили личинки остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). Кладка, из которой формировались контрольные и экспериментальные группы, была взята из природной популяции, мало подверженной антропогенному стрессу.

Опыты проходили в два этапа. На первом — часть личинок поделили на четыре серии по 36 особей и рассадили в трехлитровые стеклянные аквариумы по три животных в каждый. Одна из серий была контрольной, в остальных на поверхность воды нанесли сырую нефть в количестве 0,005,0,050 и 0,500 мл/л. На втором этапе оставшихся личинок поместили в условия повышенной плотности, чтобы замедлить развитие, и использовали в экспериментах, начатых 24 дня спустя. В каждом из двух опытов участвовало по 108 личинок. В первом условия были такими, как на первом этапе, а во втором на дно аквариумов насыпали по 0,5 кг прокаленного песка. В опыте 2 дозы нефти составляли 0,005 и 0,050 мл/л, в эксперименте 3 — 0,050 и 0,500 мл/л.

По достижении головастиками 26—28 стадий развития (по П. В. Терентьеву [12]) у них регистрировали скорость потребления кислорода. Запись проводили на полярографе ОН-102 с помощью закрытого электрода Кларка [2—4]. Расчеты скорости дыхания делали по прямолинейному участку полярограммы. Ячейка, где находился головастик, во время измерений не была термостатируемой.

В экспериментах фиксировали дату начала метаморфического климакса у каждой особи, дожившей до этого этапа. Отсчетной точкой служила дата выклева из икринки. Данные по каждой серии усредняли. До и после метаморфического климакса каждое животное взвешивали. Эти результаты служили материалом для расчетов удельных энергозатрат, проводившихся по схеме Л. Г. Барта, Л. В. Барта [16] в модификации С. С. Шварца и др. [14].

Таблица 1

**Скорость потребления $O_2$ личинками *R. arvalis*, мл/(г·ч)**

| № опыта | Доза, мл/л | Стадия | $t$, °C | $\bar{M}$ | $\sigma$ | $n$ | lim |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Контроль | 26 | 23,5 | 1,02 | 0,34 | 4 | 0,65—1,42 |
| | | 27 | | 0,36 | 0,07 | 3 | 0,30—0,44 |
| | 0,005 | 27 | 23,5 | 0,86 | 0,30 | 2 | 0,65—1,07 |
| | | 28 | | 1,08 | — | 1 | — |
| | 0,050 | 26 | 23,5 | 3,46 | 1,17 | 2 | 2,63—4,29 |
| | | 27 | | 1,01 | — | 1 | — |
| 2 | Контроль | 26 | 22,6 | 0,88 | 0,31 | 2 | 0,66—1,10 |
| | | 27 | 23,6 | 1,43 | 0,37 | 3 | 1,01—1,71 |
| | | 28 | | 0,82 | — | 1 | — |
| | 0,005 | 27 | 26,1 | 1,42 | 0,62 | 4 | 0,88—2,31 |
| | | 28 | 24,2 | 0,64 | 0,29 | 3 | 0,37—0,95 |
| 3 | Контроль | 27 | 23,8 | 2,08 | 1,31 | 5 | 0,88—3,64 |
| | 0,050 | 27 | 26,0 | 0,93 | 1,34 | 4 | 0,19—2,93 |
| | | 28 | | 0,33 | — | 1 | — |

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### 1. Скорость потребления кислорода

Данные полярографических измерений скорости дыхания *Rana arvalis* представлены в табл. 1. В опыте 1 можно проследить некоторую тенденцию к увеличению потребления кислорода экспериментальными личинками по сравнению с контрольными. Какую-либо логичную причину изменения дыхания со сменой стадии развития установить трудно.

В опытах 2 и 3 картина была смазана из-за различий в температуре, но все же заметна слабая тенденция к снижению интенсивности дыхания в ходе развития. Интересно, что у контрольных животных 27 стадии в опыте 3 величина потребления кислорода была больше, чем в опыте 2.

### 2. Начало метаморфического климакса

Средневыборочные даты начала превращения представлены в табл. 2. Максимальные дозы всех трех опытов оказались летальными для личинок *Rana arvalis*, здесь к началу климакса

не осталось ни одного животного. При сублетальных дозах нефти не наблюдалось существенного затягивания в развитии экспериментальных личинок по сравнению с контрольными. Несмотря на то, что опыты 2 и 3 были начаты на 24 дня позднее опыта 1, метаморфоз у них начался с отставанием только на 8—12 дней.

Животные из контрольной серии эксперимента 3 в среднем начали метаморфизировать на три дня раньше контрольных особей опыта 2. В то же время в экспериментальных сериях обоих этих опытов превращение началось с разницей в один день, несмотря на то, что в опыте 3 сублетальная доза нефти была в 10 раз выше (0,050 мл/л). Возможно, песок, добавленный в среду экспериментов, адсорбировал часть загрязнителя и позволил снизить реально действующую дозу.

### 3. Масса тела животных до и после метаморфоза

В табл. 3 приведены средневыборочные данные взвешиваний животных до и после превращения. Средняя масса тела у особей из опыта 2 в контрольной и экспериментальной сериях достоверно ниже, чем в опытах 1 и 3 ($P<0{,}05$). Эти результаты интересны тем, что опыты 2 и 3 были начаты на 24 дня позже, чем опыт 1. Кроме этого, в эксперименте 3 аквариумы содержали песчаный грунт.

### 4. Удельные энергозатраты на метаморфоз

Величины энергозатрат рассчитывали в надежде обнаружить их изменения вследствие действия нефти. Схема расчетов аналогична методу Л. Г. Барта, Л. В. Барта [16] в модификации С. С. Шварца с коллегами и учитывает потери сухой массы, определенные эмпирически [14].

Результаты расчетов приведены в табл. 4. Во всех трех экспериментах, несмотря на разные условия их проведения, нет достоверных различий в величинах энергозатрат на метаморфоз ни между контрольными и экспериментальными животными, ни между самими опытами ($P>0{,}05$).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как описано выше, во всех опытах использовали личинки *Rana arvalis* из одной и той же кладки. Эксперименты 2 и 3 были начаты на 24 дня позже, чем 1. Весь этот срок головастики содержались в условиях повышенной плотности, что позволило задержать их на той же стадии развития, на какой они находились перед началом эксперимента 1. (Накануне постановки опытов 2 и 3 в емкостях, где жили амфибии, их плотность составляла 87 личинок на 1 л воды.) Два названных

не осталось ни одного животного. При сублетальных дозах нефти не наблюдалось существенного затягивания в развитии экспериментальных личинок по сравнению с контрольными. Несмотря на то, что опыты 2 и 3 были начаты на 24 дня позднее опыта 1, метаморфоз у них начался с отставанием только на 8—12 дней.

Животные из контрольной серии эксперимента 3 в среднем начали метаморфизировать на три дня раньше контрольных особей опыта 2. В то же время в экспериментальных сериях обоих этих опытов превращение началось с разницей в один день, несмотря на то, что в опыте 3 сублетальная доза нефти была в 10 раз выше (0,050 мл/л). Возможно, песок, добавленный в среду экспериментов, адсорбировал часть загрязнителя и позволил снизить реально действующую дозу.

### 3. Масса тела животных до и после метаморфоза

В табл. 3 приведены средневыборочные данные взвешиваний животных до и после превращения. Средняя масса тела у особей из опыта 2 в контрольной и экспериментальной сериях достоверно ниже, чем в опытах 1 и 3 ($P<0,05$). Эти результаты интересны тем, что опыты 2 и 3 были начаты на 24 дня позже, чем опыт 1. Кроме этого, в эксперименте 3 аквариумы содержали песчаный грунт.

### 4. Удельные энергозатраты на метаморфоз

Величины энергозатрат рассчитывали в надежде обнаружить их изменения вследствие действия нефти. Схема расчетов аналогична методу Л. Г. Барта, Л. В. Барта [16] в модификации С. С. Шварца с коллегами и учитывает потери сухой массы, определенные эмпирически [14].

Результаты расчетов приведены в табл. 4. Во всех трех экспериментах, несмотря на разные условия их проведения, нет достоверных различий в величинах энергозатрат на метаморфоз ни между контрольными и экспериментальными животными, ни между самими опытами ($P>0,05$).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как описано выше, во всех опытах использовали личинки *Rana arvalis* из одной и той же кладки. Эксперименты 2 и 3 были начаты на 24 дня позже, чем 1. Весь этот срок головастики содержались в условиях повышенной плотности, что позволило задержать их на той же стадии развития, на какой они находились перед началом эксперимента 1. (Накануне постановки опытов 2 и 3 в емкостях, где жили амфибии, их плотность составляла 87 личинок на 1 л воды.) Два названных

эксперимента, несмотря на параллельность проведения, различались по условиям: в опыте 3 на дно аквариумов был насыпан песок (0,5 кг) и дозы загрязнителя по сравнению с опытом 2 были в 10 раз выше (0,050 и 0,500 мл/л). Однако, как показали результаты, это количество нефти оказалось биологически эквивалентным дозам 0,005 и 0,050 мл/л из экспериментов 1 и 2, где песка не было. В первую очередь это доказывается величинами смертельных доз: 0,050 мл/л в опытах без песка и 0,500 мл/л — с песком. Сроки наступления метаморфического климакса в опытах 2 и 3 различались мало, хотя контрольная группа из эксперимента с песком опережала контроль опыта 2 на три дня.

Животные из эксперимента 1 метаморфизировали раньше: контроль — на 11 и 8 дней (по сравнению с аналогичными сериями опытов 2 и 3), амфибии из варианта с дозой нефти 0,005 мл/л — на 12 и 11 дней по сравнению с соответствующими сериями остальных опытов. На сроках превращения в экспериментах 2 и 3 не сказалось пребывание личинок в условиях повышенной плотности.

Масса тела до и после превращения у контрольных и экспериментальных *Rana arvalis* достоверно не различалась ($P>0{,}05$). Это говорит о том, что присутствие углеводородов нефти не вызвало угнетения ростовых процессов у амфибий, доживших до метаморфического климакса. Наименьшая масса тела отмечена у животных из опыта 2: величины достоверно отличаются от тех же показателей в остальных экспериментах ($P<0{,}05$). Отставание названных особей от амфибий из эксперимента 1 может быть объяснено более чем трехнедельным пребыванием в условиях высокой плотности.

Опыт 3 проводили одновременно с опытом 2. Здесь личинки до начала эксперимента также содержались при повышенной плотности. Кроме того, дозы нефти, использованные здесь, были в 10 раз выше, чем в эксперименте 2. Тем не менее масса тела до и после метаморфоза у *Rana arvalis* из этого опыта была достоверно больше ($P<0{,}05$) и статистически достоверно не отличалась от величин $P_1$ и $P_2$ в эксперименте 1. Видимо, присутствие песчаного грунта способно не только снижать на порядок действующую дозу загрязнителя, нивелировать влияние повышенной плотности в начале личиночного периода, но и каким-то образом стимулировать наращивание массы тела амфибий.

Данные расчетов удельных энергозатрат на превращение говорят об отсутствии влияния нефти на энергетические расходы метаморфизирующих особей *Rana arvalis*. Условия высокой плотности до начала опытов 2 и 3 также не повлияли на энергетические запасы животных, прошедших превращение. То, что в эксперименте 3 величины энергозатрат достоверно не отличались от значений в остальных опытах, свидетельствует

с одной стороны, об отсутствии влияния песчаного грунта на энергетику амфибий (данные по контрольной серии), а с другой — подтверждает биологическую эквивалентность дозы 0,050 мл/л с песком дозе 0,005 мл/л без него. Что касается скорости потребления кислорода личинками *Rana arvalis,* то, по нашим данным, трудно с определенностью говорить о возможном влиянии доз сырой нефти на этот процесс.

## ВЫВОДЫ

1. Исследованные энергетические характеристики экспериментальных животных не подверглись изменениям в результате влияния доз нефти.
2. Присутствие песчаного грунта в наших опытах снижало действующую на *Rana arvalis* дозу нефти в 10 раз.
3. Пребывание *Rana arvalis* в условиях повышенной плотности в начале личиночного развития проявилось, на наш взгляд, в снижении массы тела головастиков и сеголеток.
4. Наличие песчаного грунта стимулировало развитие и рост *Rana arvalis*, ускоряя наступление метаморфического климакса и положительно влияя на наращивание массы тела животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Кобзарь Г. Т. Лягушка — возможный индикатор загрязнения окружающей среды // Окружающая среда и здоровье населения. Таллинн, 1984. С. 26—27.
2. Ковальчук Л. А. Регуляция энергетического баланса в процессе роста и развития амфибий // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 56—57.
3. Ковальчук Л. А., Ястребов А. П. О возможности применения метода полярографии для изучения окислительного обмена земноводных // Биохимические аспекты некоторых проблем популяционной экологии. Свердловск, 1978. С. 31—37.
4. Мазина Н. К. Приспособление для изучения дыхания мелких водных организмов с помощью закрытого кислородного электрода // Биол. науки. 1983. № 1. С. 100—103.
5. Миронов О. Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 386 с.
6. Мисюра А. Н. Личинки озерной лягушки как индикаторы загрязнения окружающей среды чужеродными органическими соединениями // Животный мир Белорусского Полесья. Гомель, 1985. С. 455.
7. Патин С. А. Экологические аспекты водной токсикологии // Экотоксикология и охрана природы. Рига, 1988. С. 137—139.
8. Пястолова О. А. Амфибии как индикаторы промышленного загрязнения окружающей среды // Вопросы герпетологии. 6 Всесоюзная герпетологическая конференция. Л., 1985. С. 174.
9. Пястолова О. А., Бугаева Е. А., Большаков В. Н. Личинки амфибий как биоиндикаторы загрязнения среды // Вопросы герпетологии. 5 Всесоюзная герпетологическая конференция. Л., 1981. С. 112.
10. Справочник по гидрохимии. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. 450 с.
11. Теоретические вопросы водной токсикологии: норма и патология. М.: Наука, 1983. 185 с.
12. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 345 с.

13. Флеров Б. А., Козловская В. И., Непомнящих В. А. Оценка экологической опасности загрязняющих веществ по физиолого-биохимическим и поведенческим реакциям водных животных // Экотоксикология и охрана природы. Рига, 1988. С. 195—197.

14. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий // Экология. 1973. № 4. С. 13—29.

15. Ямалова Г. В., Курамшина Н. Г., Валеева Р. И., Брагина О. А. К проблемам изучения предельно допустимых концентраций (ПДК) химических реагентов в водоемах // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование. Свердловск, 1986. С. 165.

16. Bart L. G., Bart L. V. The energetics of develoment. N. Y., 1954. 115 P.

17. Birge W. J., Black J. A., Westerman A. G. Short-term fish and amphibian enbrio-larval tests for determining the effects of toxicant stress on early life stages and estimating chronic values for single compounds and complex effluents // Environ. Toxicol. Chem. 1985. Vol. 4, N 6. P. 807—821.

18. Cooke A. S. Response of *Rana temporaria* tadpoles to chronic doses of pp′ — DDT // Copeia. 1973. N 4. P. 647—652.

19. Couch J. A. Water animals as indicator environmental pollution // J. Environ. Sci. Health. A., 1982. A17, N 4. P. 473—476.

20. Dumpert K. Tests with the south african clawed toad *(Xenopus laevis)* for detecting chemical causes of the Decrease of Amphibians // Chemosphere. 1986. Vol. 15, N 6. P. 807—811.

21. Fulton M. H., Chambers J. E. The toxic and teratogenic effects of selected organophosphorous compounds on embryos of three species of amphibians // Toxicol. Lett. 1985. N 2—3. P. 175—180.

22. Gelnarova J. Effect of Pesticides on the Development of Frogs // Res. Act. Report 1984—1986. Ins. Landsc. Ecol. České Budějovice, 1987. P. 18—21.

23. Greenhouse G. Evaluation of the teratogenic effects of hydrasine, methylhydrazine and dimethylhydrazine on embryos of xenopus laevis, the south african clawed toad // Teratology. 1976. Vol. 13, N 1. P. 167—178.

24. Mix M. C. Polycyclic aromatic hydrocarbons in water environment: spreading and biological monitoring // Rev. Environ. Toxycol. Amsterdam, 1986. Vol. 1. P. 51—102.

25. Mizgireuv I. V., Flax N. L., Borkin L. J., Khudoley V. V. Displastic lesions and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions // Neoplasma. 1983. Vol. 31, N 2. P. 175—181.

26. Norheim G. Fisk og vilt som indikatorer pa forekomst av persistente miljogifter // Fauna (Norge). 1984. Vol. 37, N 1. P. 11—16.

27. Paulov S. The effect of N-phenyl-N′-methylurea (defenuron) on the development of amphibia (*Rana temporaria* L.) // Biologia (Bratislava). 1977. Vol. 32, N 8. P. 607—611.

*Л. М. СЮЗЮМОВА, Н. Л. ИВАНОВА*

# ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОСЕЛЕНИЙ И СОСТАВА КОРМОВ НА ЭНЕРГЕТИЧЕСКУЮ СТОИМОСТЬ МЕТАМОРФОЗА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS* NILSS.)

В изучении энергетики развития бесхвостых амфибий большой интерес представляет период метаморфоза, поскольку именно в этот отрезок онтогенеза не происходит поступления питательных веществ извне и расход энергии на морфофизиологические преобразования идет исключительно за счет резервов, накопленных на предшествующих стадиях развития. Создается возможность выделить и оценить роль отдельных факторов селективного характера в создании и использовании энергетических ресурсов в ходе развития личинок и метаморфоза. Среди факторов биотического порядка особый интерес представляют такие, как плотность поселений личинок, а также обеспеченность и состав корма. В этом плане огромный материал собран по экологии отдельных видов амфибий, химической экологии и пр. Энергитика развития в условиях разной личиночной плотности и применения разных типов кормов, как и сочетанное воздействие этих факторов на энергетические процессы развития и метаморфоза амфибий, исследовались недостаточно и требуют дальнейшего изучения. Имеются данные о влиянии плотности на энергетику и развитие личинок *Hyla crucifer*, содержащихся на постоянной диете — естественном растительном детрите «вволю» [11]. Однако уже в этих работах есть принципиально важные выводы о том, что в популяциях высокой плотности личинки аккумулируют меньше энергии и подходят к метаморфозу с меньшими ее запасами. Инициация метаморфоза у животных, выращенных в условиях различной плотности, определяется разным уровнем энергообеспеченности организма [11].

В последние годы на специально поставленных экспериментах разрабатывалась модель для оценки влияния ряда конкретных факторов на рост личинок *Rana tigrina*, продолжительность их водного периода, накопление и расход энергии в период водной стадии и во время метаморфоза. Они оцени-

вались по концентрации энергии у «конечной» личинки и завершившей метаморфоз сеголетки. Большое внимание в оценке биоэнергетики уделено показателю темпа питания головастиков (*Cr*), вычисленному по отношению среднего потребления пищи к средней массе тела личинки. Эксперименты по качеству и количеству корма проводили в серии опытов на головастиках, содержащихся в условиях одной плотности. Использовали корма растительного и животного происхождения — *Wolffia tetraphylla, Chironomus* sp., *Streptocephalus dichotomus, Tubifex tubifex*. В результате на регрессионной модели раскрыты взаимовлияния важнейших комбинаций среды: температуры — рациона и плотности — качества воды, показано их воздействие на темпы роста, развития и энергетику животных. Рассмотрено прогностическое значение отдельных параметров, в том числе и уровня питания [12, 13]. Ранее исследовали энергетическую стоимость метаморфоза бесхвостых амфибий и ее зависимость от температуры и плотности экспериментальных популяций [3, 8, 9, 14]. Подробно изучено влияние корма на рост личинок [15].

В настоящей работе показано комплексное воздействие плотности личиночных поселений, качественного состава корма на накопление энергетических резервов и их расходование в период метаморфоза. Она является логичным продолжением серий наших исследований, проведенных на личинках остромордой лягушки в отработанных условиях эксперимента [2, 5, 6]. Именно плотность поселений личинок оказывает формирующее влияние на морфофизиологическое своеобразие выходящих сеголеток, а качественный состав корма (*ad libitum*, растительного, белкового и смешанного происхождения) определяет уровень проявления морфофизиологических различий между сеголетками, завершившими развитие в условиях разной личиночной плотности. При малой плотности поселений энергетические преимущества обнаружены у животных, росших на смешанном типе кормов [6]. Низкие качества корма могут усугублять отрицательные проявления высокой плотности. Напротив, полноценный по питательности корм смягчает либо устраняет их, улучшая показатели роста и развития личинок, а также морфофизиологические особенности сеголеток [7], приравнивая их к сеголеткам, вышедшим из экспериментальных популяций малой плотности и растущим на обедненных диетах. Энергетика метаморфоза животных в этих условиях обсуждается в настоящей работе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Личинки остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) получены в лаборатории из икры, привезенной из водоемов Свердловской области, относительно чистых, без видимых загрязне-

ний промышленными или бытовыми отходами, в первых числах мая 1987 г. Икра развивалась в 10-литровых кристаллизаторах до выклева и первых непитающихся стадий личинок. На 20-й стадии [1] личинки рассаживали в аквариумы объемом 30 л.

Эксперименты ставили в трех вариантах кормления личинок: в первом животных содержали на растительной диете — в качестве корма использовали вареные листья одуванчика; во втором головастики получали белково-минеральный гранулированный корм промышленного производства с большим содержанием протеинового компонента — до 40 % (широко используется в рыбном хозяйстве); в третьем варианте головастиков содержали на смешанной диете, они получали соответствующее количество растительного и белково-минерального корма. Ранее было определено суточное количество корма, которое требуется головастикам на разных стадиях развития. Из расчета этой нормы в каждый аквариум ежедневно давали корм. В конце опыта было определено общее количество корма, потребленного за весь личиночный период. Подробнее методика дана в работах [5, 6].

Три варианта в двух повторностях были представлены в двух сериях опытов — в условиях «нормы» (одна личинка в 0,75 л воды) и повышенной плотности (10 личинок в 1 л воды). Все животные развивались в одинаковых условиях освещения и температуры воды (средняя температура составила 20,89±0,36 °С). Воду в аквариумы добавляли по мере ее испарения.

Регулярно один раз в неделю определяли массу тела головастиков и стадию развития (в последующем при обработке рассчитана средняя стадия развития). Энергетические затраты на метаморфоз измеряли по схеме и расчетам, представленным в [9]. Сухую массу животных разных вариантов на 51-й и 54-й стадиях развития определяли путем выдерживания материала в термостате при 58 °С до постоянной массы.

Параллельно с установлением энергетической стоимости метаморфоза по потере массы тела животными были проведены и установочные калориметрические исследования. Поскольку оценивали средние значения групповой пробы, их в основном использовали для сопоставления результатов обоих методов. Показатели оказались весьма близки, большинство расчетов и обсуждение в этой работе построены на данных падения массы тела за период метаморфоза. Кроме того, они использованы для расчетов накопления энергии у личинок в период инициации метаморфических преобразований (51-я стадия) и ее содержания у вышедших сеголеток. Эти материалы дополняют основные расчеты и в определенной степени конкретизируют выводы. Обработка данных проведена по общей схеме статистических расчетов.

Таблица 1

**Изменения массы тела личинок остромордой лягушки, содержащихся в различных условиях ($M+m$)**

| 40 личинок в 30 л воды | | | | 300 личинок в 30 л воды | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Сутки | Средняя стадия развития | Масса тела, мг | $C_v$ | Сутки | Средняя стадия развития | Масса тела, мг | $C_v$ |
| **Растительный корм** | | | | | | | |
| 10-е | 40,4±0,8 | 112,58±1,56 | 15,6 | 10-е | 39,5±0,9 | 94,72±2,49 | 16,6 |
| 17-е | 45,2±0,7 | 275,95±1,76 | 17,6 | 17-е | 42,7±0,9 | 179,85±8,35 | 30,2 |
| 24-е | 46,8±0,9 | 499,63±9,18 | 11,6 | 24-е | 45,57±0,16 | 334,75±10,57 | 19,9 |
| 27—32-е | 51 | 366,77±5,91 | 8,9 | 28—38-е | 51 | 256,18±6,32 | 11,6 |
| Сеголетки | 54 | 232,74±4,06 | 9,1 | Сеголетки | 54 | 169,72±4,27 | 11,8 |
| **Белково-минеральный** | | | | | | | |
| 10-е | 40,92±0,16 | 151,37±3,56 | 14,8 | 10-е | 39,6±0,2 | 105,6±3,7 | 22,3 |
| 17-е | 45,9±0,7 | 370,78±9,08 | 15,5 | 17-е | 42,75±0,24 | 148,83±5,62 | 23,8 |
| 24-е | 47,3±0,7 | 584,65±7,56 | 8,2 | 24-е | 45,8±0,2 | 301,38±8,92 | 18,7 |
| 27—30-е | 51 | 458,89±11,14 | 12,8 | 34—46-е | 51 | 270,07±4,83 | 9,5 |
| Сеголетки | 54 | 296,39±6,84 | 12,2 | Сеголетки | 54 | 176,46±2,76 | 8,3 |
| **Растительный + белково-минеральный** | | | | | | | |
| 10-е | 40,9±0,3 | 192,32±4,61 | 15,2 | 10-е | 40,6±0,2 | 127,65±3,77 | 18,7 |
| 17-е | 46,7±0,7 | 507,7±10,2 | 12,7 | 10-е | 44,9±0,9 | 231,35±7,98 | 21,8 |
| 24-е | 48,1±0,5 | 702,6±10,75 | 9,8 | 24-е | 46,6±0,3 | 392,1±12,17 | 19,6 |
| 23—27-е | 51 | 569,52±8,65 | 8,2 | 28—43-е | 51 | 350,17±6,17 | 8,6 |
| Сеголетки | 54 | 381,89±5,72 | 8,1 | Сеголетки | 54 | 218,25±3,51 | 7,9 |

Примечание. Продолжительность личиночного периода на каждом виде корма составила соответственно, сут : 29,5 и 33,0; 28,5 и 38,5; 25,0 и 35,5.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В изучении энергетических особенностей личиночных стадий амфибий важное значение придается характеру динамики роста, размерным показателям, массе тела личинок, достигших стадии инициации метаморфоза, и продолжительности водного периода. Закономерности роста головастиков в обеих сериях опытов (разной плотности) прослеживаются довольно четко. Они полностью совпадают с отмеченными нами ранее особенностями роста личинок из групп различной плотности [7]. Во всех вариантах рациона на 10-й, 17-й и особенно 24-й день личинки из условий «нормы» имеют существенно бóльшую массу, чем из среды повышенной плотности (табл. 1, рис. 1). Далее по мере развития следует закономерное падение массы до активного питания сеголеток. Характерно, что как к началу метаморфоза, так и по окончании его самыми крупными были животные из условий «нормы», получившие смешанную диету.

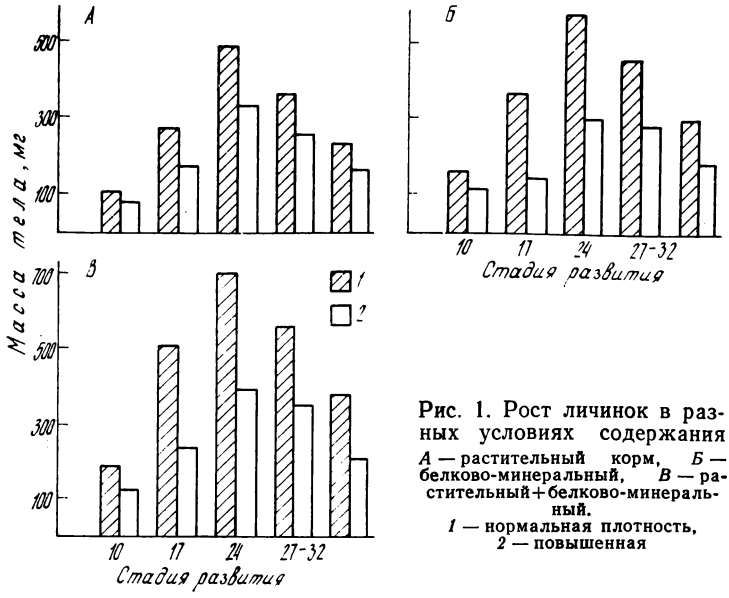



Рис. 1. Рост личинок в разных условиях содержания
*А* — растительный корм, *Б* — белково-минеральный, *В* — растительный + белково-минеральный.
*1* — нормальная плотность, *2* — повышенная

Нарастание массы тела зависит от темпов развития (см. табл. 1, рис. 2). Запаздывание перехода личинок с одной стадии на следующую на одну-полторы недели в группах повышенной плотности связано с торможением роста животных. Вместе с тем, близки (хотя могут быть и статистически значимы) показатели массы у животных из разных условий содержания, но одной и той же стадии развития. Например, на 40-й стадии в обеих сериях и разных вариантах опытов масса тела личинок составляла 112,58; 151,37; 192,32; 127,65 мг; на 45-й стадии — 275,95; 334,75; 231,35 мг; на 46-й стадии — 499,63; 507,7; 392,1 мг (см. табл. 1). Несомненно, на эти показатели комплексно воздействовали условия плотности и особенности корма.

Изменения массы головастиков в зависимости от стадии развития, рациона и плотности представлены на рис. 2. Качество корма в большей степени отразилось на животных из групп малой плотности. Различия по вариантам корма между головастиками, содержащимися в условиях повышенной плотности, выражены гораздо меньше. Темпы развития и изменения массы животных на 45-й стадии при растительном и белково-минеральном корме совпали. Животные завершают метаморфоз, имея значительно меньшие размеры, чем головастики, содержащиеся на смешанной диете при малой плотности (см. табл. 1). Это подтверждает выводы предыдущих исследований о доминирующем влиянии плотности на рост животных. Каче-

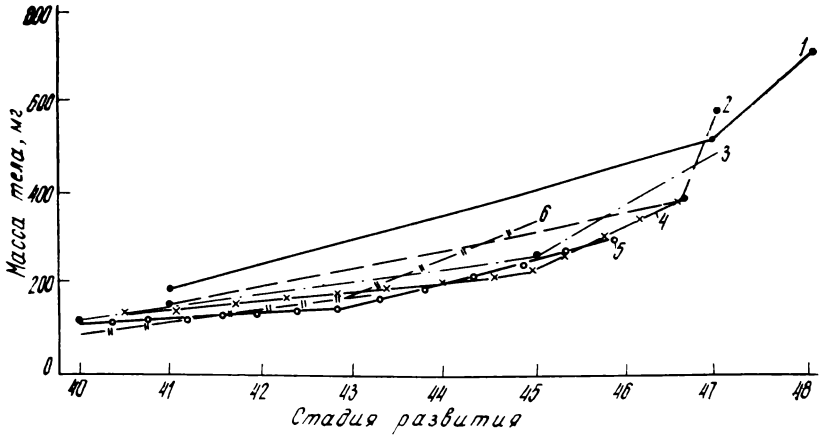



Рис. 2. Изменение массы тела личинок в зависимости от стадии развития, рациона и плотности поселений.

*1* — «норма», корм белково-минеральный+растительный; *2* — «норма», корм белково-минеральный; *3* — «норма», корм растительный; *4* — повышенная плотность, корм белково-минеральный+растительный; *5* — «повышенная плотность», корм белково-минеральный; *6* — «повышенная плотность», корм растительный

ственные особенности корма действуют в пределах потенциальных возможностей организма в данной плотности [7], поэтому есть совпадения по массе тела у животных из разной плотности. Так, масса тела головастиков к началу метаморфоза (51-я стадия) из серии высокой плотности в варианте смешанного корма практически совпадала с массой головастиков той же стадии, но выросших на растительном корме и, что особенно важно, в условиях «нормы»: 350,17±6,17 и 366,77±5,91 мг соответственно (см. табл. 1). Совпали и показатели вариабельности. В качественном отношении первая группа — это самые крупные животные из «загущенных» условий, вторая — самые мелкие из «незагущенных». Какова их жизнеспособность, каковы их резервы, есть ли различия между ними в энергетике метаморфоза?

Показательны изменения массы тела в ходе метаморфоза. Масса завершивших метаморфоз животных из условий «нормы», развивавшихся на растительном корме, достоверно больше, чем животных смешанного питания из «загущенных» условий ($t$=2,8, см. табл. 1 и 2), хотя разница потерь массы тела между этими группами несущественна: в процентах к массе на 51-й стадии потери составили 35,85±0,79 и 37,56±0,7 соответственно. Несущественны различия между группами и при расчете потерь по сухой массе (9,48 мг в группе на растительном корме в условиях «нормы» и 9,73 мг — в «загущенных» условиях на смешанном корме). Не установлены различия между этими группами и по показателям общих энергозатрат на метаморфоз (см. табл. 2). Определенная специфика обмена между группами

Таблица 2

**Энергетические затраты на метаморфоз ($M \pm m$)**

| Показатель | 40 головастиков в 30 л воды | $C_v$ | 300 головастиков в 30 л воды | $C_v$ |
|---|---|---|---|---|
| **Растительный корм** | | | | |
| Масса тела на 51-й стадии, мг | 366,77±5,91 | 8,8 | 256,18±6,32 | 11,57 |
| Потреблено корма, ккал | 1,8 | — | 1,04 | — |
| Продолжительность ММФ климакса, ч | 78,24±2,06 | 13,7 | 72,0 | — |
| Потеря массы тела в период климакса, % (сух. масса, мг) | 35,85±0,79 (9,48) | 11,51 | 33,65±0,79 (6,61) | 11,03 |
| Масса тела сеголеток, мг | 232,71±4,06 | 9,07 | 169,72±4,27 | 11,87 |
| Удельный метаболизм, кал/(г·ч) | 2,09±0,04 | 10,25 | 1,97±0,05 | 12,12 |
| Общие энергозатраты, кал | 156,97±3,86 | 12,76 | 138,56±3,58 | 12,1 |
| **Белково-минеральный корм** | | | | |
| Масса тела на 51-й стадии, мг | 458,89±11,14 | 12,8 | 270,07±4,38 | 9,47 |
| Потреблено корма, ккал | 1,64 | — | 0,84 | — |
| Продолжительность ММФ климакса, ч | 87,43±2,53 | 15,34 | 73,68±1,71 | 12,3 |
| Потеря массы тела в период климакса, % (сух. масса, мг) | 35,36±0,67 (11,74) | 7,8 | 34,51±0,61 (6,71) | 9,36 |
| Масса тела сеголеток, мг | 296,39±6,84 | 21,21 | 176,46±2,76 | 8,29 |
| Удельный метаболизм, кал/(г·ч) | 1,71±0,05 | 15,14 | 1,65±0,03 | 10,56 |
| Общие энергозатраты, кал | 147,17±3,32 | 11,98 | 121,87±2,31 | 9,86 |
| **Растительный + белково-минеральный корм** | | | | |
| Масса тела на 51-й стадии, мг | 569,52±8,65 | 8,17 | 350,17±6,17 | 8,6 |
| Потреблено корма, ккал | 2,33 | — | 1,56 | — |
| Продолжительность ММФ климакса, ч | 87,84±2,15 | 13,23 | 83,04±2,49 | 14,72 |
| Потеря массы тела в период климакса, % (сух. масса, мг) | 32,86±0,56 (5,58) | 9,5 | 37,56±0,65 (9,73) | 8,45 |
| Масса тела сеголеток, мг | 381,89±5,72 | 8,07 | 218,25±3,51 | 7,9 |
| Удельный метаболизм, кал/(г·ч) | 1,69±0,03 | 10,14 | 1,87±0,06 | 16,09 |
| Общие энергозатраты, кал | 146,89±2,79 | 10,23 | 152,37±2,69 | 8,65 |

сохранялась. Она, по нашим исследованиям, касалась параметров, отличающих животных из разных условий плотности. Среди них у головастиков, содержащихся в условиях «нормы» на растительном питании, заметно выше удельный метаболизм и короче продолжительность метаморфического климакса. Таким образом, уровень метаболизма и энергетические возможности сеголеток составляют морфофизиологическое своеобразие животных, развивающихся в условиях разной личиночной плотности.

Различия энергетических возможностей у головастиков из разной плотности подробно освещены в работе [11]. Несколько иные результаты получены другими учеными [12]. Они считают, что различия определяются в основном при комплексном воздействии на развитие головастиков температуры среды и плотности. Энергоемкость головастиков из разной плотности, подошедших к метаморфозу и завершивших его, существенно не различается. В наших работах [6] отмечены различия в энергообеспеченности и энергетике метаморфоза животных, выращенных в условиях «нормы», но на кормах разного происхождения.

Влияние плотности и состава корма отразилось на энергетических показателях животных не однозначно. Они связаны с реакцией животных на состав и калорийность корма. Особенности энергетики в разных сочетаниях условий плотности и корма прослеживаются по изменениям массы животных за период метаморфоза (см. табл. 2). В пределах одной плотности затраты массы тела не во всех вариантах рациона однозначны, хотя по двум вариантам — растительному и белково-минеральному — совпадают или близки. У животных из условий «нормы» они несколько выше, чем из «загущенных»: 35, 36—35, 85 и 33, 65—34, 51 % (к массе головастиков, подошедших к метаморфозу) соответственно. Самые небольшие потери массы — при метаморфозе животных из поселений малой плотности в условиях смешанного питания. И энергозатраты у них ниже, чем у животных остальных вариантов этой плотности. Напротив, в «загущенных» условиях у животных смешанного питания наиболее высоки потери массы при метаморфозе (37,56 % к массе тела) и самый высокий уровень энергозатрат, намного превышающий его у животных аналогичного варианта в «норме».

В основе этих различий должны лежать общие механизмы, определяющие особенности метаболизма у животных в зависимости от комплекса условий, формирующихся при разной плотности поселений. Возникают проблемы тканевых особенностей — их качественного состава, концентрации энергии и пр. С помощью самых доступных анализов можно установить различия между животными по содержанию воды в тканях. У животных из малой плотности в тканях личинок до метаморфоза

содержание ее достигало 87,8 % на смешанной диете и 88,3 % — на растительной. После метаморфоза эти показатели снизились до 85,9 и 84,3 % соответственно по вариантам рациона. В условиях повышенной плотности вариабельность по содержанию воды в тканях животных разных вариантов кормления несколько выше. До метаморфоза оно колебалось от 88,9 % у животных растительного варианта, 89,2 % — смешанного до 90,3 % — белково-минерального. После метаморфоза содержание воды в тканях этих групп сеголеток соответственно варьировало от 86,8 % на растительном до 87,12 и 87,14 % на белковом и смешанном кормах. Следовательно, ткани личинок и сеголеток из поселений повышенной плотности больше содержат воды, причем у сеголеток это выражено не меньше, чем у личинок. Однако вариабельность отмечается и в пределах групп животных из одной плотности, но разных вариантов корма. Так, если при малой плотности больше воды в тканях личинок и сеголеток на растительной пище, то в условиях повышенной плотности, напротив, содержание ее больше в тканях животных, получавших смешанное питание. В ходе метаморфоза траты воды в процентном выражении не имели существенных различий в зависимости от плотности экспериментальных популяций. Содержание воды у сеголеток понизилось с 2,1 до 3,6 %, у животных на растительной диете меньше, а на белково-минеральной — больше. Ниже значения (хотя мало достоверны) в условиях повышенной плотности. Напротив, на смешанной диете различия по потерям воды между животными разной плотности вполне достоверны. Они выше при малой плотности (3,5 и 2,1 % соответственно), хотя на метаморфоз у таких животных затрачено меньше сухого вещества, чем у особей из «загущенных» условий.

Тканевые различия в энергетике метаморфоза головастиков из разных условий имеют определенное значение. Показательны данные по концентрации энергии на единицу биомассы [12] (кДж/г сухого вещества), израсходованной на метаморфоз. Расчеты по данным общих энергозатрат и потерь массы тела (по сухой массе) показали, что в зависимости от плотности экспериментальных популяций и качества корма концентрация энергии заметно отличается. Так, она меньше у животных, содержащихся в условиях малой плотности растительного и белкового вариантов (16,6 и 12,5 кал/мг соответственно); заметно выше у особей из «загущенных» условий этих же вариантов (21,0 кал/мг — в растительном и 18,0 кал/мг — в белковом). Животные смешанного типа питания заметно выделяются даже в пределах вариантов одной плотности. В «норме» максимальная концентрация — 26,3 кал/мг, у животных из «загущенных» условий минимальная — 15,7 кал/мг. Выходит, что при достоверно большем содержании воды в тканях сеголетки смешанного варианта питания имеют намного меньше энергии (не

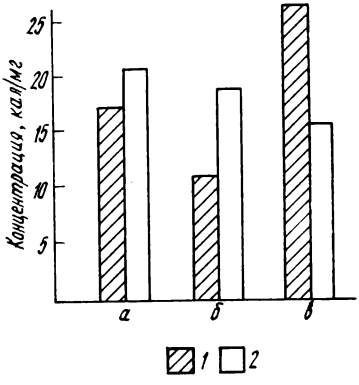



Рис. 3. Концентрация энергии на единицу массы тела сеголеток в разных условиях содержания.

*а* — растительный корм, *б* — белково-минеральный, *в* — растительный+белково-минеральный. *1* — нормальная плотность, *2* — повышенная

достоверно) на единицу массы тела, израсходованной на метаморфоз, чем сеголетки из растительного варианта в условиях повышенной плотности. Таким образом, сближение этих групп отмечается и по энергетическим показателям на уровне тканей. В группах смешанного питания, но разной плотности в «загущенных» условиях выше показатель удельного метаболизма и обычно несколько продолжительнее сроки метаморфоза.

Известно, что личинки в условиях повышенной плотности при метаморфозе используют нижний лимит размеров тела [16] и меньше запасают энергии [11]. В результате и обычно выходящие сеголетки имеют меньшие размеры и меньший запас энергетических резервов. Безусловно интересны представления о морфофизиологическом своеобразии животных, прошедших личиночное развитие при разной плотности [4, 10]. Результаты настоящих исследований показывают, что основной фон — плотность и продукты жизнедеятельности — оказывает большое влияние на эффективность питания животных, аккумуляцию и расход энергии в ходе развития и роста. Энергетическая емкость тканей животных, содержащихся даже на аналогичных в качественном отношении рационах, но в разных условиях плотности, неоднозначна (рис. 3). Она определяется фоном и связанным с ним физиологическим состоянием организма. Даже на наиболее полноценном рационе при смешанном составе корма — оптимальных условиях питания — морфофизиологические особенности животных из «загущенных» сред совпадают не только по массовым, но и по энергетическим показателям с таковыми животных, развивающихся при малой плотности на растительном рационе. Усвоение одного и того же корма животными, растущими в разных условиях, неодинаково. На разных рационах при одной плотности и совпадающих значениях массы энергетическая обеспеченность животных может быть весьма различна. В этом отношении оценка первых сеголеток только по массе и размерным параметрам становится недостаточной. Должны учитываться энергообеспеченность организма, морфофизиологические особенности усвоения корма и аккумуляции энергии, уровень которых определяется, как показывают исследования, условиями предшествующего развития.

## ВЫВОДЫ

1. Плотность поселений оказывает существенное влияние на эффективность питания, накопление энергетических резервов у головастиков и уровень энергетических затрат на метаморфоз.

2. В оптимальных условиях питания массовые и энергетические показатели животных, содержащихся в условиях повышенной плотности, могут совпадать с аналогичными параметрами животных, получающих менее полноценный по питательности рацион и содержащихся при низкой плотности.

3. При экологической оценке сеголеток необходимо учитывать не только основные морфофизиологические параметры (массовые), но и уровень аккумуляции энергии тканями в личиночный период.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка // Объекты биологии развития. М., 1975. С. 96.

2. Иванова Н. Л., Сюзюмова Л. М. Зависимость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки от качества корма // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск. 1984. С. 19—20.

3. Пястолова О. А. Энергетическая стоимость метаморфоза Anura и ее зависимость от температуры и плотности экспериментальных популяций // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 37—55.

4. Сюзюмова Л. М. К вопросу о роли популяционных механизмов в формировании морфофизиологических особенностей у амфибий // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 75—87.

5. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок остромордой лягушки на разных типах питания // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984. С. 18—26.

6. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л. Морфофизиологические особенности и энергетический обмен у головастиков остромордой лягушки, выращенных на разных кормовых рационах // Экология. 1988. № 2. С. 18—24.

7. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л., Гребенникова С. И. Роль питания личинок и плотности их поселений в формировании морфофизиологически своеобразных групп сеголеток остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 26—39.

8. Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1972. № 6. С. 822—855.

9. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий // Экология. 1973. № 4. С. 13—27.

10. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 151 с.

11. Crump M. L. Energy accumulation and amphibian metamorphosis // Oecologia.* 1981. Vol. 49, N 2. P. 161—169.

12. Pandian T. J., Marian M. P. Predicting anuran metamorphosis and Energetic // Physiol. Zool. 1985. Vol. 58(5). P. 538—552.

13. Pandian T. J., Marian M. P. Time and energi of metamorphosis in the Indian Bullfrog *Rana tigrina* // Copeia. 1985. N 3. P. 653—662.

14. Smith-Jill S. Y., Berven K. A. Predicting amphibian metamorphosis // Amer. Nat. 1979. Vol. 113. P. 563—585.
15. Steinwascher K., Travis Y. Influence of food quality and quantity on early larval growth of two Anurans // Copeia. 1983. N 1. P. 238—242.
16. Wilbur H. M.,. Collins Y. P. Ecological aspect of amphibian metamorphosis // Science. 1973. Vil. 182. P. 1305—1314.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изучении экологической энергетики животных период количественных оценок энергобюджетов организмов сменился исследованиями, позволяющими понять механизмы регуляции компенсации энергозатрат. Предыдущий подход мог дать только общие оценки энергопотребностей животных. Для понимания их динамики в зависимости от факторов среды и познания сезонных ритмов необходимы более глубокие и точные работы. Предложенный Н. И. Калабуховым термин «сохранение» в последние 20 лет все чаще заменяется «поддержанием», а в современных работах исследователей обращено внимание на регуляцию энергобаланса животных. Действительно, не только смысловое понимание старого термина «сохранение», но и наши знания в области экологической энергетики животных уже не позволяют нам использовать его, так как постоянство энергобаланса живых систем при влиянии спектра факторов среды относительно. Важно понять, что в таком многогранном процессе, как энергобаланс, все адаптации, «работающие» на поддержание его в различных климатических ситуациях, могут значительно изменяться, иногда в противоположную сторону. Так, при температурах среды, близких к оптимальным, животные не ищут теплые или сохраняющие тепло укрытия, тогда как при понижении температуры они охотно используют их. Зимующие птицы при получении избытка энергии с пищей перед сном увеличивают двигательную активность — для выведения избыточного тепла из организма и даже при очень низких температурах предпочитают ночевку на открытом воздухе. Недостаток получения энергии с пищей у дневных птиц в течение светлой части суток снижает двигательную активность перед засыпанием и вынуждает использовать убежище, сохраняющее тепло. Наблюдения на Среднем Урале в начале декабря за кормящимися воробьями на освещенных улицах Екатеринбурга через 8 часов после наступления темноты показывают, что регулирующие энергобаланс адаптации пластичны и не ограничены реакциями на естественные факторы среды. Современное понимание возможностей регуляции энергобаланса хорошо продемонстрировано на птицах в работах сотрудников Биостанции ЗИН АН в пос. Рыбачьем (В. Р. Дольник, Т. И. Ильина-Васильева и др.). Однако «топографическое» восприятие энергобаланса пора заменить динамическим, а для этого необходимо знать потенциальные возможности проявления адаптаций, их энергетическую роль, стоимость, способность замещать одна другую.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . . 3
Кривцов С. К. Энергетические адаптации птиц (Aves) к условиям гнездования в Субарктике . . . . . 4
Дольник В. Р. Бюджеты энергии скворца (*Sturnus vulgaris* L.) . . . . . 27
Постников С. Н. Экологическая энергетика обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris* L.) . . . . . 43
Находкин Н. А. Динамика массы тела как показатель поддержания энергетического баланса у воробьиных птиц (Passeriformes) в Центральной Якутии . . . 56
Мирхашимов И. Х. Биоэнергетика весеннего миграционного цикла деревенских (*Hirundo rustica* L.) и береговых (*Riparia riparia* L.) ласточек на юго-востоке Казахстана . . . . . 82
Постников С. Н. Поступление энергии с пищей у овсянковых птиц (Emberizinae) при различных температурах 108
Ковальчук Л. А. Адаптивные возможности энергетического обмена красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall) . . . . . 120
Бабушкина Н. Ф. Особенности метаболической реакции мышц полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pallas) и узкочерепных (*Microtus gregalis* Pallas) в связи с адаптацией к условиям Субарктики . . . . . 131
Данилова М. Н. Энергетические характеристики личинок и сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) при экспериментальном нефтяном загрязнении . . 139
Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л. Влияние плотности поселений и состава кормов на энергетическую стоимость метаморфоза остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) . . . . . 147
Заключение . . . . . 159

УДК 598.2+59/525

**Энергетические адаптации птиц (Aves) к условиям гнездования в Субарктике.** Кривцов С. К // Экологическая энергенетики позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

Изучение энергетического баланса и поведения птиц проводили на Югорском полуострове методом хронометрирования активности птиц в течение 24 ч, на основе чего получали суточные бюджеты времени (*DTB*), которые пересчитывали в суточные бюджеты энергии (DEB). Для большинства видов неворобьиных птиц характерно существенное снижение энергетических расходов в репродуктивный период, тогда как для воробьиных птиц и мелких куликов отмечено повышение затрат энергии, достигающих верхних уровней возможности существования.

Ил. 1. Табл. 12. Библиогр. 65 назв.

УДК 598.822+591.538

**Бюджеты энергии скворца** (*Sturnus vulgaris* L.). Дольник В. Р. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

Обобщаются данные о затратах энергии скворцами при разных формах их активности. Существующие сведения об энергетике этого вида выстраиваются в систему, позволяющую оценивать энергетические затраты и потребности скворцов в естественных условиях. Приводятся приемы оценки роли скворцов в экосистемах, расчета биомассы, извлекаемой ими пищи, изучения меж-, внутрипопуляционных и индивидуальных особенностей жизни, стратегии питания, размножения и т. д.

Ил. 1. Библиогр. 20 назв.

УДК 598.822+574.46

**Экологическая энергетика обыкновенного скворца** (*Sturnus vulgaris* L.). Постников С. Н. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

На Среднем Урале (56°50′ с. ш.) изучены изменения массы тела и энергия существования скворца обыкновенного при различных температурах. Материалы сравниваются с литературными данными, полученными ранее в Британской Колумбии (49°30′). Рассмотренные особенности энергетики скворца свидетельствуют о высоких адаптивных возможностях вида. Это подтверждают незначительные колебания массы тела в течение года, в том числе и при экспериментах в условиях низких температур, низкие вариации изменения большой, экскреторной и метаболизированной энергии, небольшой угол наклона терморегуляторной кривой.

Ил. 6. Табл. 2. Библиогр. 22 назв.

УДК 598.822+591.538

**Динамика массы тела как показатель поддержания энергетического баланса у воробьиных птиц (Passeriformes) в Центральной Якутии.** Находкин Н. А. // Экологическая энергенетика позвоночных животных. Екатернибруг: УИФ «Наука», 1993.

В Якутске (62° с. ш.) изучена динамика массы тела полевого и домового воробьев, чечетки, снегиря и пуночки. Птиц содержали в уличных вольерах размером 3,5×2,5×2 м при естественных температурах и фотопериодах. У якутских птиц отмечены значительные превышения массы тела по сравнению с другими популяциями. Годовые уровни массы тела домового и полевого воробьев значительно выше во все сезоны. У якутских снегирей масса тела зимой больше, а летом сравнима с таковой птиц из других популяций. У чечеток и пуночек на фоне зимнего увеличения массы тела наблюдали высокие пики в период миграций. Жирность повторяла динамику массы тела. Суточная динамика была наибольшей при крайне низких температурах. Вечернее наполнение пищеварительного тракта увеличивалось при понижении температуры среды. Наибольшие потери массы тела в покое ночью отмечены зимой у домового воробья.

Ил. 19. Библиогр. 70 назв.

УДК 598.812+574.46+591.543.43

**Биоэнергетика весеннего миграционного цикла деревенских (*Hirundo rustica* L.) и береговых (*Riparia riparia* L.) ласточек на юго-востоке Казахстана.** Мирхашимов И. Х. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

Изучали взаимосвязь сезонной и суточной ритмики пролета с динамикой массы тела у двух видов ласточек на Чокпакском перевале. При увеличении у деревенских ласточек массы тела на 1 г количество птиц за сутки отлова возрастало на 100 особей. Средняя масса тела береговых ласточек на весенней миграции колебалась от 10 до 14 г. При массе тела 10 г отлов составлял 24 особи, 12 г — 62 особи и 14 г — 100 птиц в день. Приводятся энергетические прогнозы динамики мигрирующих птиц.

Ил. 8. Табл. 15. Библиогр. 15 назв.

УДК 598.826.4+591.538

**Поступление энергии с пищей у овсянковых птиц (Emberizinae) при различных температурах.** Постников С. Н. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

У шести видов овсянок массой от 20 до 36 г изучали особенности поступления энергии с пищей зимой и летом. Птиц содержали в уличных вольерах размером 15×3×2,5 м. Полученные материалы сравнивали у видов со сходной массой тела. Показано, что у разных видов птиц с одинаковой массой тела существуют различия в поступлении энергии с пищей, что отражает их адаптивные особенности.

Табл. 3. Библиогр. 18 назв.

УДК 599.323.4+577.31+591.524

**Адаптивные возможности энергетического обмена красносерой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall).** Ковальчук Л. А. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

Представлены новые материалы о состоянии энергетического потенциала и тканевых механизмов адаптации

красно-серых полевок — обитателей различных климато-географических зон Урала. Показана географическая изменчивость физиологических механизмов адаптации широко распространенных форм полевок к холодовым нагрузкам — факторам, адекватным воздействиям, встречающимся в среде обитания животных.

Ил. 3. Табл. 5. Библиогр. 31 назв.

УДК 599.323.4+577.121+591.524

**Особенности метаболической реакции мышц полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pallas) и узкочерепных (*Microtus gregalis* Pallas) в связи с адаптацией к условиям Субарктики.** Бабушкина Н. Ф. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

В скелетных мышцах определяли активность сукцинатдегидрогеназы, лактатдегидрогеназы и ее изоферментов в условиях физиологической нормы и после кратковременного охлаждения. Реакция зависит от стадии гипотермии, которая индуцируется данным холодовым воздействием. Реакция на охлаждение у полевок-экономок в значительной степени связана с увеличением анаэробного метаболизма и проявляется в активации лактатдегидрогеназы и ее анаэробных изоферментов. У узкочерепных полевок она в большей мере связана с аэробным окислительным метаболизмом, что проявляется в способности в аналогичных условиях активировать сукцинатдегидрогеназу и аэробные изоферменты лактатдегидрогеназы. Обсуждается возможное адаптивное значение выявленных различий.

Ил. 3. Библиогр. 21 назв.

УДК 597.828 : 591.538 : 502.55

**Энергетические характеристики личинок и сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) при экспериментальном нефтяном загрязнении.** Данилова М. Н. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

Приводятся данные по дыханию личинок и энергозатратам на метаморфоз молодых животных в эксперименте с нефтяным загрязнением.

Табл. 2. Библиогр. 27 назв.

УДК 598.8+591.393

**Влияние плотности поселений и состава кормов на энергетическую стоимость метаморфоза остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.).** Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л. // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993.

Исследовано комплексное влияние плотности (одна личинка на 0,75 л и 10 личинок на 1 л воды) и состава корма (растительный, белково-минеральный и смешанный рационы) на рост, развитие и энергетику метаморфоза личинок остромордой лягушки. Отмечено доминирующее влияние плотности. Качественный состав корма отражается на степени проявления потенциальных возможностей в пределах данной плотности. Энергетическая стоимость метаморфоза и энергетическая емкость тканей животных, содержащихся на

аналогичных рационах, но в разных условиях плотности, не однозначны. В оптимальных условиях питания на наиболее полноценном рационе при смешанном составе кормов массовые и некоторые энергетические показатели животных, содержащихся в условиях повышенной плотности, совпадают с аналогичными параметрами у животных, содержащихся на менее полноценном растительном рационе в условиях малой плотности. При экологической оценке сеголеток необходимо учитывать не только массу тела, но и энергообеспеченность организма и аккумуляцию энергии в личиночный период.

Ил. 3. Табл. 2. Библиогр. 16 назв.

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

*Рекомендовано к изданию*
*ученым советом*
*Института экологии растений и животных*
*и НИСО УрО РАН*
*по плану выпуска 1993 г.*

Редактор **А. И. Пономарева**
Художник **М. Н. Гарипов**
Технический редактор **Е. М. Бородулина**
Корректор **Н. В. Каткова**

---

НИСО № 221(90)—1770
Сдано в набор 23.07.92. Подписано в печать 20.11.92. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 10,5. Уч.-изд. л. 12,5. Тираж 600. Заказ № 283. Цена с — 1770

---

620219, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202. Институт экологии растений и животных.
Типография ИПП «Уральский рабочий». Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.