ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АДАПТАЦИИ ЖИВОТНЫХ

МОИП

ECOLOGICAL BASES OF ADAPTATIONS IN MAMMALS

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
MOSCOW 1967

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АДАПТАЦИИ ЖИВОТНЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1967

УДК 591.5

ТРУДЫ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Том XXV

Отдел биологический
Уральское отделение

TRANSACTIONS OF THE MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Vol. XXV

Biological series
Urals Section

Ответственный редактор
С. С. ШВАРЦ

Сборник посвящен проблеме экологического анализа морфологических и морфо-физиологических особенностей популяций широко распространенных видов в специфических условиях. Описываются новые методы оценки экологического значения морфологических и физиологических особенностей видов и популяций. Книга содержит важные общебиологические выводы о реализации физиологических возможностей вида в природе.

2-20-6
399-67

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

О ПУТЯХ ВНЕДРЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЭКОЛОГИЮ ЖИВОТНЫХ

С. С. Шварц

От описания явления к анализу его причин — таков путь любой науки, любой отрасли знания. Соответственно с этим изменяются и методические принципы, лежащие в основе науки. Преобладание описательных методов — не специфика определенных наук, а стадия их развития. Стадия непреходящая, так как описание явления всегда будет основой для исследования механизмов, его определяющих. По мере развития науки описательные методы все в большей степени становятся количественными и все больше дополняются экспериментами. Экспериментальные методы исследования никогда не были и не будут антагонистами описательных. Наоборот, развитие обоих методов (точнее — методических принципов) взаимно связано. Как правило, эксперимент внедряется в науку лишь после того, как описательные методы достаточно разовьются и сформулируют задачу постановки эксперимента. Это обстоятельство само по себе заслуживает внимания. В современной науке, в особенности в биологии, требование широкого применения экспериментальных методов — требование прогрессивное. Но слишком часто забывают, что во многих разделах биологии внедрение экспериментальных методов требует интенсификации работ с применением описательных методов. Эксперимент нельзя проводить до тех пор, пока не будут созданы условия для четкой формулировки вопроса, который надлежит исследовать экспериментально.

После внедрения в науку экспериментальных методов начинается процесс обратного воздействия эксперимента на «описание». Этот процесс сложен и многообразен. В разных науках он протекает по-разному. Попытаемся проследить за его развитием в экологии животных.

Экология призвана познать жизнь вида в естественной среде обитания. Отсюда и сложность проведения экологических экспериментов. Эта сложность определяется комплексным характером воздействия среды на организм (в реальной природе на организм действуют не отдельные факторы среды, а их констелляция) и комплексностью самого объекта исследования (подробнее см. ниже), не говоря уже о том, что и организм, и среда находятся в процессе постоянного изменения и развития. Поэтому экология остается одной из немногих наук, в которых описательные методы исследования продолжают играть ведущую роль. Однако развитие современных экологических исследований без применения экспериментов невозможно. Необходимо разумное (диктуемое задачами науки и народного хозяйства) сочетание различных методов исследования. В этой статье нам хочется проанализировать возможности одного из путей этого сочетания.

Эксперимент проник в экологию позднее, чем в физиологию и биохи-

мию, не только потому, что в природе ставить эксперимент труднее, чем в строго контролируемых лабораторных условиях, но и потому, что эколога интересуют не отдельные особи, а их совокупности — популяции. Это было понято экологами значительно раньше возникновения термина «популяционная экология». Тем не менее начало экспериментальной экологии положили исследования отдельных особей в контролируемых условиях. Установление связи между физиологическими особенностями вида и его образом и условиями жизни было первым серьезным направлением экспериментальной экологии. Оно по существу заложило основы учения о факторах среды и действии их на организм, ибо показало, что действие отдельных элементов внешней среды на организм бесконечно разнообразнее и глубже, чем это можно было установить простыми наблюдениями. Вместе с тем это направление исследований (впервые с точностью, достойной современной науки) показало силу взаимодействия различных факторов, что имело непосредственное значение для понимания поведения животных в естественной среде обитания.

Экологический подход к изучению физиологических особенностей животных вскоре был воспринят физиологией, и в настоящее время экологическая физиология развивается как важная самостоятельная наука, весьма близкая к экологии, но с ней не совпадающая. Этот интереснейший для истории науки процесс очень рельефно выражен в трансформации определения задач экологии и физиологии.

Д. Н. Кашкаров (1945) видел задачу экологии «в изучении приспособлений морфологических, физиологических, приспособлений поведения, а также и противоречий между организмом и средой, изучении жизни вида (или комплекса)». А в 1963 г. А. Г. Гинецинский так определяет основную проблему физиологии: «Это проблема изучения механизмов функционирования систем организма и их регуляций, проблема взаимоотношения организма со средой, его приспособляемости и устойчивости к условиям внешнего мира». Сопоставление определений, принадлежащих крупнейшим специалистам, ясно показывает, что задачи экологии 40-х годов по существу совпадают с задачами физиологии 60-х. Но это не привело к слиянию двух наук, так как за прошедшие двадцать лет задачи экологии изменились, что не могло не привести и к изменению ведущих методических положений. Этот процесс опять-таки представляет большой интерес для истории науки. Основной принцип экологии остался без изменений. Этот принцип — исследование жизни животных в естественной среде обитания.

Однако так как стало ясным, что организмы утверждают себя не в форме отдельных особей, а в форме популяций, то конкретная задача экологии изменилась. Экология все в большей степени становится экологией популяционной. При этом она продолжает широко пользоваться любыми возможностями, помогающими глубже понять связь отдельных индивидов со средой обитания, но интегрирует полученные данные с позиций общего учения о популяции как об элементарной форме существования вида. Соответственно с этим изменилось и направление экспериментальных работ. Они были призваны уточнить закономерности, управляющие жизнью популяций.

Наиболее характерными в этом отношении были и остаются в настоящее время исследования «факторов, зависящих от плотности», и изучение так называемой иерархической структуры популяций. Несмотря на кажущуюся расплывчатость этих тем, они связаны глубокой идейной общностью. Проиллюстрируем это конкретным примером.

Многие экспериментаторы-экологи интересуются вопросом: какие изменения происходят в популяциях животных при повышении их плотности. Внешне кажется, что эти исследователи занимаются принципиально различными вопросами. Батрахолог констатирует, что содержащиеся в выделениях головастиков вещества тормозят их рост, вследствие чего в

популяциях высокой плотности метаморфоз завершают лишь наиболее крупные и быстро развивающиеся головастики. Энтомолог проводит изящные опыты, показывающие, что при высокой плотности популяций личинок стрекоз развиваются лишь те из них, которые обладают наиболее выгодными охотничьими участками, а остальные прекращают рост и длительное время живут в популяции в качестве ее важнейшего резерва. Териолог устанавливает, что увеличение плотности популяции и связанное с этим увеличение внутрипопуляционных контактов вызывает у животных сложный комплекс физиологических реакций, в результате которых скорость воспроизводства популяций падает. Эти работы резко различны и по технике эксперимента, и по обработке результатов. Однако их внутренняя связь совершенно очевидна. Современная экология научилась ставить вопросы, не входящие в компетенцию ни одной другой биологической науки, научилась экспериментальным путем исследовать свой объект (популяцию).

Экспериментальные исследования этого цикла позволили установить не только основные закономерности влияния плотности популяции на ее структуру и физиологические особенности слагающих популяцию особей, но обеспечили также разработку методов, позволяющих обнаружить различные проявления этих закономерностей в природных популяциях. В результате возникают возможности сделать дальнейший шаг вперед в понимании популяционного уровня проявления жизни. Это опять-таки легче всего может быть понято на конкретном примере.

Экспериментальными методами было установлено, что при повышении плотности популяций дифференцировка популяции на доминантов и субдоминантов усиливается. В результате возникает ситуация, при которой лишь доминанты обеспечиваются ресурсами для продолжения жизни и размножения, а субдоминанты превращаются в «избыточных особей». Было также установлено, что положение на внутрипопуляционной иерархической лестнице оказывает на животных не только экологическое, но и физиологическое действие. Эти открытия дали возможность «увидеть» описанное явление в естественной обстановке, в природных условиях, что в свою очередь обогатило результаты экспериментальных работ, ибо позволило установить зависимости проявления общих экологических закономерностей от специфики вида и специфики конкретной среды его обитания. Последнее дало основание для нового направления экспериментальных работ, суть которых заключалась в том, чтобы проверить, не существует ли обратной связи между положением особи в структуре популяции и ее физиологическим состоянием. Оказалось, что такая связь существует: если искусственным путем поднять физиологическое состояние животного, то повышается и его положение на иерархической лестнице. Естественно, что у разных видов и в разной среде обитания этот процесс протекает в различной форме, но его суть остается принципиально неизменной. Однако если в лабораторных условиях довольно удачно удается моделировать популяционные процессы, то жизнь биоценоза моделируется лишь в отношении его отдельных звеньев. Поэтому для того, чтобы проверить, как отражается искусственно измененное положение особи в популяции на жизни биоценоза, эксперимент пришлось вынести в природу. Оказалось, что изменение структуры популяции ведет к повышению использования популяцией вида ресурсов биоценоза и в целом — к более эффективному распределению и превращению энергии в общей экологической системе. Это влечет за собой важные практические и теоретические выводы. Стало ясным, что повышение продуктивности популяций отдельных видов может быть вызвано путем изменения физиологии отдельных особей без внесения в экологическую систему добавочного источника энергии. Другими словами, обнаружилась возможность искусственно повысить уровень использования энергии в биогеоценозе. С другой

стороны, эти исследования повлекли за собой и известную трансформацию взглядов на характер внутрипопуляционных процессов. Стало ясным, что «избыточные особи» правильнее рассматривать в качестве резерва популяции, обеспечивающего возможность быстро использовать малейшее улучшение условий существования.

В нашу задачу не входит детальное рассмотрение упомянутых здесь важнейших явлений и процессов. Мы стремились лишь показать, что в современной экологии стихийно возникла возможность комплексного исследования важнейших закономерностей. В таком комплексе описательные и экспериментальные методы не исключают, а взаимно дополняют друг друга. При этом разные исследователи отдают предпочтение разным методам, интересуются разными аспектами общей задачи, но в целом сохраняются условия для всестороннего охвата проблемы. Для приведенного краткого резюме новейших работ, посвященных анализу соотношения между плотностью и структурой популяции, оказалось необходимым использовать работы, выполненные разными школами в разных странах мира (Н. Наумов, 1955; Н. Наумов, Никольский, 1962; С. Наумов, 1960; Шварц, 1959, 1960, 1962; Anderson, 1961; Andrewartha, 1965; Bull, 1962; Houlihan, 1963; Jenkins, 1965; Myers, Poole, 1963; Petrusewicz, Andrzejewski, 1962, и др.).

Перспективность комплексного подхода при решении сложных биологических проблем иллюстрирует и настоящий сборник. Он отражает стремление группы свердловских зоологов подойти к решению одной из сложнейших экологических проблем с различных методических позиций. Суть этой проблемы — экологические механизмы приспособления вида к специфическим условиям среды обитания. Представленные работы показывают, что полноценное решение этой проблемы не может быть получено без привлечения самых разнообразных методов исследования. Листая сборник, трудно порой определить, где начинается экспериментальная работа, где кончается описательная. Казалось бы, чисто описательная работа Л. Я. Топорковой о соотношении морфологической и экологической дифференцировки популяций служит естественным продолжением экспериментальных работ А. В. Покровского и Н. А. Овчинниковой, показавших, что важнейшие экологические особенности животных в ряде случаев обладают большей специфичностью (в частности, видо-специфичностью), чем наиболее «стойкие» морфологические особенности животных. С другой стороны, работа Л. Я. Топорковой помогает экспериментаторам понять, как в процессе микроэволюционных преобразований стабилизируются те экологические признаки, которые являются непосредственным объектом их исследований.

Однако сопоставление представленных в сборнике работ позволяет сделать и некоторые более конкретные и более существенные выводы, с особой силой иллюстрирующие важность взаимного обогащения разных методов исследования.

Центральная группа работ сборника — это исследования А. В. Покровского и Н. А. Овчинниковой, посвященные экспериментальному изучению биологии размножения грызунов. Эти работы приводят к весьма важным выводам, которые предельно сжато могут быть сформулированы следующим образом.

1. Физиологические потенции вида в природных условиях могут быть реализованы лишь в редчайших случаях.

2. Типичный для вида характер размножения сохраняется в течение длительного содержания в неволе. Это справедливо не только в отношении таких общих признаков, как число молодых в помете, но и таких нюансов, как скорость роста молодняка в зависимости от времени рождения.

3. Сезонные изменения основных параметров, которыми характеризуется биология размножения вида, не являются следствием изменения ус-

ловий существования животных. Эти условия скорее имеют значение как некий фон, на котором развертываются наследственные потенции вида.

4. Важнейшее представление современной экологии, согласно которому любая популяция генетически разнородна, распространяется и на наиболее общие физиологические особенности животных (скорость полового созревания, сезонная циклика размножения и т. п.).

Обоснования этих положений даны в соответствующих статьях авторов, здесь же нам кажется существенным отметить их значение для решения поставленной проблемы другими методами исследования.

Экспериментальные данные показывают, что вывод, к которому пришли многие исследователи на основании полевых и теоретических исследований,— динамика численности в большей степени зависит от внутрипопуляционной структуры, чем от внешних факторов, а внешние факторы определяют динамику численности преимущественно путем изменения структуры популяции, покоится на достаточно твердой основе (см. обзор новейших теоретических представлений Cole, 1965). Это дает возможность, с одной стороны, с большой уверенностью формулировать общие принципы исследования механизмов, регулирующих численность природных популяций животных (В. С. Смирнов), а с другой,— заставляет уделять особое внимание динамике структуры популяции (К. И. Копеин). Работа К. И. Копеина, представленная в настоящем сборнике, в известной степени симптоматична. Она показывает, что сложившиеся представления, касающиеся биологии даже таких хорошо изученных видов, как горностай, оказываются недостаточными с позиции современной популяционной экологии. Здесь связь с экспериментальными исследованиями выступает особенно отчетливо, так как только в строго контролируемых лабораторных условиях удалось с полной убедительностью показать специфическую роль разных возрастных групп животных в поддержании численности популяции.

Связь представленных в этом сборнике экспериментальных работ с полевыми обнаруживается и по другой, пожалуй, еще более интересной линии. Эксперименты показали, что существует полная возможность установить степень реализации наследственных потенций вида в данных конкретных условиях среды на основе исследования серии морфологических показателей. Этой стороне вопроса посвящены работы В. Г. Оленева, В. Н. Павлинина, К. И. Копеина, Л. Н. Добринского. Здесь следует обратить внимание на работу Л. Н. Добринского, показывающую, что принципы ранней диагностики реакций животных на изменение условий среды, которые были разработаны преимущественно на млекопитающих (Шварц, 1958, 1959; Christian, 1961), могут быть распространены и на птиц, но после соответствующих методических доработок.

Как уже отмечалось выше, экспериментальная экология в значительной степени способствовала утверждению взгляда на популяцию как на элементарную форму существования вида, элементарную форму приспособления вида к своеобразию условий среды. Отсюда вытекает необходимость концентрировать внимание на изучении генетической природы межпопуляционных различий и на определении границ популяций.

В настоящем сборнике представлены три возможных пути изучения этой проблемы. Первый из них, который сейчас привлекает к себе все большее внимание, иллюстрируется статьей В. Е. Берегового и Ю. А. Новоженова. Она основана на исследовании количественного соотношения разных генотипов в различных хорологических подразделениях вида. Анализ представленного в этой работе материала показывает, что параллельное изучение внутрипопуляционной изменчивости и межпопуляционных различий создает предпосылки для создания общей теории географической изменчивости, в которой учения о клинах, о внутривидовой

дифференциации (подвидообразование) не противоречат, а дополняют друг друга. С другой стороны, эта работа показывает, что уже в настоящее время существует возможность перенести опыты по изучению роли изоляции, условий среды и отбора из стен лабораторий в природу. Можно надеяться, что направление, представленное в нашем сборнике В. Е. Береговым и Ю. А. Новоженовым, приведет к принципиальному прогрессу в экспериментальной популяционной генетике. По нашему мнению, этот прогресс в значительной степени определяется объективной оценкой хронологической и хронографической изменчивости (подробнее см. Шварц, 1963). На этом пути работа В. Е. Берегового и Ю. А. Новоженова смыкается с работой В. Г. Ищенко, которая иллюстрирует возможность анализа изменения генетической структуры популяции во времени по таким признакам, которые вплоть до настоящего времени считались наиболее стабильными и поэтому в значительной степени служили основой при построении таксономических систем. Работа В. Г. Ищенко иллюстрирует еще одну интересную закономерность, которая в рамках нашей темы представляет особую важность. В строго контролируемых лабораторных исследованиях было установлено, что при изменении условий существования животных скорость их роста резко изменяется, соответственно с этим изменяются и пропорции их тела. Однако экспонент, указывающий на непосредственное соотношение скорости роста разных частей тела, остается практически неизменным. Этот экспонент в аллометрической формуле ($y = bx^{\alpha}$) оказывается фиксированным наследственностью в относительно очень узком пределе изменчивости. Это создает возможность использовать его для того, чтобы определить, в какой мере различия между популяциями определяются различиями их генетической структуры, а в какой — фенотипическими механизмами. Работа В. Г. Ищенко показывает также, что колебания генетической структуры популяции, вероятно,— столь же обычное явление, что и колебания численности. Нам представляется, что развитие этих исследований может привести к развитию теории управления качественным составом популяций животных в природе. Это — второй путь исследования генетической природы межпопуляционных различий.

Третий путь — применение методов иммунологии — иллюстрирует исследование Л. М. Сюзюмовой. Она показывает, что уже в ближайшее время иммунологическая техника может быть вынесена из стен лаборатории непосредственно в природу.

Наконец, необходимо обратить внимание еще на одно методическое требование, которое выдвигает экспериментальная экология перед полевыми экологами. Это — требование строгой количественной оценки любых внутрипопуляционных явлений. Оно отражено в сборнике, с одной стороны, в математической обработке всего представленного материала, а с другой,— в стремлении представить материал таким образом, чтобы его математическая обработка стала доступной. В этом отношении должна быть отмечена работа В. Н. Большакова, которая показывает, что даже такой признак, как окраска, может быть в настоящее время оценен в строгом математическом выражении.

В этой статье, которую можно рассматривать в качестве расширенного введения к сборнику, нам хотелось на конкретном примере из практики работы уральских зоологов подчеркнуть перспективы комплексного — экспериментального и полевого — подхода к решению сложных проблем экологии. Нам кажется, что прогресс экологии в значительной степени связан не только с синтезом работ экспериментальных и полевых экологов, но и с синтезом этих направлений в рамках единых исследовательских групп. Мы надеемся, что с указанной точки зрения настоящий сборник может представлять методический интерес.

Мы надеемся также, что представленные работы в своей совокупности дают материал и для решения одного из принципиальных вопросов экологии, имеющего как практическое, так и теоретическое значение. Это вопрос об изменчивости разных групп признаков. Длительное время существовало убеждение, что степень изменчивости отдельных признаков определяется главным образом их генетической природой. Признаки, фиксированные наследственностью в узких рамках, априори считались более стабильными, чем признаки, подверженные резким изменениям под влиянием изменения условий среды. Нам нет нужды приводить в подтверждение этого взгляда цитаты из литературы, так как о его распространении и широком признании говорит по существу вся практика современной внутривидовой систематики. Материалы, представленные в настоящем сборнике, заставляют усомниться в универсальности этого распространенного и длительное время казавшегося незыблемым представления. Они показывают, что степень изменчивости признаков определяется не их генетической природой, а их значением в жизни популяции. Из материалов сборника можно было бы представить большое количество примеров, показывающих, что в ряде случаев признак, строго фиксированный наследственностью, оказывается весьма изменчивым как в пространстве, так и во времени. Его изменчивость определяется хронографической изменчивостью генетической структуры популяций. Это создает возможность подойти к исследованию конкретной роли колебаний генетической структуры популяций как приспособительной особенности вида.

Материалы сборника показывают, что нередко такие «лабильные» признаки, как скорость роста или сезонная цикличность размножения, оказываются менее изменчивыми, а следовательно и более ценными для характеристики отдельных популяций или географических форм вида, чем такие «стабильные» признаки, как краниологические особенности животных. Следовательно, комплексная характеристика вида и внутривидовых форм — это наиболее надежная предпосылка решения не только экологических проблем (в том числе и проблем динамики численности), но и вопросов таксономии и эволюционного учения. Изолированное исследование популяций и видов систематиками, экологами и генетиками может дать только ограниченные результаты. Если настоящий сборник будет способствовать хотя бы незначительному сдвигу в сторону синтеза указанных направлений, мы будем считать нашу цель достигнутой.

ON THE INTRODUCTION OF EXPERIMENTAL METHODS IN ANIMAL ECOLOGY

S. S. Schwarz

Summary

The development of ecology calls for a combination of experimental methods with field observations. The collected articles of a group of Sverdlovsk zoologists demonstrate some opportunities of this combination. In particular it is shown that only a combination of experimental and field investigations creates a possibility for a solution of some principial biological problems. Following problems are discussed: the role of population structure and external factors in population dynamics; the degree of realization of inherited properties of the animals in concrete life conditions; adaptive importance of genetic variability of the population; the degree of stability of ecological patterns; genetic variability of complex biological peculiarities of natural populations; boderlines between populations.

The experiment in modern ecology has to model the life phenomena on a population level of integration. This will create a possibility for an estimation of the relative role of natural selection, isolation and genetic drift in the process of the transformation of populations in nature.

ЛИТЕРАТУРА

Гинецинский А. Г. 1963. Регуляции и приспособления организмов. В сб. «Глазами ученого». Изд-во АН СССР.

Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных. Л., Учпедгиз.

Наумов Н. П. 1955. Видовое поселение, его структура и отношение со средой.— Вестник МГУ, № 9.

Наумов Н. П., Никольский Г. В. 1962. О некоторых общих закономерностях динамики популяции животных.— Зоол. ж., т. 41, вып. 8.

Наумов С. П. 1960. Общие закономерности численности вида и ее динамики. В сб. «Исследование причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии». Изд-во АН СССР.

Шварц С. С. 1958. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии животных.— Зоол. ж., т. 37, вып. 2.

Шварц С. С. 1959. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере.— Труды Салехардского стационара УФАН, вып. 1. Тюмень.

Шварц С. С. 1960. Принципы и методы современной экологии животных.— Труды Ин-та биологии, № 21.

Шварц С. С. 1962. Ступень к управлению природой (об изучении популяций у высших животных). М., изд-во «Знание».

Шварц С. С. 1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. ж., т. 42, вып. 3.

Anderson P. K. 1961. Density, social structure and nonsocial environment in house-mouse populations and the implications for regulation of numbers.— Trans. N. Y. Acad. Sci., **23**, N 5.

Andrewartha H. G. 1965. Introduction in the study of animal populations. London, Methuen.— J. Chronic Diseases, **18**, N **11**.

Bull P. C. 1962. Population dynamics of the rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.).— N. Z. Sci. Rev., **20**, N 2.

Christian I. J. 1961. Phenomena associated with population density.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **47**, N 4.

Cole La Mont C. 1965. Dynamics of animal population growth.

Houlihan R. T. 1963. The relationship of population density to endocrine and metabolic changes in the California vole *Microtus californicus*.— Univ. Calif. Publs. Zool., **65**, N 5.

Jenkins D. 1965. Nature conservancy unit of grouse and moorland ecology.— XIth Rept. Kincardineshire.

Myers K., Poole W. E. 1963. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations. V. Populations dynamics.— C. S. R. O. Wildlife Res., **8**, N 2.

Petrusewicz K., Andrzejewski R. 1962. Natural history of a freeliving population of house mice (*Mus musculus* Linnaeus) with particular reference to groupings within the population.— Ekol. polska A, **10**, N 5.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

О МЕХАНИЗМАХ, РЕГУЛИРУЮЩИХ ЧИСЛЕННОСТЬ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ

В. С. Смирнов

Математическое обоснование механизма, поддерживающего численность животных в определенных пределах, довольно сложно (Гаузе, 1933, 1934; Северцов, 1937, 1941, 1951; Lotka, 1925; Elton, 1927; Volterra, 1933, 1937, и др.). Чисто математический анализ со сложными математическими преобразованиями может верно отразить ход изменений численности, как и любого другого биологического явления, только в том случае, если биологическая сущность элементарных процессов, определяющих ход всего явления, достаточно верно закодирована математическими символами.

Процессы в биологических системах весьма сложны. Абсолютно точно выразить их математическими уравнениями невозможно, те или иные процессы принято выражать приближенно. Теряя в точности, можно выбрать такое приближение, которое позволяет получить удовлетворительный ответ. Чем сложнее математические операции, тем больше шансов, что результат окажется далеким от того, что получается в действительности. Каков бы ни был вывод, основанный на математических расчетах, он будет верен только в том случае, если не противоречит наблюдаемому в природных условиях течению анализируемого процесса. Известно, например, что в первом приближении размножение живых организмов идет в геометрической прогрессии, однако мы не можем даже допустить мысли, чтобы земная поверхность могла быть покрытой сплошным слоем животных, как это формально вытекает из геометрической прогрессии. Поэтому вместо геометрической прогрессии принимают более сложную логистическую кривую (Алпатов, Гаузе, 1930), а в качестве конкретных механизмов, ограничивающих рост численности, выдвинуты положения о снижении выживаемости с уменьшением запасов пищи или с увеличением численности хищников, снижении плодовитости и увеличении возможностей распространения болезнетворных начал с повышением плотности населения вида.

Все эти факторы сказываются на динамике численности отдельных видов, и наша задача не в том, чтобы предложить еще один возможный механизм. Для анализа динамики численности нужны простейшие приемы расчета, позволяющие не только выразить ход изменений численности математическим языком, но предвидеть некоторые узловые моменты хода этих изменений и найти наиболее рациональные способы влиять на динамику численности в целях повышения плотности полезных видов и снижения вредных. Безусловно, простейшие математические приемы будут приближенными, отражающими биологическую природу явления неполно. Трактовка механизма регулирования численности, которую мы приводим, основана на изучении динамики численности только одного вида (песца),

поэтому переносить ее на другие виды животных можно лишь с большой осторожностью. Однако нас привлекает в ней возможность количественного выражения не только наблюдаемых явлений, но и ожидаемых при тех или иных воздействиях.

КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ ОСРЕДНЕНИЯ

Всякое явление, процесс, меняющийся в ограниченных пределах, можно выразить через среднее арифметическое. Широко принято выражать средними арифметическими показатели, варьирующие без определенной закономерности. Колебания численности можно графически выразить ломаной линией или, несколько отступая от принципа точного соблюдения выявленных конкретных численностей, плавной линией, например синусоидой. В последнем случае, немного огрубляя явление, можно выделить из всей массы факторов, воздействующих на численность, один наиболее характерный, вызывающий периодические смены высоких и низких численностей.

Если имеют целью охарактеризовать климат определенного географического района или стации обитания вида, тоже прибегают к вычислению средних показателей (например, средней суточной, месячной, годовой или многолетней температуры). При этом не ставится под сомнение, что температура с совершенно определенной закономерностью колеблется в некоторых ограниченных пределах около полученной средней арифметической. Не будет принципиально ошибочным и выражение уровня численности через некоторую среднюю многолетнюю величину. Такой прием позволяет выразить численность каждого вида в определенной среде в форме более общей, нежели кривая динамики численности. Специфика колебаний численности при этом утрачивается, поэтому для выявления причин кратковременных изменений численности такой прием менее пригоден, чем более дробный анализ численностей отдельных лет. Однако даже и при таком анализе полезно использовать средний уровень в качестве той величины, от которой следует вести отсчет отклонений, так же как и отсчет отклонений погодных факторов от средних многолетних.

При условии, что в среде обитания не происходит изменений одного направления, средний уровень численности населяющих эту среду животных остается неизменным. Вместе с тем изменение среды неизбежно приводит к изменению уровня численности. Специфичность уровня численности есть отражение специфики вида вкупе со сцепификой среды, которую этот вид населяет. Верхний предел логистической кривой — это тот постоянный уровень, к которому стремится численность вида. Будь условия среды обитания неизменными, этот предел и выражался бы численностью животных в любой год.

ПЛОДОВИТОСТЬ И СМЕРТНОСТЬ ЖИВОТНЫХ И ИХ КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ВЫРАЖЕНИЕ

Равновесие численности вида — динамическое. Животные погибают и нарождаются. Даже если происходят периодические подъемы и спады численности вида, то в многолетнем плане эти два процесса строго сбалансированы.

Плодовитость — свойство вида. Низкая плодовитость столь же характерна для медведя, лося, косули, бобра, как высокая — для лисицы, песца, белки, ондатры. Хотя та или иная плодовитость и возникла как приспособление вида к условиям среды в процессе длительного эволюционного процесса, животные не в состоянии быстро отвечать увеличением плодовитости на все временные ухудшения в природной обстановке. Примером неспособности животных к заметному увеличению плодовитости могут

быть объекты интенсивного промысла. Такие виды, как соболь, куница, калан, бобр, котик, в течение столетий чрезмерно опромышлялись. Как ни полезна была бы для них повышенная плодовитость, это качество у них не выработалось, хотя они находились на грани исчезновения. Иначе дело обстоит с уменьшением плодовитости. Случаи снижения плодовитости наблюдаются как при повышенной плотности населения вида, так и при резком ухудшении условий существования. Это свойство животных можно считать приспособлением к поддержанию численности вида на оптимальном уровне. Избыток животных мог бы уничтожить весь запас кормов, не оставив ничего потомству. Сложнее истолковать целесообразность снижения плодовитости при нормальном уровне численности, но при недостатке кормов. Можно предположить, что недостаток кормов не позволяет вскормить обычное число детенышей, вид просто не в состоянии быть столь же плодовитым, как при благоприятных условиях. Однако есть и другая сторона явления. Снижение плодовитости влечет за собой и снижение численности. При более низкой численности даже ограниченного количества кормов должно быть достаточно для восстановления плодовитости до прежнего уровня или же вероятность гибели животных при сниженной плотности уменьшится настолько же, насколько снизилась плодовитость. В противном случае снижение численности будет продолжаться в неизменном темпе, грозя виду полным исчезновением. Но это значит, что при вновь сложившихся условиях (бедная кормовая база) прежняя численность окажется выше специфического для новых условий допустимого уровня численности и вид автоматически снизит ее до равновесия.

Плодовитость можно выразить количеством детенышей на пару взрослых или на одного взрослого. Ее можно определять по числу эмбрионов, следов имплантации их в матке или по числу желтых тел в яичниках, по числу молодых в семье или по возрастному составу добываемых взрослых животных. Между этими показателями есть существенные различия. Число эмбрионов — наибольшее значение плодовитости. Подсчет молодых в семье исключает резорбировавшиеся эмбрионы, а определение плодовитости по возрастному составу популяции, в которой молодые уже вполне самостоятельны, не учитывает молодых, погибших до этого возраста.

Какой механизм действует при восстановлении численности после резкого ее снижения в результате стихийных бедствий (наводнения, гололед, засуха, пожары и т. д.)? Сами по себе неблагоприятные факторы не могут вызвать повышения плодовитости. Выжившие животные (а тем более их ближайшие потомки) всей силы этого воздействия не испытали, а те, которые испытали это воздействие, погибли. И тем не менее численность животных после стихийных бедствий восстанавливается и довольно быстро. Еще более наглядно восстановление численности промысловых животных, взятых под охрану после чрезмерного истребления. Мы предполагаем механизм восстановления численности лишь в различной смертности животных при разных плотностях. Возможно, что при высокой плотности гибнет больший процент животных, чем при низкой. Такое допущение освобождает нас от необходимости искать случаев регулируемой плодовитости там, где она еще не обнаружена. Именно это качество нам и надлежит рассмотреть наиболее детально. Поэтому следует дать ниже некоторые приемы отыскания и количественного выражения факторов, приводящих к гибели животных.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ГИБЕЛИ ЖИВОТНЫХ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ВЫРАЖЕНИЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ЕЕ ФАКТОРОВ

Рассмотрим только те случаи, когда средний многолетний уровень численности популяции сохраняется неизменным. В таких условиях факторы, определяющие гибель части животных, в среднем тоже неизменны.

Но сила их не пропорциональна проценту погибающих животных. Если фактор или сумма всех действующих факторов вызывает гибель половины животных, то удвоение их силы еще не приведет к полному истреблению всех животных, чего следовало бы ожидать при допущении прямой пропорциональности. К примеру, добыча половины поголовья при промысле — не исключение, увеличение же промысловой нагрузки вдвое не приводит к полному истреблению популяции.

Вероятность попасть в промысел за короткое время у каждого животного очень мала, но в конкретных условиях ее можно выразить некоторой постоянной величиной — математическим ожиданием. И как ни мала эта вероятность, если она распространяется на большое количество животных, то даже за короткий срок некоторые из них будут добыты. Какие из животных попадут в промысел, а какие сохранятся,— зависит от случая. Мы здесь имеем дело с редким случайным явлением. Число положительных или отрицательных исходов таких редких дискретных явлений можно обобщить известным в теории вероятностей распределением Пуассона:

$$P_{(x)} = \frac{M^x e^{-M}}{x!},$$

где M — вероятность гибели (математическое ожидание), а $P_{(x)}$ — доля случаев от всего возможного их числа, в которых животные подвергаются воздействию фактора гибели x раз. На первый взгляд может показаться, что содержание этой формулы применительно к гибели животных или попаданию их в орудия лова не имеет конкретного смысла. Погибшее животное не может погибнуть повторно. Но если орудия лова не убивают животных, а только отмечают посещения, то возможны и двух- и трехкратные посещения. Конкретная промысловая обстановка исключает возможность повторных отловов, поэтому величина x может иметь только два значения: либо животное сохранится, либо попадет по первому разу. Значит, вероятностью M определится лишь число животных, сохраняющихся от промысла, $P_{(0)}$:

$$P_{(0)} = \frac{M^0 e^{-M}}{0!} = e^{-M} = \frac{1}{e^M}. \qquad (1)$$

Из этого уравнения по значению $P_{(0)}$ можно вычислить и M:

$$\lg P_{(0)} = -M \lg e = -0{,}43429\, M$$

$$M = -\frac{\lg P_{(0)}}{0{,}43429}. \qquad (2)$$

$P_{(0)}$ есть доля сохранившихся от всего числа животных, подвергавшихся опромышлению при промысловой нагрузке M, поэтому она равна числу сохранившихся, деленному на численность перед началом истребления. Эта закономерность может распространяться как на случаи промысла, когда изымается часть животных, а не поголовно все население на ограниченной территории, так и на случаи естественной смертности, когда вероятность встречи любого животного с факторами, приводящими к гибели в течение короткого времени, определяется случайностью и число погибающих животных намного меньше числа сохраняющихся в тех же условиях. Любой такой фактор и сумму подобным образом действующих факторов можно выразить количественно через величину M — вероятность каждого животного погибнуть. Этот прием удобен тем, что позволяет выразить единой величиной силу действия всех факторов смертности, не вникая в природу каждого из них.

Мы взяли в качестве времени действия истребительной нагрузки короткий интервал. Удобнее всего интервалы в один год, от одного сезона раз-

множения до другого. В этом случае общая истребительная нагрузка на популяцию будет равна сумме элементарных нагрузок и выведенная здесь формула ее вычисления останется неизменной. Так, если за год численность животных снижается вдвое ($P_{(0)} = 0{,}5$), тогда

$$M = -\frac{\lg 0{,}5}{0{,}43429} = -\frac{-0{,}30103}{0{,}43429} = +0{,}69315.$$

Увеличение такой нагрузки вдвое по силе или по времени действия увеличит M в два раза: $M = 1{,}386308$. Доля животных, сохраняющихся в этих условиях, будет равна

$$P_{(0)} = e^{-M} = e^{-1{,}386308},$$

$$\lg P_{(0)} = -M \lg e = -1{,}386308 \cdot 0{,}43429! = -0{,}60206,$$

$$P_{(0)} = 0{,}25, \text{ или } 25\,\%.$$

Если для общего представления о сравнительной силе воздействия факторов смертности достаточен процент погибающих животных, то для более точных вычислений силу воздействия этих факторов следует выражать через математическое ожидание гибели.

Величину $P_{(0)}$, а по ней и значение M определяем по доле животных, сохраняющихся к концу года. Различия в условиях существования в разные годы могут вызвать заметные отклонения в величине этой доли. Поэтому для популяций долгоживущих видов среднее значение величины M может вычисляться по доле выживающих по истечении нескольких лет. Если, например, установлено, что пятилетних животных встречается в десять раз меньше, чем годовалых, то можно найти среднюю убыль за год. Для суммы первых четырех лет в этом примере величина истребительной нагрузки M равна

$$\lg 0{,}1 = -0{,}43429\, M_4,$$

$$M_4 = \frac{-1}{-0{,}43429} = 2{,}3026.$$

Это значит, что каждое животное в течение четырех лет имело шанс попасть в промысел или погибнуть от других причин 2, 3 раза. Для одного года этот шанс был в четыре раза меньше, т. е. $M_1 = 0{,}5756$. В таком случае к концу каждого года сохранялась доля животных, равная антилогарифму из $0{,}43429\, M_1$, т. е. 56,3%.

Итак, если плодовитость животных в усредненных условиях, смертность в результате истребительной нагрузки на популяцию и средний уровень численности постоянны, то гибель животных должна точно компенсироваться за счет размножения. Отношение числа сохраняющихся к сезону размножения (N_1) к начальной численности (N_0) равно e^{-M}. Чтобы N_1 снова восстановилось до исходного уровня N_0, прирост на каждого взрослого за счет размножения должен составить e^M:

$$\frac{N_1}{N_0} = e^{-M},$$

$$N_0 = \frac{N_1}{e^{-M}} = N_1 e^M. \qquad (3)$$

Только при этом условии возможно равновесное состояние. Однако в разных условиях обитания возрастная структура популяции различна. Как правило, истинная плодовитость даже у млекопитающих намного выше той, какую можно было ожидать, исходя из истребительной нагрузки на популяцию. Плодовитость же рыб в сотни раз превышает ожидаемую. Выметанная икра погибает от различных случайных причин намного

интенсивнее, чем личинки и молодь, а тем более взрослые рыбы. Для разных возрастных групп, начиная с икры, пришлось бы вычислять свои истребительные нагрузки. У млекопитающих, как правило, неокрепший молодняк воспитывается и усиленно сохраняется родителями. Вероятность гибели потомства от случайных причин должна бы быть ничтожной, не выше, чем вероятность гибели взрослых животных. И тем не менее в любой популяции молодняка, достигшего самостоятельности, меньше, чем следовало бы ожидать, исходя из плодовитости.

При оценке прироста за счет размножения, если определять его по возрастному составу добываемых животных, могут быть ошибочные суждения об истинном приросте. Молодые неопытные животные попадают в промысел легче, и может создаться ложное представление об избытке молодняка (Смирнов, 1959, 1964а). Только тщательный анализ возрастного состава и его изменений во времени позволяет правильно оценить истинный прирост. Можно было бы вычислить истребительную нагрузку для молодняка. Но надо выяснить, происходит ли убыль их по случайным причинам или она подчиняется особым закономерностям, и если так, то не является ли смертность молодняка тем механизмом, который и позволяет регулировать численность, поддерживать ее на уровне, оптимальном для вида в конкретных условиях. Именно та часть молодняка, которая обычно погибает, и может оказаться резервом, за счет которого вид будет в состоянии поддержать численность в условиях неожиданного резкого снижения ее при возрастании истребительной нагрузки промысла, естественных факторов или катастрофически неблагоприятных воздействий.

Наши данные о динамике численности песца за восемь лет достаточно детальны и точны: известны численность за все эти годы, плодовитость, возрастной состав и, следовательно, смертность разных возрастных групп, интенсивность опромышления популяции и ее колебания. Конечно, недостаточно на материалах лишь одного вида выводить общие закономерности, поэтому мы с большой осторожностью относимся к распространению этих закономерностей на другие виды. Однако известные из практики охотничьего хозяйства и некоторых научных работ сходные явления позволяют допустить, что механизм регулирования численности у песца, обнаруженный нами, присущ и некоторым другим животным.

ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПЕСЦА НА ЯМАЛЕ

Анализ заготовок песца в Ямало-Ненецком национальном округе за 42 года позволяет заключить, что численность может колебаться шестикратно: минимально заготавливают 7 тыс., а максимально — 41 тыс. шкурок. Кроме того, даже средний уровень не постоянен. Заготовки закономерно возрастали в среднем на 350 шкурок в год. Изменение уровня численности можно объяснить некоторым изменением условий существования песца, например изменениями среды обитания или даже изменениями степени опромышления.

Детальные исследования динамики численности мы проводили в течение 8 лет (1955—1962 гг.). Главное внимание уделяли возрастной структуре популяции и ее изменениям, плодовитости и выживаемости молодняка, роли промысла в динамике численности. Изучение велось путем выборок из промысла и обследования мест норения в летнее время. Длительных наблюдений над отдельными животными или семьями мы не проводили и поэтому не располагаем характеристикой состояния отдельных семей, не можем сказать, гибнет ли молодняк в некоторых норах целыми выводками или же часть молодняка гибнет во всех или в наиболее многочисленных выводках. Тем более ничего нельзя сказать о конкретных причинах гибели щенков.

Как бы ни варьировали в разные годы показатели плодовитости и дифференциальной повозрастной смертности, в многолетнем плане всю картину динамики численности можно представить в такой схеме. Плодовитость песцов — 12—14 на пару, а в неблагоприятные годы — по 9—13 на каждую размножавшуюся самку, но на каждую взрослую самку, учитывая огромный процент прохолоставших в такие годы (60—74%),— 5,5—2,4 щенка. В среднем за исследованные 8 лет, судя по плодовитости, популяция увеличивалась в 7—8 раз. Постоянство среднего уровня численности позволяет заключить, что с момента рождения молодняка до начала следующего размножения доживает лишь 15% животных, 85% песцов разного возраста, включая и щенков, и самых старых животных, гибнут по разным причинам в течение одного года. Установлено также, что до начала промысла погибает около половины родившихся (Смирнов, 1964). Промысловое стадо пополняется лишь 6—7 щенками на каждую пару взрослых, т. е. реально численность возрастает лишь в 4—4,5 раза, а следовательно, и снижается в остальную часть года в среднем во столько же раз. Из общего числа имевшихся к началу промыслового сезона 75—78% погибает в течение одного года, а 22—25% приступает к размножению.

Смертность песцов в течение первого года жизни близка к 80—90%, т. е. из семи прибылых к периоду размножения сохраняется только один. Число животных старших возрастов за год уменьшается только вдвое. В течение года, пока шла убыль сеголетков, из каждой пары их родителей исчезнет в среднем по одному животному, но единственный сохранившийся сеголеток вольется в число размножающихся и в конечном счете от каждой пары размножающихся останется пара животных, вступающих в следующее размножение. Как ни колеблются показатели плодовитости и смертности, в среднем они остаются сбалансированными.

Весьма мощным фактором, ограничивающим численность песца, являются эпизоотии дикования. Некоторые авторы (Формозов, 1935, 1942; Цецевинский, 1940; Чиркова, 1951, 1955; Шибанов, 1951) считают, что этот фактор и регулирует численность, резко снижает ее при достижении определенного максимума и прекращает действие при малой плотности песца. Детали этого процесса освещены нами в других работах (Смирнов, 1964, 1964а, 1967). Здесь укажем только, что вспышки дикования повторяются через 2—4 года независимо от уровня численности (низкого в начале рассматриваемого сорокалетия и высокого в конце его). Последствия вспышки резко снижают численность, и не столько тем, что песцы от эпизоотии гибнут (не более 10—25%), сколько прекращением размножения животных первого и второго годов жизни весной после зимней эпизоотии. Вспышки не регулируют численность, а лишь тормозят ее рост, поэтому их можно отнести к факторам, составляющим постоянную истребительную нагрузку на популяцию песца, действующую в одни годы сильнее, в другие слабее.

Плодовитость песца не зависит от плотности популяции по крайней мере при численности, наблюдавшейся в годы наших исследований. Не исключено, что этот фактор может сказываться при более высоких численностях. Поскольку дикование, его интенсивность и частота вспышек с численностью не связаны, вызываемое ими прохолостание не может быть регулирующим фактором. Наиболее четко с численностью коррелятивно связан только показатель выживаемости молодняка. Зависимость эта — обратная: с увеличением численности песцов в период размножения выживаемость молодняка снижается.

При низкой численности маточного поголовья (7—8 тыс.) выживаемость молодняка наиболее высокая — 65—68%. При 11 тыс. маточного поголовья гибнет половина приплода, при 13 тыс.— 62% и при 27 тыс.— 85%. На рис. 1 показана зависимость между численностью взрослых песцов весной и выживаемостью молодняка (точки *1—7*). Если связь плот-

ности и выживаемости обратно пропорциональна, то по данным шести лет коэффициент корреляции был равен — 0,978. Показатели седьмого года резко уклоняются, возможно, из-за погрешностей методики анализа возрастной структуры, так как данные последнего года исследований не дают возможности надежно оценить возрастную структуру популяции

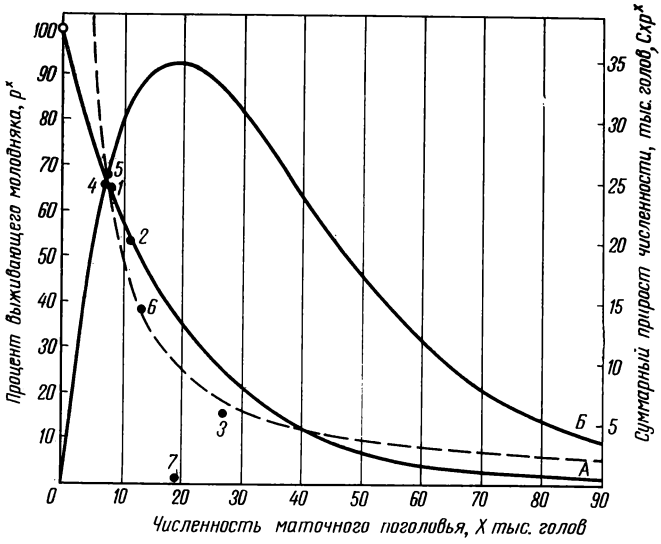

Рис. 1. Зависимость процента выживающего молодняка (*А*) и прироста (*Б*) от количества размножавшихся животных

(Смирнов, 1964, 1967). Но даже данные всех семи лет находятся в соответствии с коэффициентом корреляции $r = -0{,}72$, что можно расценивать как вполне достоверную зависимость.

Интенсивность гибели не связана со средней величиной выводка; среднее число молодых в помете каждой размножающейся самки изменяется незначительно. Смертность не зависит и от средней плотности семейных нор. В 1958 и 1962 гг. (точки *3* и *7*) многие взрослые песцы не размножались, размножающихся было 2—4 тыс. Однако смертность молодняка была исключительно высокой — соответственно наиболее высокой общей численности взрослых животных. Дикование у песцов принимает форму эпизоотии преимущественно зимой, когда песцы наиболее подвижны и перемещаются на значительные расстояния, т. е. когда создаются условия для частых контактов и передачи возбудителя от больных животных здоровым. Периодичность вспышек дикования объясняется, видимо, тем, что после каждой вспышки большинство сохранившихся животных иммунизированы и в дальнейшем не болеют. Со временем эти животные погибают или истребляются промыслом, их замещают животные более поздних генераций. Установлено (Сюзюмова, 1967), что небольшой процент носителей вируса встречается и в межэпизоотический период. Известно также, что молодые животные более восприимчивы к инфекционным болезням. Можно допустить, что в норный период щенки легко заражаются вирусом и небольшого количества вирусоносителей среди взрослых песцов достаточно, чтобы вызвать заметный отход молодняка. Ясно, что при повышении численности взрослых песцов, следовательно и вирусоносителей, вероятность заражения щенков возрастает. В этом смысле дикование следует расценивать как «детскую болезнь». Возможно, что такой болезнью является не только дикование, но целый комплекс болезней, от которых гибнет молодняк, но распространителями являются скорее всего взрослые песцы. Поэтому высокая плотность последних и приводит к увеличению смертности молодняка.

ОТЫСКАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ ПЛОТНОСТЬЮ ВЗРОСЛЫХ ЖИВОТНЫХ И СМЕРТНОСТЬЮ МОЛОДНЯКА

Приведенный нами пример зависимости между двумя рассматриваемыми показателями не единственный. Лэк (1957), приводя такого рода примеры, считает, что это явление можно рассматривать в качестве фактора, регулирующего численность вида.

Допустим, что данная зависимость обратно пропорциональна. В таком случае ее можно записать уравнением $y = 1 : x$, где y — процент погибающих щенков, а x — численность взрослых. Вычисляя коэффициент корреляции, мы исходим именно из этого предположения. Графически данная зависимость выразится асимптотической гиперболой, ветви которой пересекаются с осями координат лишь в бесконечности. Это значит, что при некоторой очень малой численности возможна выживаемость молодняка в сотни и даже тысячи процентов, что абсурдно. Такой же результат будет, если вместо гиперболы мы примем степенную кривую. Впрочем, гипербола является одним из вариантов степенной кривой ($y = 1 : x = x^{-1}$). Кроме того, гиперболическая зависимость не может регулировать численность. Приняв такой вариант, мы вынуждены были бы признать, что суммарный прирост поголовья при условии постоянной плодовитости не зависит от численности поголовья родителей и всегда равен какой-то постоянной величине.

Нельзя предположить арифметическую прогрессию убывания выживаемости. В этом случае выживаемость при очень низкой численности может быть принята за 100%, но при некоторой даже не очень высокой численности выживаемость снизится до нуля и дальнейшее повышение численности заставит признать и отрицательную выживаемость. Реальна такая функция зависимости, при которой выживаемость не превысит 100% и не станет меньше нуля при любых возможных численностях. Этому условию удовлетворяет геометрическая прогрессия (показательная кривая типа $y = p^x$).

Если считать геометрическую прогрессию функцией, выражающей зависимость между численностью взрослых животных в период размножения и процентом выживающего молодняка, то каждая добавка тысячи взрослых к их исходной численности должна снижать выживаемость молодняка до p% от выживаемости при численности до этой добавки. Нельзя утверждать, что истинный характер изменения выживаемости выражается столь простым уравнением. Безусловно, зависимость должна быть гораздо сложнее, и совершенно точное ее выражение отыскать практически невозможно. Возникает вопрос, насколько существенны будут погрешности в описании явления, если мы ограничимся этим вариантом?

На рис. 1 нанесены проценты выживаемости молодняка песца при разной численности маточного поголовья, асимптотическая гипербола, усредняющая эти данные (пунктирная кривая), и экспоненциальная кривая (A). Поскольку крайние значения точек этой кривой известны (100% выживаемости при нулевой плотности и 0% выживаемости при бесконечно большой плотности), для вычисления такой кривой достаточно иметь всего лишь одну точку в средней части кривой. При этом надо учесть, что наблюдения одного года (данные о численности маточного поголовья и о выживаемости молодняка) содержат в себе некоторую случайную ошибку, отклонение от ожидаемого по теоретическим соображениям, если даже эти соображения и верны. И то, что данные наблюдений, нанесенные на график в виде точек, не совпадают с вычерченной кривой A, не может быть основанием для отказа от высказываемой гипотезы. Нанесенная на график кривая вычислена на основании осреднения трех сходных лет наблюдений (точки *1*, *4* и *5*). Точка *2* лежит в непосредственной

близости от полученной кривой. Точки *3*, *6* и *7* заметно отклоняются, поэтому на их несовпадение следует обратить внимание. Точка *6* получена при численности маточного поголовья в 13 тыс. Численность животных определялась двумя способами, но для анализа взяты результаты одного из них. Этот способ суммирования данных ряда лет (Смирнов, 1964) для конца периода наблюдений дает менее точные результаты. Если усреднить данные о численности, полученные двумя способами, то численность маточного поголовья составит 19 тыс. В этом варианте точка *6* и легла бы точно на экспоненциальную кривую *A*. Точка *7* лежит настолько в стороне от предполагаемого места, что случайным такое отклонение считать невозможно.

Весной 1962 г. популяция песца вступила в размножение после бурной эпизоотии дикования. Летом в тундре встречалось много трупов песцов в зимней шерсти. Если предположение, что щенки гибнут от дикования, верно, то естественно допустить, что весной среди взрослых песцов встречалось много вирусоносителей и вероятность заражения щенков была выше ожидаемой при этой плотности. Эти же соображения можно высказать и относительно точки *3*, отражающей весну после вспышки эпизоотии. В формулу зависимости между двумя связанными между собой факторами следовало бы вводить поправку на прошедшую эпизоотию. Мы ее не делаем, так как наблюдали только две вспышки, протекали они по-разному. На основании этих двух наблюдений трудно предсказать, насколько существенными будут последствия следующих эпизоотий. По крайней мере для лет, благополучных в эпизоотическом отношении, можно более уверенно говорить, что выживаемость щенков определяется в основном численностью маточного поголовья.

Данные 1956, 1959 и 1960 гг. сходны, поэтому можно вычислить средние значения как по численности маточного поголовья, так и по выживаемости молодняка. Численность $x = 7733$, выживаемость $y = 66{,}33\%$. Подставив эти данные в формулу $y = p^x$, получим:

$$p^{7{,}733} = 0{,}6633\,.$$

Чтобы вычислить величину p, прологарифмируем полученное уравнение:

$$7{,}733 \lg p = \lg 0{,}6633,$$

$$\lg p = \frac{\lg 0{,}6633}{7{,}733} = \frac{-0{,}1783}{7{,}733} = -0{,}02305,$$

$$p = 0{,}9483, \text{ или } 94{,}83\ \%\,.$$

Это значит, что при каждом увеличении численности маточного поголовья на 1 тыс. выживаемость молодняка снижается на 5,17%, если выживаемость при первоначальной численности принять за 100%. Уже при численности в 1 тыс. будет погибать 5,17% родившегося молодняка. Для вычисления смертности молодняка при любой интересующей нас численности нужно логарифмы величины p (—0,02305) умножить на численность взрослых в период размножения и от полученного произведения найти антилогарифм. Так, при 2 тыс. маточного поголовья будет погибать 10,07% молодых, при 3 тыс.— 14,72 и при 4 тыс.— 19,13%. В табл. 1 даны ожидаемые нормы выживаемости при численностях маточного поголовья от 5 до 90 тыс. и плодовитости на одного взрослого $C = 5$. Из таблицы видно, насколько существенно может изменяться нарастание численности в зависимости от плотности популяции. Если при малых плотностях популяции численность возрастает на сотни процентов, то при высоких — всего лишь на единицы. Смертность взрослых животных, как и

Таблица 1

Ожидаемая выживаемость приплода, определенная при условии, что $p = 94{,}83\%$

Численность маточного поголовья, тыс. голов	% выживающего молодняка	Суммарный прирост при плодовитости 5×1		Численность вместе с родителями
		абсолютный	% к численности родителей	
5	76,69	19 160	383,0	24 160
10	58,81	29 400	294,0	39 400
15	45,10	33 800	225,0	48 800
20	34,59	34 600	173,0	54 400
25	26,52	33 150	133,0	58 150
30	20,34	30 500	101,6	60 500
35	15,60	27 300	78,0	62 300
40	11,96	22 900	59,7	63 900
45	9,17	20 600	45,8	65 600
50	7,03	17 600	35,2	67 600
55	5,39	14 800	26,9	69 800
60	4,14	12 400	20,7	72 400
65	3,01	9 770	15,1	74 770
70	2,31	8 080	11,5	78 080
75	1,77	6 650	8,9	81 650
80	1,35	5 420	6,8	85 420
85	1,04	4 420	5,2	89 420
90	0,80	3 600	4,0	93 600

плодовитость, неизменна. Она изменяется в зависимости от условий среды, в разные годы и в разных частях ареала вида.

Равновесие между приростом и смертностью наступит тогда, когда увеличение численности в результате размножения будет равно снижению численности взрослых в течение года. Малейшее увеличение смертности взрослых вызовет снижение численности. Следовательно, если естественную популяцию начать опромышлять и тем самым увеличить общую смертность, численность неизбежно снизится и установится новый постоянный уровень. Дальнейшее усиление промысловой нагрузки еще снизит уровень численности, но позволит брать промыслом больше животных. Если естественная смертность невелика, то количество животных, которых можно изъять промыслом, близко к числам третьего столбца табл. 1, по которым видно, что число добываемых зверьков можно увеличивать до некоторого предела. При численности маточного поголовья песцов в 20 тыс. можно добывать до 34 тыс. Но если промысловую нагрузку еще усилить, в заготовки будет попадать все меньше животных. Экономически наиболее выгодна такая промысловая нагрузка, при которой к сезону размножения сохранится около 20 тыс. животных. При 5 и 45 тыс. маточного поголовья добывать можно около 20 тыс. Разница только в том, что при 5 тыс. малейшее усиление промысла приведет к резкому спаду и численности и резерва, который можно опромышлять, а при 45 тыс. численность снизится, а резерв возрастет. Следовательно, в одних случаях усиление промысла будет рациональной мерой по повышению выхода продукции с охотничьих угодий, а в других сократит возможности добычи в следующие годы. На рис. 1 кривая *Б* показывает изменение возможностей промысла песца в зависимости от того, какое количество животных сохранено в качестве маточного поголовья.

Изменениями выживаемости молодняка можно объяснить не только механизм устойчивости уровня, но и механизм изменения его. Допустим, что популяция песца находится в устойчивом равновесии при численности маточного поголовья в 7 тыс. При плодовитости в 10 щенков на пару взрослых к началу промыслового сезона выживает 6,9. В этом случае до конца года погибает от всевозможных причин 77,8% животных, иначе уровень не будет устойчивым. Предположим, что условия жизни песца изменились, например, иная степень опромышления позволяет выжить вдвое большему проценту взрослых. Чтобы выживало не 22,2, а 44,4% животных, суммарная смертность должна снизиться с 77,8 до 55,6 (общая истребительная нагрузка уменьшится с 1,506 до 0,813, т. е. в 1,85 раза). Численность маточного поголовья в первую же весну достигнет 14 тыс. При этой возросшей плотности выживаемость молодняка составит 49%, а осенняя численность будет больше весенней в 3,45 раза и выше, чем в предыдущую осень. Но новое состояние еще не будет равновесным. Равновесие наступит только через 7 лет при численности маточного поголовья около 26 тыс. (табл. 2).

Таблица 2

Изменение уровня численности при снижении ежегодной смертности взрослых с 77,8 до 55,6% при плодовитости 10 на пару взрослых

Год	Численность маточного поголовья	Суммарный приплод	Численность популяции к началу промысла	Смертность взрослых	Прирост численности за год
1-й	7 000	24 150	31 150	17 300	—
2-й	13 800	33 250	47 100	26 200	8 900
3-й	20 900	34 550	55 400	30 800	8 300
4-й	24 600	33 300	57 900	32 200	3 500
5-й	25 700	32 800	58 500	32 500	600
6-й	26 000	32 700	58 700	32 600	200
7-й	26 100	32 700	58 800	32 700	100
8-й	26 100	32 700	58 800	32 700	0

Аналогичную таблицу изменения численности и установления равновесия можно составить и для случаев увеличения истребительной нагрузки в любой степени. Однако выживаемость может возрасти только до 100%. В наиболее благоприятных для выживания молодняка условиях (при минимально низкой численности) прирост будет шестикратным, а суммарный отход взрослых составит 83,33%. Если после этих условий нагрузка на популяцию еще возрастет хотя бы на ничтожную величину и будет удерживаться на таком уровне длительное время, то популяция вообще не сможет обеспечить равновесный уровень численности и исчезнет (если только не включатся новые механизмы, например повышение плодовитости или прекращение действия какого-либо из факторов смертности и снижения общей нагрузки на популяцию).

ОПТИМАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ ЧИСЛЕННОСТИ И ПУТИ ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В естественных условиях популяция стремится увеличивать свою численность до тех пор, пока не наступит равновесное состояние с условиями среды обитания. Этот уровень следует считать максимальным, так как даже незначительное ухудшение условий повлечет за собой снижение численности. Оптимальным уровнем численности с рассматриваемых нами позиций является такой уровень, при котором популяция пополняется ежегодно наибольшим количеством животных. Этот уровень не мо-

жет быть устойчивым. Наоборот, в таких условиях популяция наиболее заметно наращивает численность. Удержать ее на этом уровне можно только путем интенсивного изъятия части животных. Поэтому отыскание оптимального уровня практически важно только для промысловых видов, которых желательно добывать максимально, не нарушая постоянный уровень.

Отыскать оптимальный уровень можно простым составлением таблицы возможных значений прироста при разных численностях маточного поголовья. При этом надо прежде всего выяснить величину p — снижение выживаемости при увеличении маточного поголовья на постоянную величину, а к тому же и убедиться, что экспоненциальная зависимость между численностью и выживаемостью осуществляется достаточно четко.

Есть и еще более простой способ отыскания оптимального уровня, общепринятый в математике прием отыскания максимума и минимума функции путем вычисления первой производной и приравнивания ее к нулю.

Если процент выживающих щенков от общего числа родившихся равен p^x, то общее число выживших во всей популяции равно произведению этой величины, плодовитости и численности родителей. Обозначим через C плодовитость на одного взрослого. Тогда общий прирост за счет размножения

$$y = C\,xp^x. \tag{4}$$

Нас интересует, при каком значении x прирост будет максимальным. Для этого отыщем производную функцию y (y^1):

$$y^1 = p^x + xp^x \ln p = p^x(1 + x \ln p).$$

Приравняем полученное значение к нулю:

$$p^x(1 + x \ln p) = 0.$$

Произведение двух сомножителей равно нулю только в том случае, если один из них равен нулю. Приравняв к нулю p^x, получим x, равное бесконечности. При бесконечно большой численности маточного поголовья прироста совсем не будет. Это — минимум функции. Если же приравняем к нулю сомножитель $1 + x \ln p = 0$, тогда

$$x \ln p = -1,$$

$$x = \frac{-1}{\ln p},$$

или, что то же самое,

$$x = \frac{-\lg e}{\lg p}. \tag{5}$$

Оптимальная численность маточного поголовья определяется только одной переменной величиной p. Для песца величина p равна 0,9483. Десятичный логарифм ее равен — 0,02305, поэтому

$$x = \frac{0{,}43429}{0{,}02305} = 18{,}841 \text{ тыс. животных.}$$

Следует обратить внимание на то, что в ходе вычислений у нас получалось равенство: $x \ln p = -1$. Если мы вычислим его антилогарифм, то получим $p^x = e^{-1}$, т. е. для оптимального уровня выживаемость молодняка p^x есть величина постоянная во всех случаях, когда зависимость выживаемости от численности родителей подчиняется уравнению $y = p^x$. Эта величина количественно равна 0,3678, или 36,78%. Если выживаемость составляет 36,78% от рождающегося молодняка, можно утверждать,

что плотность популяции оптимальна и уровень опромышления такой популяции — наилучший из всех возможных. В годы наших исследований выживаемость молодняка в среднем близка к 50%. Это значит, что плотность популяции недостаточно высока и промысловые угодья используются не на полную мощность. Этот найденный нами критерий может эффективно использоваться во всех случаях, когда более детальные сведения о промысловой популяции отсутствуют.

Разумеется, закономерности подобного характера (снижение прироста численности в результате повышенной плотности) обнаруживаются и у других видов животных, и можно предположить, что аналогичные приемы отыскания оптимальных условий промысла применимы и по отношению к этим видам. Никольсон (Nicholson, 1950, 1950a) в лабораторных условиях установил, что выживаемость личинок мух и выплод взрослых насекомых аналогичным образом зависят от плотности заселения личинками опытных сосудов. Полученная им кривая мало чем отличается от нашей, по существу она совершенно аналогична кривой *Б* на рис. 1. Зависимости сходного характера установлены и ихтиологами. Существует некоторое оптимальное количество нерестящихся рыб, обеспечивающее максимальный промысловый возврат (Никольский, 1963, 1964; Thompson, 1937).

Мы условно приняли, что есть только смертность молодняка, связанная математической функцией с численностью маточного поголовья, а смертность взрослых целиком определяется истребительной нагрузкой на популяцию и не зависит от плотности популяции.

В действительности такого четкого разделения этих двух типов смертности между молодняком и взрослыми нет. Поэтому предлагаемая схема может рассматриваться лишь как основа для более детального анализа, для введения дополнительной информации об изучаемом виде. Так, если часть молодняка погибает от случайных причин и какой-то процент погибает при любой плотности, тогда экспоненциальная кривая должна начинаться не на уровне 100%, а ниже на величину этой смертности. Можно ожидать и обратного явления. Если при некоторой минимальной плотности, еще не достигшей нуля, исчезнут всякие контакты между молодняком и взрослыми из других семей или холостыми песцами, то дальнейшее разрежение маточного поголовья не повысит выживаемости. В таком случае экспоненциальная кривая будет начинаться не при нулевой, а при этой минимальной плотности. Это начало может быть и при стопроцентной выживаемости, и при более низкой (если есть заметная смертность молодняка от случайных причин). Соответственно несколько усложнится и способ отыскания оптимальной плотности.

Наши наблюдения не охватывают интервала плотностей от 7 тыс. и меньше, поэтому мы принимаем нашу схему в качестве первого приближения.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ МАКСИМАЛЬНОЙ НАГРУЗКИ НА ПОПУЛЯЦИЮ

Стабилизация численности на определенном уровне означает, что размножение компенсирует расход численности, вызываемый истребительной нагрузкой. Если годовая нагрузка на популяцию равна M, то сохранится от популяции доля, равная e^{-M}. Размножаясь, она восстановит численность до первоначальной. Это возможно, если, размножаясь, животные дадут реальный прирост, равный e^M на каждую сохранившуюся особь, включая и саму особь. Значит, прирост на каждое взрослое животное составит $e^M - 1$, причем прирост этот равен половине плодовитости (C), умноженной на выживаемость при данной численности маточного поголовья (p^x). В таком случае

$$Cp^x = e^M - 1.$$

Отсюда нетрудно определить численность маточного поголовья x, если известны коэффициент смертности молодняка p и плодовитость:

$$\lg C + x \lg p = \lg (e^M - 1),$$

$$x \lg p = \lg (e^M - 1) - \lg C,$$

$$x = \frac{\lg (e^M - 1) - \lg C}{\lg C}. \qquad (6)$$

Величины C и p постоянны для популяции, поэтому значение x определится одной только величиной M. Для песца p равно 0,9483, а его логарифм — 0,02305; показатель плодовитости C можно считать равным округленно 5. Тогда логарифм C равен 0,69897.

Численность маточного поголовья x и общая численность убывают по мере увеличения нагрузки на популяцию. Предельно допустимой длительной нагрузкой будет такая, при которой x, уменьшаясь, достигнет нуля. При этом условии вся правая часть уравнения (6) будет равна нулю. Но знаменатель, безусловно, не равен бесконечности. В таком случае нулю равен числитель:

$$\lg (e^M - 1) - \lg C = 0,$$

$$\lg (e^M - 1) = \lg C.$$

А если равны логарифмы двух величин, то равны и сами эти величины:

$$e^M - 1 = C.$$

Из этого равенства нетрудно заключить, что

$$M_{\max} = \frac{\lg (C + 1)}{0,43429}, \qquad (7)$$

Максимально допустимая нагрузка, позволяющая виду сохраниться, определяется только плодовитостью вида. Если истребительная нагрузка настолько высока, что грозит виду исчезновением, единственным средством для его сохранения может быть повышение плодовитости (мы не говорим здесь о приспособлениях, появление которых позволит снизить истребительную нагрузку). Таким образом, если вид плодовит, это указывает на высокую истребительную нагрузку, приспособлением к которой и является его высокая плодовитость. Как мы покажем далее, при слабых нагрузках высокая плодовитость не дает виду заметных преимуществ.

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ОТ ИСТРЕБИТЕЛЬНОЙ НАГРУЗКИ

Если прирост популяции равен Cp^x, или $e^M - 1$, то общая численность равна произведению этого прироста на численность родителей плюс численность самих родителей:

$$N_0 = x (e^M - 1 + 1), \text{ или } N_0 = e^M x.$$

Из этого уравнения вытекает, что численность популяции, деленная на численность родителей, равна основанию натуральных логарифмов e в степени M. Равны и обратные им величины:

$$\frac{x}{N_0} = \frac{1}{e^M}. \qquad (8)$$

Доля взрослых животных в популяции определяется единственной переменной величиной — истребительной нагрузкой на популяцию. Она не зависит ни от плодовитости, ни от выживаемости молодняка.

До сих пор мы говорили о зависимости прироста популяции от численности маточного поголовья. Но маточное поголовье само зависит от нагрузки, да к тому же и определение его численности довольно сложно. Имеет смысл связать численность популяции с величиной истребительной нагрузки и выявить, как те или иные изменения последней отразятся на численности. Ведь изменить нагрузку, особенно для промысловых видов, не представляет большого труда. Всякое изменение промысла, как целенаправленное, так и случайно возникающее по тем или иным причинам, есть уже изменение истребительной нагрузки.

Таблица 3

Зависимость численности от истребительной нагрузки на популяцию

M	$\lg e^M$	e^M	$e^M - 1$	$\lg (e^M - 1)$	x	$N_0 = e^M x$	$\frac{x}{N_0}$
0,01	0,004343	1,0100	0,0100	—2,0000	117,09	118,26	0,990
0,05	0,021714	1,0512	0,0512	—1,2907	86,32	90,74	0,951
0,1	0,043429	1,1052	0,1052	—0,9788	72,79	80,44	0,905
0,2	0,086858	1,2214	0,2214	—0,6556	58,77	71,78	0,819
0,3	0,130287	1,3498	0,3498	—0,4560	50,11	67,63	0,741
0,4	0,173716	1,4918	0,4918	—0,3080	43,69	65,17	0,670
0,5	0,217145	1,6487	0,6487	—0,1878	38,47	63,43	0,606
0,6	0,260574	1,8221	0,8221	—0,0851	34,02	61,98	0,549
0,7	0,304003	2,0137	1,0137	+0,0045	30,13	60,67	0,496
0,8	0,347432	2,2255	1,2255	+0,0882	26,50	58,97	0,449
0,9	0,390861	2,4596	1,4596	+0,1643	23,20	57,05	0,406
1,0	0,434290	2,7183	1,7183	+0,2351	20,12	54,70	0,368
1,1	0,477719	3,0042	2,0042	+0,3019	17,23	51,75	0,333
1,2	0,521148	3,3200	2,3200	+0,3655	14,47	48,03	0,301
1,3	0,564577	3,6687	2,6687	+0,4263	11,83	43,40	0,272
1,4	0,608006	4,0550	3,0550	+0,4850	9,28	37,64	0,246
1,5	0,651435	4,4815	3,4815	+0,5418	6,82	30,56	0,223
1,6	0,694864	4,9530	3,9530	+0,5969	4,43	21,93	0,202
1,7	0,738293	5,4739	4,4739	+0,6507	2,09	11,46	0,183

В табл. 3 даны результаты вычислений уровня численности при различных нагрузках на популяцию при $C = 5$. Данные табл. 3 нанесены на график рис. 2: значение численности маточного поголовья — в виде

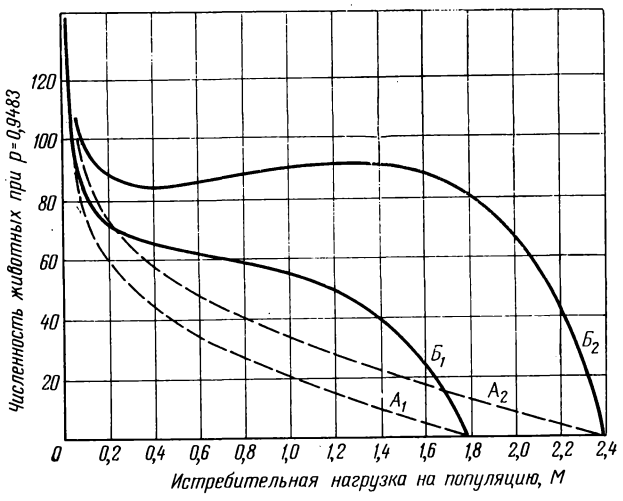

Рис. 2. Уровни численности перед началом размножения и после него при различной нагрузке на популяцию (для плодовитости $C_1 = 5$ — A_1 и $Б_1$ и $C_2 = 10$ — A_2 и $Б_2$)

пунктирной линии A_1, а уровень общей численности — сплошная линия $Б_1$. Аналогичные кривые A_2 и $Б_2$ вычислены для плодовитости вдвое более высокой ($C = 10$).

Численность маточного поголовья (A_1 и A_2) в интервале малых нагрузок замедленно снижается, а при больших нагрузках снижается почти прямолинейно вплоть до пересечения с осью абсцисс при максимально допустимом значении истребительной нагрузки. Увеличение плодовитости с 5 до 10 на одного взрослого позволяет выдержать истребительную нагрузку в 1,34 раза выше исходной.

При возрастании плодовитости еще на 5 максимально допустимая нагрузка увеличится только на 15%. Кривые $Б_1$ и $Б_2$ представляют уровни общей численности при разных истребительных нагрузках: $Б_1$ — при плодовитости, свойственной песцу, $Б_2$ — при вдвое более высокой плодовитости. Левые ветви этих кривых уходят вверх, и пересечение их с ординатой возможно только при бесконечно большой численности. Значит, при отсутствии истребительной нагрузки, и только в этом единственном случае, возможен неограниченный рост численности любого вида в геометрической прогрессии, с показателем прогрессии, равным C. Даже при очень малых истребительных нагрузках существует предел роста численности и этот предел достигается при вполне реальных численностях. Следовательно, попытки вычислять скорость роста популяции по геометрической прогрессии приблизительно верно отражают только те случаи, когда плотность популяции еще очень далека от своего предела. В популяциях животных, длительное время истребляемых промыслом, а затем взятых под охрану, вначале поголовье растет в геометрической прогрессии, но скорость увеличения численности постепенно уменьшается.

Уровни устойчивости численности по мере увеличения истребительной нагрузки изменяются особо. По мере их увеличения в зоне малых нагрузок численность резко снижается. При средних нагрузках наблюдается стабилизация уровней численности. Судя по линии A_1, при удвоении нагрузки от 0,2 до 0,4 численность маточного поголовья уменьшается в 1,34 раза, а общая численность (кривая $Б_1$) — только в 1,04 раза (на 4%). При таком же увеличении нагрузки (на 0,2 M), но при условии, что эта нагрузка добавляется к имевшейся уже $M = 1{,}0$, численность маточного поголовья снизится в 1,27 раза, а общая — в 1,07 раза (на 7%). Наконец, если прибавить все ту же дополнительную нагрузку к имевшейся $M = 1{,}5$, то уменьшение обоих уровней численности будет уже 3,3- и 2,7-кратным. По мере приближения к максимально допустимой нагрузке скорость снижения уровня возрастает.

Кривая $Б_1$ не стабилизируется в зоне умеренных нагрузок. При более высокой плодовитости, если $C = 10$ (кривая $Б_2$), в зоне умеренных нагрузок с их нарастанием общая численность даже увеличивается: увеличение нагрузки с $M = 0{,}5$ до $M = 1{,}3$ приведет к возрастанию численности на 18%.

Различия кривых $Б_1$ и $Б_2$ вызваны только двукратной разницей в плодовитости. Если при нагрузке $M = 1{,}5$ вдвое более плодовитая форма имеет втрое более высокий уровень устойчивой численности, то при $M = 0{,}5$ выигрыш в численности для более плодовитой формы всего лишь 1,33-кратный. В этих условиях виду более выгодно иметь повышенную выживаемость. Увеличение показателя p с 0,9483 до 0,97415 (уменьшение смертности молодняка в два раза) позволит вдвое повысить уровень численности по сравнению с начальными уровнями во всем интервале истребительных нагрузок. Приспособления к сохранению потомства имеют общее значение, а выигрыш от повышения плодовитости становится существенным только в условиях высоких истребительных нагрузок, почти предельных.

Устойчивые долговременные изменения истребительной нагрузки должны привести к изменению уровня численности. Но если эти изменения не выходят за пределы умеренных нагрузок, то численность может и не измениться. Однако будет изменяться возрастная структура. Кратковременные отклонения истребительной нагрузки от средней многолетней тоже изменят как общую численность, так и возрастную структуру. На кратковременные отклонения популяция не может ответить адекватным изменением численности: реакция на изменение нагрузки длится несколько лет (см. табл. 3). Изменение условий в один год вызовет изменение численности, но восстановление ее может растянуться на несколько лет, поэтому даже в годы с одинаковыми условиями численность может оказаться разной, если в предшествующие годы были отклонения разного характера.

Предположим, что нагрузка на популяцию изменяется в пространстве более или менее плавно. Тогда кривые $Б_1$ и $Б_2$ (см. рис. 2) будут представлять изменения плотностей населения вида в направлении от центра ареала (нагрузка — минимальная) к его периферии (к пунктам, где нагрузка возрастает до максимально допустимой при данной плодовитости). Надо полагать, что даже в центре ареала нагрузка не окажется ничтожной, а будет умеренной. Постепенное нарастание нагрузки по мере приближения к окраине ареала сначала не вызовет заметных изменений плотности населения вида, но чем ближе к точкам, где нагрузка максимальна, тем выше темп снижения плотности и тем ближе соотношение молодых и взрослых к ожидаемому, исходя из плодовитости вида.

Случайные колебания нагрузки в глубине ареала не повлекут за собой существенных изменений численности, а на периферии должны вызвать уже существенные. Одинаковая дополнительная нагрузка более ощутима на периферии ареала, чем в центральных его частях, она приведет к более заметным колебаниям численности, с более резкими спадами и продолжительными периодами восстановления. Даже в одной части ареала нагрузка в смежных биотопических разностях может отличаться. В микроочагах повышенной нагрузки различия в плотности обнаружатся только в периферических частях ареала, вплоть до того, что ареал там окажется ажурным.

Все перечисленные явления известны. Мы привели их лишь для того, чтобы показать, что высказанные нами соображения не противоречат явлениям в природе. Опираясь на такие предпосылки, можно проводить более глубокий количественный анализ этих явлений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всем видам присуще свойство поддерживать численность на более или менее постоянном уровне. Это свойство может обеспечиваться либо плодовитостью, регулируемой в соответствии с плотностью популяции, либо таким же образом регулируемой выживаемостью приплода. Материалы, полученные нами при анализе динамики численности песца, позволяют считать, что выживаемость молодняка по мере возрастания численности снижается по экспоненциальной кривой. Такой характер связи выживаемости с численностью стабилизирует последнюю на уровне, определяемом интенсивностью гибели взрослых животных от разных причин. Каждой популяции вида с присущими ей плодовитостью и показателем смертности молодняка соответствует определенный уровень численности, зависящий от истребительной нагрузки. Этот уровень восстанавливается после любого временного воздействия, нарушающего равновесное состояние.

Для опромышляемых видов может существовать только один уровень численности, позволяющий добывать максимальное количество животных

и сохранять неизменной воспроизводящую часть стада. Этот уровень характеризуется тем, что из приплода выживает 36,78%. Более высокая выживаемость молодняка означает, что установившийся в популяции уровень численности ниже оптимального по причине излишнего опромышления; выживаемость ниже 36,78% указывает на излишнюю плотность популяции. В последнем случае рационально повысить промысловую нагрузку.

Если ставится целью истребить или по крайней мере снизить численность вредных видов, эти же расчеты позволят отыскать такой уровень истребительных работ, при котором будет достигнуто наибольшее снижение уровня численности на единицу истребительных усилий.

Не исключено, что более сложными уравнениями можно выразить закономерности регуляции численности точнее. Однако для широкого применения в практике научных исследований и для хозяйственных целей большое значение имеет простота математических расчетов.

MECHANISMS CONTROLLING THE SIZE OF NATURAL ANIMAL POPULATIONS

V. S. Smirnov

Summary

The dynamics of polar fox populations was studied. The author states that the factor which maintains the population on an almost constant level is the mortality of young during the earlier life period. An increase in density of the parent stock results in a higher mortality of pups. A survival of the whole litter is possible only at an extremely low density of parent stock. The mean perennial level of abundance of a population is stabilised by this mechanism, but is determined by the total destroying stress exerted on the population both by natural factors and by hunting.

The pattern of variations of this mean level of abundance caused by changes of the destroying stress, is described and the ways of searching for optimum levels of populations of commercial animals, the maximum allowable destroying stresses not conductive to a total extermination of the population, and the dependence of the age structure of the population on the level of destroying stress are discussed.

According to data from literature the described controlling mechanism is operative in other animals as well (birds, insects).

ЛИТЕРАТУРА

Алпатов В. В., Гаузе Г. Ф. 1930. Логистическая кривая и ее применение в области количественной биологии.— Ж. эксперим. биол., т. 6, вып. 4.

Гаузе Г. Ф. 1933. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях.— Зоол. ж., т. 13, вып. 1.

Гаузе Г. Ф. 1934. О периодических колебаниях численности популяции.— Изв. АН СССР, № 10.

Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ.

Никольский Г. В. 1963. О биологических основах математического моделирования динамики популяции рыб.— Вопросы ихтиологии, т. 3, вып. 4.

Никольский Г. В. 1964. О некоторых современных проблемах в области изучения динамики численности животных. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. Материалы совещания Ин-та морфологии животных АН СССР.

Северцов С. А. 1937. Хищник и жертва.— В сб. «Памяти А. Н. Северцова». Изд-во АН СССР.

Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд-во АН СССР.

Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных. Изд-во АН СССР.

Смирнов В. С. 1959. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1. Тюмень.
Смирнов В. С. 1964. Методы учета численности млекопитающих.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 39. Свердловск.
Смирнов В. С. 1964а. Периодические снижения плодовитости песца на Ямале и их причины. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. Материалы совещания Ин-та морфологии животных АН СССР.
Смирнов В. С. 1967. Анализ динамики численности песца на Ямале.— Проблемы Севера, вып. 11. Изд-во «Наука».
Сюзюмова Л. М. 1967. К изучению эпизоотии тундрового бешенства песца на Ямале.— Проблемы Севера, вып. 11. Изд-во «Наука».
Формозов А. Н. 1935. Колебания численности промысловых животных. Изд-во АН СССР.
Формозов А. Н. 1942. Изучение колебаний численности промысловых животных и организация «прогнозов урожая» в охотничьем хозяйстве СССР за период 1917—1942 гг.— Зоол. ж., т. 21, вып. 6.
Цецевинский Л. М. 1940. Материалы по экологии песца Северного Ямала.— Зоол. ж., т. 14, вып. 1.
Чиркова А. Ф. 1951. Предварительная методика прогнозов изменений численности песцов.— Труды ВНИО, вып. 11.
Чиркова А. Ф. 1955. Опыт массовой глазомерной оценки численности и прогнозы «урожая» песцов.— Вопросы биологии пушных зверей. М., Заготиздат.
Шибанов С. В. 1951. Динамика численности песца в связи с условиями размножения, питания и миграциями.— Труды ВНИО, вып. 11.
Elton Ch. 1927. Periodic fluctuations in the number of animals, their cause and effects.— Brit. J. Exptl Biol., 2.
Lotka M. A. 1925. Elements of physical biology. Baltimore.
Nicholson A. J. 1950. Population oscillation caused by competition for food.— Nature, 165.
Nicholson A. J. 1950a. Competition for food among *Lucilia cuprina* larvae.— 8th Internat. Congr. Entomol. Stockholm.
Thompson W. F. 1937. Theory of the effect of fishing on the stock of halibut.—Rept. Internat. Fish. Comm., 12. Seattle.
Volterra V. 1933. Lecon sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris, Gautier — Villars.
Volterra V. 1937. Principes de biologie mathématique.— Acta biotheoret., VIII, pt I.

Том XXV
Vol. XXV

Труды Московского общества испытателей природы
Transactions of the Moscow Society of Naturalists

1967

АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ГОРНОСТАЯ

К. И. Копеин

Основной характеристикой всякой популяции является ее возрастная структура — соотношение различных возрастных групп и его изменение в разные сезоны и годы, что определяется продолжительностью жизни особей в популяции и скоростью ее полного обновления.

Вопрос о возрастной структуре популяции горностая в литературе почти не освещен (Попов, 1947; Петров, 1956; Копеин, 1965). В настоящей работе мы пытаемся на основании обработки материала из различных мест СССР вывести некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяции горностая и по возможности их объяснить. Основной предпосылкой при изучении возрастной структуры популяции любых видов животных является достаточное количество материала, которое позволило бы провести его статистическую обработку на достаточно высоком уровне достоверности. Кроме того, необходимо учитывать район, год и сезон сбора материала.

Нами были использованы сборы тушек горностая на севере Тюменской обл. в течение пяти промысловых сезонов 1959—1964 гг., осени 1964 г., а также летние сборы 1959—1961 и 1964 гг.— всего более 4 тыс. тушек (4239 шт. зимних и 65 летних). Кроме того, обработаны черепа горностая из различных районов СССР, хранящиеся в Зоомузее МГУ и ВНИИЖП (2236 экз.).

Возраст определялся по методике, разработанной В. С. Смирновым (1959) на песцах. С некоторыми изменениями мы применили ее для горностая. Она основана на вычислении процентного отношения ширины корня верхнего клыка к ширине канала в корне клыка. Эта методика и статистическая обработка позволили разбить весь собранный материал на три возрастные группы:

а) сеголетки (возраст до 1 года) с индексом канала зуба у самцов от 100 (зуб пустотелый) до 20 и у самок от 100 до 16,5;

б) взрослые (возраст 1,5—2,0 года) с индексом канала зуба у самцов 19,5—10,5 и у самок 16,0—9,5;

в) старые (возраст 2,5 года и больше) с индексом канала зуба у самцов менее 10,0 и у самок менее 9,0. Кроме того, у животных старше 2,5 лет в цементе корня зуба видны кольца (слои).

Достоверность разбивки на возрастные группы колеблется от 98—99% у самцов до 96—98% у самок. При такой достоверности только отдельные особи могут попасть из группы взрослых в группу сеголеток, но не наоборот. Проверка методики на виварном материале (n—26) подтвердила ее надежность.

Весь обработанный нами материал представлен в табл. 1. Возрастные соотношения отдельно у самцов и самок из различных мест сходны. Так, в Северном Казахстане среди самцов сеголетки составляют 64,2%, а среди самок — 65,0%, на севере Тюменской обл. соответственно 90,0 и 89,9%.

Сходны процентные отношения у самцов и самок и в разные годы. Поэтому мы не разделяем животных по полу.

Выяснилось, что основу популяции горностая составляют сеголетки (см. табл. 1). Взрослые животные составляют четверть всей популяции,

Таблица 1

Возрастная структура популяции горностая в разных районах СССР

Возрастная группа	Показатель	Север Тюменской обл. (n = 4239)	Печоро-Илычский заповедник (n = 306)	Архангельская и Вологодская обл. (n = 128)	Красноярский край и Иркутская обл. (n = 337)	Омская обл. (n = 92)	Башкирская АССР (n = 62)	Татарская АССР (n = 126)	Северный Казахстан (n = 451)	Всего (n = 5741)
		Число лет наблюдений								
		6	9	5	9	2	2	7	3	
Молодые (сеголетки)	n	3815	254	90	241	66	43	92	291	4892
	% от n	90,0	83,0	70,3	71,5	71,7	69,3	73,0	64,5	73,1
	m %	0,4	2,1	4,1	2,4	4,7	5,8	3,9	2,2	
Взрослые (1,5—2,0 года)	n	387	49	32	80	25	19	34	132	758
	% от n	9,1	16,0	25,0	23,7	27,2	30,7	27,0	29,3	24,5
	m %	0,4	2,1	3,7	2,3	4,6	5,8	3,9	2,1	
Старые (2,5 года и более)	n	37	3	6	16	1	—	—	28	81
	% от n	0,9	1,0	4,7	4,8	1,0	—	—	6,2	2,4
	m %	0,1	0,9	2,0	1,2	1,0	—	—	1,1	

а старые только 2,5%, т. е. их в 10 раз меньше взрослых. Следует ожидать, что животных старше 3,5 лет в популяции почти нет и их число не превышает 0,1%, практически они могут не встретиться даже в достаточно большой выборке (до 1 тыс. шт. за год и из одного места).

Обработка нашего материала с применением специальных формул (Martinson et al., 1961) показывает, что средняя продолжительность жизни горностая в популяции составляет 1—1,5 года, а срок полного обновления популяции — 3—5 лет. Для примера укажем, что у ласки средняя продолжительность жизни равна 1,5—2,0 года (Hill, 1957), куницы лесной — 2 года (Граков, 1963), соболя — 2,5 года (Залекер, 1962), красной лисицы — 1,5 года (Schofield, 1958).

Сеголетки составляют основу популяции горностая не только по всей стране в целом, но и в каждом районе, откуда были взяты пробы (см. табл. 1). Даже в Северном Казахстане, где их процент наиболее низок по сравнению с другими районами, они составляют две трети популяции. В северных широтах — Печоро-Илычском заповеднике и особенно на севере Тюменской обл.— сеголеток подавляющее большинство.

Имеет место клинальная изменчивость возрастного состава в зависимости от широты местности. В четырех пунктах, находящихся приблизи-

тельно на одной долготе, отчетливо заметно закономерное увеличение числа взрослых животных с севера на юг и соответственное снижение процента сеголеток (табл. 2). Достоверность различий между взятыми выборками лежит на уровне 97—99,9%.

Таблица 2

Изменение возрастной структуры популяции горностая в зависимости от широты местности

Место взятия пробы	Географическая широта места	Число лет наблюдений	% взрослых и m %	Соотношение возрастов (взрослых и старых к сеголеткам)
Север Тюменской обл.	66—68°	6	10,0±0,4	2 : 18
Печоро-Илычский заповедник	63—64°	9	17,0±2,1	2 : 10
Поволжье (Татарская АССР)	55—57°	3	27,0±3,9	2 : 6
Северный Казахстан	53—54°	3	35,5±2,1	2 : 4

К сожалению, мы не располагаем достаточным материалом из более южных районов, чем Северный Казахстан. Из 8 черепов из Ставропольского края 5 принадлежат сеголеткам и 3 взрослым, а из 21 черепа из Северной Якутии 20 — сеголеткам и 1 взрослому.

Сходная картина наблюдается и в других местах (см. табл. 1).

Основу нашего материала составляют сборы промысловых (зимних) сезонов, небольшой летний материал мы приводим для сопоставления. Летний материал только из двух районов (север Тюменской обл. и Северный Казахстан) достаточен для статистической обработки.

Если зимой возрастная структура популяции на севере по сравнению с более южными районами существенно отличается, то летом этого нет. В летней выборке (июнь — сентябрь) с севера Тюменской обл. ($n = 65$) сеголетки составляют 66,6 ± 5,7%, а в Северном Казахстане ($n = 126$) они составляли 64,2 ± 4,2%, т. е. обе популяции практически не отличались.

В то же время в Северном Казахстане возрастная структура популяции горностая в разные сезоны сходна (взрослых и старых: летом — 35,8, зимой — 35,5%), на севере же Тюменской обл. различия весьма значительны (взрослые и старые: летом — 33,5, зимой — 10,0%). На севере соотношение взрослых к сеголеткам летом 1 : 2 и зимой 1 : 9.

Возрастная структура популяции горностая изменяется и в разные годы. В выборках, взятых из Печоро-Илычского заповедника за 9 лет (1938/39—1946/47 гг.), взрослые составляли (в %): 9,8; 19,0; 13,9; 13,7; 13,4; 5,0; 12,5; 9,1. В разные годы взрослые в выборках составляли от 5 до 19%. Аналогичные изменения возрастной структуры в разные годы, но на большем материале и с большей достоверностью показаны для севера Тюменской обл. (табл. 3). В 1959/60 и 1964 гг. (осень) отношение взрослых к сеголеткам составляло 1 : 25, в 1960/61 г.— 1 : 16, в 1963/64 г.— 1 : 14 и в 1961/62 г.— 1 : 3. Установлена разница и в группе старых животных. В 1960/61 г. отношение старых к взрослым было 1 : 29, а в 1963/64 г. — 1 : 4.

Описанные колебания соотношений возрастов в популяции характерны для северных широт. Материалы из южной части Красноярского края и Северного Казахстана свидетельствуют об отсутствии таких колебаний (возможно, из-за недостаточности материала).

Основу популяции горностая во всех исследованных районах составляют животные-сеголетки. Из этого следует, что численность горностая определяется интенсивностью размножения. Высокая интенсивность размножения приводит к повышению общей численности, а снижение интенсивности размножения приводит к резкому снижению численности.

Таблица 3

Возрастная структура популяции горностая в разные годы (1959—1964 гг.) на севере Тюменской обл.

Возрастная группа	Показатель	1959/60	1960/61	1961/62	1962/63	1963/64	1964 (осень)	Все годы вместе
Всего	*n*	285	2046	953	38	784	133	4239
Молодые (сеголетки)	*n*	274	1926	723	32	732	128	3815
	% от *n*	96,2	94,3	75,9	84,4	93,3	96,3	90,0
	m %	1,1	0,5	1,4	5,8	0,9	1,6	0,4
Взрослые (1,5—2,0 года)	*n*	11	116	207	6	42	5	387
	% от *n*	3,8	5,6	21,8	15,6	5,4	3,7	9,1
	m %	1,1	0,5	1,3	5,8	0,8	1,6	0,4
Старые (2,5 года и больше)	*n*	—	4	23	—	10	—	37
	% от *n*	—	0,1	2,3	—	1,3	—	0,9
	m %	—	0,07	0,3	—	0,1	—	0,1

Наши данные по возрастной структуре популяции горностая расходятся с представлениями других исследователей (Попов, 1947; Петров, 1956), о чем мы уже говорили (Копеин, 1965).

За последние годы углубленное изучение экологических особенностей кроликов, лисиц и некоторых других животных показало, что скорость полного обновления их популяций очень велика и соответственно мала средняя продолжительность жизни каждой отдельной особи в популяции (Boback, 1957; Hill, 1957; Wood, 1958; Leichtleitner, 1959). Поэтому сам по себе такой «молодежный» состав популяции горностая, который нам удалось установить, не является необычным.

По данным Ю. Н. Климова (1940), плодовитость горностая в средних широтах (Новосибирская обл). равна 8—9 молодых на самку. По нашим наблюдениям, правда недостаточным (5 выводков), плодовитость горностая для севера Тюменской обл. составляет 5—8 шт. Таким образом, отношение взрослых к сеголеткам, исходя из плодовитости, должно быть 1 : 4. Сходные с этим соотношения взрослых и молодых наблюдаются в популяции горностая летом, после выхода молодых из гнезда (34% взрослых и 66% сеголеток). Уменьшение доли сеголеток легко объяснимо их более высокой смертностью по сравнению со взрослыми, что достаточно хорошо известно для многих видов. Почти такие же соотношения взрослых и молодых в зимних популяциях горностая почти во всех районах (см. табл. 1). Иная картина в популяциях горностая на севере. Уже в районе Печоро-Илычского заповедника соотношение взрослых и молодых 1 : 5, т. е. на каждую пару взрослых приходится 10 сеголеток. Еще больше молодых на севере Тюменской обл., где на пару взрослых приходится

18 сеголеток. Объяснить такое соотношение возрастов плодовитостью трудно. Мы объясняли это явление повышенной смертностью старших возрастных групп (Копеин, 1965). Материал, собранный дополнительно также и в других районах, подтвердил наши выводы. Возрастающая доля сеголеток в зимний период может зависеть также от избирательности промысла. По некоторым литературным данным (Смирнов, 1964; Граков, 1963), молодые животные добываются чаще, чем взрослые. Таким образом, более высокий процент сеголеток в выборке может не соответствовать истинным возрастным соотношениям в природе.

Вполне вероятно, что промысел действует избирательно, особенно в первую половину промыслового сезона. Однако избирательность промысла должна сказываться в одинаковой степени в разные сезоны и на разных широтах (везде горностая добывают самоловами), возрастные соотношения все же различны. Из этого следует, что различия в возрастной структуре популяции горностая в разных сезонах и широтах (районах) действительно имеют место, а величина этих различий вполне достоверна.

При изменении возрастных соотношений у горностая на севере Тюменской обл. в разные годы доля сеголеток в пробах всегда остается высокой, несмотря на резкие изменения его численности.

По данным заготовок, численность горностая за шестилетний период наблюдений изменялась почти в 14 раз (в сезон 1960/61 г. заготовлено 40,5 тыс. шкурок, а в 1962/63 г.— 3 тыс.). Таким образом, даже незначительное снижение процента сеголеток в пробе (до 75,9) приводит к снижению численности горностая в несколько раз (по данным заготовок). По-видимому, из-за неблагоприятных условий в предыдущий год популяция горностая приходит к сезону размножения ослабленной и интенсивность размножения снижается. Вследствие этого доля сеголеток в наступающем промысловом сезоне резко падает. Так как средняя продолжительность жизни у горностая в северных широтах около 12—14 месяцев, доля взрослых, т. е. особей рождения прошлого года, также резко снижается из-за вымирания осенью. И хотя соотношение сеголеток и взрослых изменяется мало, общая численность популяции резко падает.

К примеру, в 1960/61 г. благодаря хорошим условиям предыдущего сезона численность горностая была высокой и было добыто 40,5 тыс. шт. Подлинная численность горностая была значительно выше, и его можно было заготовить гораздо больше [1].

Весной и летом 1961 г. интенсивность размножения резко снизилась и количество сеголеток, составляющих основу популяции зимой, резко упало. Вместе с тем произошло отмирание взрослых животных прошлого года рождения. Все это привело к общему снижению численности горностая в сезон 1961/62 г., хотя, судя по выборке, процент сеголеток остался довольно высоким. Так как промысел продолжался и его интенсивность не только не уменьшилась, но даже несколько возросла, заготовки снизились по сравнению с прошлым годом только в 4 раза (до 11 тыс.), хотя численность горностая упала во много раз больше.

Отмеченные выше причины (снижение интенсивности размножения и продолжавшийся промысел) привели к тому, что к сезону размножения 1962 г. горностай почти исчез. Несмотря на лучшие условия размножения этого года, на что указывает повышенный процент сеголеток в промысловой пробе 1962/63 г., маточное поголовье было настолько мало, что общая численность горностая еще снизилась (заготовки в 1962/63 г. составили всего 3 тыс.).

---

[1] На севере Тюменской обл. интенсивность промысла мало зависит от численности горностая. Почти не меняются число охотников, число выставляемых капканов, протяженность путиков и т. д. Это приводит к тому, что в годы средней численности промысел ведется относительно равномерно, в годы высокой численности существует явный недопромысел, а в годы низкой численности — перепромысел.

Только к сезону 1963/64 г. численность горностая начала расти (добыто 9 тыс.), но еще не достигла оптимума. Известно, что у таких животных, как песец, соболь, заяц-беляк, возрастная структура по годам изменяется резче, чем у горностая (Смирнов, 1965; Залекер, 1962). Причем такие резкие изменения возрастной структуры (отсутствие сеголеток в выборке) могут и не сопровождаться резкими изменениями численности, что, в частности, показано для песца (Смирнов, 1964). Вполне понятно, что отсутствие сеголеток в промысловый сезон у относительно долго живущих видов может и не привести к резкому сокращению численности.

В то же время у видов со средней продолжительностью жизни в 1—1,5 года, у которых сеголетки составляют основу популяции, их отсутствие в промысловом сезоне при низкой интенсивности размножения приводит к депрессии на следующий год.

ВЫВОДЫ

1. Основу популяции горностая во всех изученных районах составляют зверьки-сеголетки (64—90%), т. е. его численность определяется интенсивностью размножения.

2. Популяция горностая быстро обновляется (3—5 лет), следовательно продолжительность жизни каждой особи низкая (1—1,5 года). Все это связано с высокой смертностью взрослых в период резкой смены условий существования (лето — зима).

Высокая смертность взрослых животных характерна для северных широт. К югу средняя продолжительность жизни каждой особи возрастает с 1 до 1,5 лет, что увеличивает долю взрослых животных в популяции (с 10,0 ± 0,43 до 35,5 ± 2,14%).

3. Почти одинаковая промысловая нагрузка на популяцию горностая независимо от ее численности вызывает: а) при высокой численности — недопромысел, в результате чего большое количество животных исключается из промысла совсем, так как они не доживают до следующего промыслового сезона; б) при низкой численности — перепромысел, приводящий на следующий год к депрессии численности, восстанавливающейся с трудом, и к тому, что заготовки горностая стоят на низком уровне в течение нескольких лет.

ANALYSIS OF THE AGE STRUCTURE OF ERMINE POPULATIONS

K. I. Kopein

Summary

The vast material consisting of about six thousand carcasses and sculls collected over a number of years gives possibility to establish some regularity in the dynamics of the age structure of ermine populations.

Relationships and variability of age groups in different seasons and years are described, as well as dynamics of ermine populations as affected by hunting.

ЛИТЕРАТУРА

Граков В. Н. 1963. К вопросу изучения половой и возрастной структуры популяций лесной куницы.— Сборник научно-техн. информации, вып. 5 (8). Киров.

Залекер В. Л. 1962. Изменение полового и возрастного состава популяций и плодовитости соболя.— Труды ВНИИЖП, вып. 19.

Климов Ю. Н. 1940. Материалы по биологии горностая.— Труды Научно-исслед. ин-та Томского гос. ун-та, т. 7.
Копеин К. И. 1965. Биология размножения горностая на Ямале.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 38. Свердловск.
Петров О. В. 1956. О половом диморфизме черепа горностая.— Вестник ЛГУ, № 15.
Попов В. А. 1947. Возрастной состав, кормовая база и гельминтозы горностая как индикаторы колебания численности этого вида.— Труды Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те, т. 7, вып. 3—4.
Смирнов В. С. 1959. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1. Тюмень.
Смирнов В. С. 1964. Методы учета численности млекопитающих.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 39. Свердловск.
Boback A. W. 1957. Altersmerkmale und Abschubplanung beim Hasen — Forst und Jagd, **7**, 1.
Hill M. 1957. The reproductival cycle of the male weasel (*Mustela nivalis*).— Proc. Zool. Soc. London, Ser. B., **109**.
Leichtleitner R. R. 1959. Sex ratio, ageclosses, and reproduction of the black-tailed rabbit.— J. Mammal., **40**, 1.
Martinson R. K., Holten J. W., Brakhage G. K. 1961. Age criterion and population dynamics of the swamp rabbit in Missouri.— J. Wildlife Manag., **25**, 3.
Schofield R. D. 1958. Litter size and age ratios of Michigan red foxes.— J. Wildlife Manag., **22**, 3.
Wood J. E. 1958. Age structure and productivity of a grey fox population.— J. Mammal., **39**, 1.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ГОРНОСТАЯ

К. И. Копеин

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для написания настоящей статьи были использованы сборы тушек горностая на севере Тюменской обл., главным образом в районе нижней Оби, в течение пяти промысловых сезонов 1959—1964 гг., а также летние сборы 1960—1964 гг.

В нашем распоряжении было былее 4 тыс. тушек (3978 зимних и 72 летних). Относительный вес органов (индексы) вычислялся по методике разработанной в лаборатории зоологии Института биологии УФ АН СССР (Шварц, 1960). Для интерьерной обработки использовано 1200 зверьков: брались только тушки, которые хранились не дольше 1,5 месяца в снегу на холоде и размораживались только перед обработкой; подсохшие и поврежденные тушки не использовались.

Кроме того, для составления раздела об изменчивости интерьерных показателей в разные сезоны брались только тушки самцов весом 170—200 *г* и самок 90—110 *г*, чтобы исключить ошибки в индексах, связанные с разницей в весе зверьков. При сравнении животных в разные сезоны эти ошибки могут быть значительными.

Весь материал обработан статистически по общепринятой методике. Для всех показателей вычислялись средние арифметические и их ошибка, коэффициент вариации, а также достоверность разницы (t) в процентах. Степень различия индексов вычислялась в процентах в допустимых пределах колебаний.

Разбивка на возрастные группы проводилась по методике, разработанной в нашей лаборатории (Смирнов, 1959; Копеин, 1964).

ОБЩАЯ ИНТЕРЬЕРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НИЖНЕОБСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ГОРНОСТАЯ

Популяция горностая из района нижней Оби (66° с. ш. и 67° в. д.) отличается крупными размерами тела и черепа. Горностаи, обитающие в этих местах, относятся к наиболее крупному подвиду — *Mustela erminea tobolica* Ogn. (западносибирский, тобольский горностай).

Средний вес тушек самцов без шкурки 190, самок — 109 *г* (табл. 1). Наши расчеты показали, что тушка без шкурки весит меньше у самцов на 16,9 ± 0,19% (n — 56) и у самок на 16,1 ± 0,16% (n — 36). Таким образом, средний вес самцов составляет 228,2 ± 3,5, самок 130,1 ± 2,0 *г*. Средняя длина тела у самцов 260, у самок — 223 *мм*. Черепа горностаев этой популяции очень крупных размеров: кондило-базальная длина у самцов 48,20, самок — 42,47 *мм*. Для сравнения укажем, что Л. Г. Морозова-

Таблица 1

Общая морфологическая характеристика горностая (*M. erm. tobolica* Ogn.)

Показатель	Самцы			Достоверность разницы		Самки		
	$M \pm m$	C_v	n	t	%	$M \pm m$	C_v	n
Вес тела без шкурки, *г*	189,6 —	—	—	—	—	109,2 —	—	—
Вес, со шкуркой, *г*	228,2±0,7	13,1	1120	76,0	100,0	130,1±0,8	15,5	440
Длина тела, *мм*	259,1±0,2	3,8	2457	81,0	100,0	222,7±0,4	3,7	847
Кондило-базальная длина черепа, *мм*	48,15±0,04	3,0	2689	88,0	100,0	42,41±0,05	2,8	1083
Индекс сердца	14,38±0,09	10,5	884	9,0	100,0	15,91±0,14	10,1	309
» почек . .	5,91±0,05	13,5	884	8,2	100,0	6,73±0,10	18,1	309
» печени . .	45,68±0,39	14,9	884	6,7	100,0	50,30±0,57	13,2	309
» мозга . .	27,90±0,87	8,8	8	2,9	99,0	31,50±0,91	5,0	3
» легких . .	16,35±0,39	4,1	3	0,3	60,40	16,06±0,83	7,3	2
» надпочечника	0,065±0,001	31,3	884	5,5	100,0	0,082±0,003	38,0	309
» кишечника	367,0±10,0	9,4	12	3,0	99,40	322,0±11,0	8,3	6

Турова (1961), давая характеристику тобольского подвида горностая, к которому принадлежит изученная нами популяция, приводит для него эту же длину черепа самцов всего 46,9 *мм*.

В связи с тем, что интерьерные показатели горностая изучены сравнительно слабо, мы решили дать и общую интерьерную характеристику изученной нами популяции.

Горностаи обладают очень большим относительным весом сердца в связи с высокой степенью подвижности и общей активностью этого вида по сравнению с другими представителями этого семейства (кроме *M. nivalis*). Так, у норки индекс сердца 6,38, у соболя — 7,40, куницы — 7,41 (Боголюбский, 1939), степного хорька — 8,90 (Шварц, 1960). Интересно отметить, что индекс сердца северного горностая превышает таковой горностаев, распространенных в южном Зауралье, — 12,39% [1] (Шварц, 1960). Относительный вес легких у горностая также выше, чем у соболя (14,00%), куницы (14,98) и скунса (14,40%) (Боголюбский, 1936, 1939). Относительная длина кишечника, а также индексы печени, почек и мозга горностая не имеют существенных отличий от других видов куньих.

Сравнение самцов и самок показывает, что они значительно отличаются по относительному весу некоторых внутренних органов.

Как правило, самки обладают бо́льшим относительным весом сердца, почек, печени, мозга, надпочечника, а также более длинным кишечником. Недостоверна лишь разница в весе легких, что, на наш взгляд, объясняется малым количеством исследованного по этому признаку материала.

Более высокие индексы у самок по сравнению с самцами безусловно могут быть связаны с разницей в их размерах. Однако сравнение одинаковых по весу тела самцов ($n = 8$) и самок ($n = 8$) показывает, что индекс печени у самок выше, чем у самцов (соответственно 48,06 и 46,72%).

[1] Индекс увеличен на 16,9% по сравнению с приведенным в статье С. С. Шварца (1960) в связи с его вычислением от веса тушки со шкуркой.

Показатель	Самцы						
	молодые			взрослые			достоверность разницы между молодыми и взрослыми
	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	
Вес тела (без шкурки), *г* . . .	189,8±0,8	13,0	963	188,9±2,1	13,8	157	0,4
Длина тела (без шкурки), *мм* . .	259,4±0,2	3,6	2216	255,9±0,9	5,4	241	3,8
Кондило-базальная длина черепа, *мм*	48,20±0,03	3,0	2409	47,73±0,10	3,5	280	4,7
Индекс сердца	14,43±0,08	10,5	806	13,87±0,21	10,7	78	2,5
» почек . .	5,95±0,04	13,6	806	5,53±0,10	12,6	78	4,2
» печени . .	45,77±0,35	15,1	806	44,83±0,88	13,4	78	1,0
» мозга .	27,90±0,87	8,8	8	—	—	—	—
» легких . .	16,35±0,39	4,1	3	—	—	—	—
» надпочечника	0,065±0,001	32,3	806	0,067±0,002	20,9	78	0,9
» кишечника	367,0±10,0	9,4	12	—	—	—	—

Как будет показано ниже, в периоды размножения у самок происходит значительное повышение веса органов, связанное с интенсификацией обмена веществ. По-видимому, эти изменения сохраняются в течение длительного времени.

Наш материал позволяет провести сравнительный анализ возрастных групп внутри популяции (табл. 2).

Между молодыми и взрослыми зверьками существуют значительные отличия по общим размерам тела и черепа.

Если по весу тела эти отличия недостоверны, что можно объяснить большим варьированием показателя, то по длине тела и особенно по размерам черепа (кондило-базальная длина) отличия достоверны. Объяснения указанных различий и их необычная направленность (молодые крупнее взрослых) даны в наших предыдущих работах (Копеин, 1964, 1965), и поэтому мы не будем на них останавливаться.

Взрослые животные отличаются от молодых не только меньшими общими размерами, но и более низкими индексами внутренних органов. Эти различия проявляются по индексам сердца, почек, печени и надпочечника (табл. 3). Правда, они вполне достоверны только по весу сердца и почек.

Однако одинаковая направленность этих различий по всем показателям у обоих полов позволяет говорить о закономерном снижении относительного веса внутренних органов с возрастом. Объяснение этого явления, на наш взгляд, следует искать в изменении скорости роста, что в свою очередь, связано с более высоким обменом веществ у молодых растущих организмов. Для грызунов это было показано ранее (Копеин, 1959).

Сравнение коэффициента вариации ряда экстерьерных и интерьерных признаков групп животных, собранных в разных местах, показывает существование биологических различий между ними. Известно, в частности, что коэффициент варьирования снижается при однородном материале.

В нашем случае этот показатель при анализе всего материала выше, чем при анализе тех же признаков в группах из разных мест сбора.

Таблица 2

горностая разных возрастных групп

Самки						
молодые			взрослые			достоверность разницы между молодыми и взрослыми
$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	
109,3±0,9	15,7	369	109,0±1,8	14,2	71	0,2
222,9±0,3	3,7	752	220,8±0,9	3,9	95	2,2
42,47±0,0[illegible]	2,9	967	41,96±0,09	2,3	116	4,7
16,10±0,11	9,9	276	14,62±0,39	11,7	33	3,4
6,82±0,09	18,7	276	5,98±0,18	13,4	33	4,2
50,54±0,48	13,4	276	48,37±1,34	12,0	33	1,5
31,50±0,91	5,0	3	—	—	—	—
16,06±0,83	7,3	2	—	—	—	—
0,081±0,002	37,0	276	0,095—0,010	46,3	33	1,4
322,0±11,0	8,3	6	—	—	—	—

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИНТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ ГОРНОСТАЯ В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ ГОДА

Периодические (сезонные) изменения внешних условий вызывают ответную реакцию организма, что сказывается в изменении многих физиологических, а значит, и морфологических признаков, что иллюстрирует табл. 3.

Относительный вес сердца, почек, печени и надпочечника у горностаев, добытых в разные сезоны года, неодинаков. Как правило, индексы этих органов летом значительно выше, чем зимой (кроме сердца у обоих полов и надпочечника у самцов). Эти отличия абсолютно достоверны (табл. 3) и во многих случаях весьма значительны, например индексы почек и печени. Относительный вес почек и печени у летних горностаев на 18—22% больше, чем у зимних. Индекс сердца летних горностаев, наоборот,

Таблица 3

Интерьерная характеристика горностая в разные сезоны года

Пол	Индексы внутренних органов	Лето ♂ $M = 180$ г ♀ $M = 114$ г		Достоверность разницы между популяциями		Зима ♂ $M = 178$ г ♀ $M = 114$ г	
		$M \pm m$	n	t	%	$M \pm m$	n
Самцы	Сердце	12,02±0,29	18	4,9	100,0	13,65±0,16	61
	Почки	7,43±0,34	18	4,6	100,0	5,87±0,10	60
	Печень	58,46±3,0	18	3,4	99,97	47,85±0,86	60
	Надпочечники	0,069±0,005	15	1,0	84,13	0,074±0,001	60
Самки	Сердце	14,01±0,28	18	2,1	98,17	14,65±0,10	53
	Почки	7,50±0,27	21	5,0	100,0	5,98±0,14	54
	Печень	62,90±2,17	20	5,1	100,0	50,39±1,13	53
	Надпочечники	0,096±0,005	19	4,3	100,0	0,074±0,001	53

несколько ниже, чем у зимних. Чем же объясняются такие изменения в относительном весе внутренних органов у летних и зимних горностаев?

Уменьшение веса сердца летом связано с меньшим физическим напряжением животных летом. Действительно, летом горностай не испытывает особой необходимости в длительных передвижениях в поисках корма. Пищи много (грызуны, птицы, птенцы, яйца), и она поблизости, тем более что в пойме Оби, где отлавливались горностаи, в начале лета бывают высокие паводки и все живое концентрируется на ограниченных незатопляемых участках. Зимой же горностаю приходится много передвигаться в поисках корма.

Более высокий индекс сердца у самок по сравнению с самцами летом объясняется тем, что самке приходится больше заботиться о потомстве, чем самцу.

Значительное увеличение печени летом хорошо увязывается с лучшими кормовыми условиями, что позволяет животным делать запасы питательных веществ (гликогена). Увеличение почки летом связано, видимо, с интенсификацией обмена веществ. Наши исследования мелких грызунов (*M. gregalis* и *L. ofensis*) также показали, что наибольший относительный вес почек и печени наблюдался летом (Копеин, 1959). Надпочечники летом у самок увеличиваются в связи с большой нагрузкой на их организм, чего нет у самцов.

Таким образом, сезонная изменчивость физиологических отправлений организма горностая столь велика, что вызывает существенные изменения относительного веса некоторых важных внутренних органов. Это позволяет улавливать изменения в природных популяциях, что важно при изучении влияния внешних условий на организм животных.

ИНТЕРЬЕРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРНОСТАЯ ИЗ РАЗНЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ

Изменчивость горностая, обитающего в низовьях р. Оби, изучена на 500 тушках из трех географических точек: Лабытнанги, Мужи (160 *км* к югу от первой точки) и Березово (160 *км* к югу от второй точки). Во всех этих местах горностай обитает в сходных условиях (пойма р. Оби) и везде многочислен. Погодные условия осени 1964 г. (конец октября — ноябрь) во всех точках были сходны.

Таким образом, одинаковые места обитания, время сбора, хранение, транспортировка и обработка (весь материал сразу после сбора был обработан в Лабытнангах), а также погодные условия этого периода (постоянный снеговой покров, морозы до — 15°) показывают, что собранный нами материал вполне сравним, насколько может быть вообще сравним материал, собранный в различных, хотя и незначительно удаленных друг от друга местах. В связи с этим те отличия в интерьерах, которые нам удалось уловить, свидетельствуют об отличиях животных разных групп из разных местностей.

Установлено, что различий по весу тела и длине черепа нет. А по интерьерным показателям различия по ряду признаков выявлены, причем аналогичные у обоих полов (табл. 4).

Выявились различия популяций горностая по относительному весу сердца, печени и надпочечника, нет различий по весу почек (за исключением Мужи — Березово у самок). Наиболее существенна разница в размерах сердца. Самое крупное сердце у горностаев наиболее северной популяции из района пос. Лабытнанги. Его индекс не только с большой достоверностью (на 100%) отличается от индекса сердца более южных популяций, но и разница эта довольно значительна. Так, у самцов северной популяции индекс сердца на 8—12 и 7—10% выше по сравнению с более южными.

Таблица 4

Морфологическая характеристика горностая из разных районов

Пол	Показатели	Лабытнанги		Мужи		Березово		Достоверность разницы между популяциями					
								Лабытнанги — Мужи		Лабытнанги — Березово		Мужи — Березово	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	t	%	t	%	t	%
Самцы	Вес тела, *г*	192,0±2,35	36	193,0±1,07	143	190,7±1,87	154	0,2	57,93	0,9	81,59	1,0	84,13
	Кондило-базальная длина черепа, *мм*	48,51±0,16	51	48,59±0,07	253	48,66±0,08	196	0,5	69,15	0,9	81,59	0,7	75,80
	Индекс сердца . . .	15,36±0,10	36	14,44±0,07	141	14,66±0,06	154	9,2	100,00	7,0	100,00	2,4	99,18
	» почек	6,38±0,15	36	6,24±0,07	143	6,39±0,07	154	0,9	81,59	Нет	—	1,5	93,32
	» печени . . .	47,16±0,91	35	45,00±0,51	142	43,83±0,40	154	2,1	98,30	3,3	99,95	1,9	97,13
	» надпочечника	0,075±0,003	35	0,068±0,001	141	0,067±0,001	153	2,2	98,61	2,6	99,53	0,7	75,80
Самки	Вес тела, *г*	103,2±2,70	18	104,8±1,50	35	104,5±1,60	48	0,4	65,54	0,4	65,54	Нет	—
	Кондило-базальная длина черепа, *мм*	42,44±0,19	20	42,28±0,10	68	42,48±0,08	75	0,8	78,81	0,2	57,93	1,4	91,92
	Индекс сердца . . .	18,15±0,28	18	16,30±0,13	35	16,55±0,13	48	6,2	100,0	5,3	100,0	1,5	93,32
	» почек	7,57±0,26	18	7,25±0,12	35	7,86±0,16	48	1,1	86,43	1,0	84,13	3,0	99,86
	» печени . . .	55,94±1,38	18	50,59±1,34	35	49,31±1,12	48	2,3	98,90	3,0	99,86	0,7	75,80
	» надпочечника	0,094±0,002	13	0,087±0,002	33	0,079±0,002	45	2,5	99,40	5,3	100,00	2,8	99,74

Индекс сердца горностаев популяций из Мужей и Березова также неодинаков. У березовских горностаев он больше, чем у мужевских (у самцов достоверно, у самок недостаточно достоверно). Относительный вес печени у северной, лабытнангской, популяции также выше, чем у более южных (у самцов — на 4—6 и 6—8%, у самок — на 8—12 и 10—14%). Вес надпочечника больше также у животных северной популяции, чем у более южных, особенно у самок.

Достоверных отличий веса почек животных северных популяций и южных нет. Однако самый низкий индекс почек — у мужевской популяции, а самый высокий — у березовской, причем у березовских горностаев вес почек достоверно выше, чем у мужевских.

Таким образом, популяции горностая из незначительно отдаленных друг от друга точек более или менее существенно различаются индексами внутренних органов. Эти отличия в большинстве случаев достоверны и иногда весьма велики. Причем это отмечено на фоне недостоверных различий в общих размерах тела и черепа.

Индивидуальная изменчивость интерьерных показателей, которая определяется коэффициентом вариации $C_v \left(\frac{\sigma \cdot 100\%}{M}\right)$, незначительна. Так, для индекса сердца $C_v = 5{,}4$, для печени $C_v = 13{,}0$, для почек $C_v = 13{,}9$, для надпочечника $C_v = 20{,}3$.

Если сравнить C_v интерьерных показателей с C_v некоторых других признаков, то он будет лишь немногим выше и не выходит из одного порядка величин. Так, для веса тела $C_v = 7{,}3$, т. е. даже выше C_v индекса сердца, а для кондило-базальной длины черепа $C_v = 2{,}6$.

Таким образом, достоверные различия интерьерных показателей горностаев из точек, находящихся на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга, заставляют предполагать, что мы имеем дело с различными популяциями.

Во всяком случае, даже меньшие различия в признаках, которые обычно применяются в систематике (промеры тела, черепа и т. п.), позволяют систематикам выделять отдельные подвиды (в том числе у горностая). Например, кондило-базальная длина черепа *M. erm. tobolica* Ogn. больше, чем у *M. erm. aestiva* K. всего на 1,5% и *M. erm. kaneii* B.— на 2,8%, а скуловая ширина — на 1,2 и 2,7% соответственно (Морозова-Турова, 1961). Если при этом учесть высокий коэффициент вариации (т. е. индивидуальная изменчивость приведенных признаков не ниже интерьерных показателей), то станет ясно, что можно выделить горностаев из района Лабытнанги в отдельную популяцию, фенотипически отличающуюся от популяций из более южных районов.

Известно, что важнейшей особенностью любой популяции является тип динамики численности. Численность горностая в разных местах обитания колеблется не синхронно. На особенности динамики численности указывают и данные заготовок в сравниваемых нами районах. Так, добыча горностая в 1950 г. в Приуральском р-не (Лабытнанги) составляла 3 тыс. шт., а в Шурышкарском р-не (Мужи) — 7 тыс. шт. В 1952—1953 гг. заготовки в Приуральском р-не увеличились в 2 раза (6 тыс. шт.), а в Шурышкарском остались на прежнем уровне. В 1955 г. в Приуральском р-не заготовки оставались на уровне 1952—1953 гг., а в Шурышкарском в 2 раза увеличились (до 14,3 тыс. шт.). В целом же по Ямало-Ненецкому округу заготовки за эти годы оставались на одном уровне[1].

Доказательством существования отличий между группами горностаев из разных мест являются структура популяции, а также показатели упитанности. Например, в популяции из Мужей взрослых животных вдвое больше, чем из Лабытнанги, и в четыре раза больше, чем из Березова.

---

[1] К сожалению, мы не имеем таких сведений из Березова.

Среди лабытнангских горностаев упитанных оказалось в полтора раза больше, чем из более южных районов (соответственно 36 и 22%).

Подмеченные нами фенотипические особенности групп горностаев, которые мы выделяем в отдельные популяции, не говорят еще о генотипическом различии между ними. Но они являются индикаторами различий в условиях существования групп (популяций), которые определяют морфофизиологические особенности животных и их изменчивость.

Известно, что более северные формы одного вида обладают, как правило, бо́льшим относительным весом некоторых внутренних органов, в частности печени. Это связывается с нарушением нормального ритма кормления из-за частой смены погодных условий, что особенно проявляется в весенне-летне-осенний периоды (Шварц, 1960). Такое объяснение применимо и к горностаю. Действительно, несмотря на незначительность расстояния между популяциями (160 и 320 *км* с севера на юг), погодные условия весной, летом и ранней осенью в этом районе часто меняются, особенно в районе Лабытнанги. В связи с этим увеличивается и вес сердца у горностаев лабытнангской популяции. Добывать пищу им приходится с большей активностью, что ведет к увеличению веса сердца. Кроме того, состояние кормовой базы (различные мелкие грызуны) в этом районе значительно хуже, чем в р-не Мужей и Березова. С этим, в частности, связана и более высокая численность горностая в южных районах наряду с более стабильными погодными и лучшими защитными условиями. Здесь выше и заготовки. Так, в среднем за 10 лет (1948—1957 гг.) в Приуральском р-не (Лабытнанги) в год добывалось 4 тыс., а в Шурышкарском (Мужи) — 8 тыс. горностаев.

Больший вес надпочечников у животных лабытнангской популяции также связан здесь с большей напряженностью организма горностая.

Мы не можем пока настаивать на нашем объяснении отмеченных выше явлений из жизни горностая, но дальнейший сбор материала, возможно, подтвердит наши выводы.

ВЫВОДЫ

1. Интерьерными особенностями горностая по сравнению с другими представителями отряда хищных (кроме ласки) являются высокие индексы внутренних органов, в особенности сердца, что говорит о большой двигательной активности.

2. Индексы внутренних органов у северной формы горностая по сравнению с более южными формами увеличены. Но это увеличение индексов идет только с определенной географической широты, в районе Полярного круга.

3. Сезонная изменчивость относительного веса внутренних органов бывает столь значительна, что улавливается на природных популяциях с большой достоверностью.

4. Географические популяции, незначительно удаленные друг от друга, имеющие различную структуру (половой и возрастной состав) и динамику численности, различаются по интерьерным показателям, что позволяет использовать интерьерные особенности для выделения биологически специфических популяций и границ между ними.

MORPHO-PHYSIOLOGICAL FEATURES OF NORTHERN ERMINE POPULATIONS

K. I. Kopein

Summary

A general morpho-physiological characteristic of northern ermine populations is given: body weight and length, condylo-basal length of the scull,

indices of internal organs. The seasonal and geographical variability of several interior characters was established with a high degree of reliability.

It is shown that interior features can be used for recognising and defining specific populations.

ЛИТЕРАТУРА

Боголюбский С. Н. 1936. Эволюционная морфология домашних животных.— Изв. АН СССР, серия биол., № 2—3.

Боголюбский С. Н. 1939. Опыт анализа комплекции разводимых зверей сем. Mustelidae.— Труды Ин-та эволюционной морфологии АН СССР, т. 3.

Копеин К. И. 1959. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки.— Бюлл. Уральского отд. МОИП, вып. 1.

Копеин К. И. 1964. Опыт изучения естественного отбора в природных условиях.— Тезисы докладов совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск.

Копеин К. И. 1965. Биология размножения горностая на Ямале.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 38. Свердловск.

Морозова-Турова Л. Г. 1961. Географическая изменчивость горностая (*M. ermineа*) на территории СССР.— Труды Зоомузея МГУ, т. 28.

Смирнов В. С. 1959. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1. Тюмень.

Шварц С. С. 1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. Проблемы флоры и фауны Урала.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14. Свердловск.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ МЕТОДОМ КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ОКРАСКИ МЕХА

В. Н. Большаков

Красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.) на территории Евразии занимает обширный ареал. Описано много подвидов из различных районов ареала. Однако самостоятельность многих из них оказалась сомнительной. Так, в сводке Эллермана и Моррисон-Скотта (Ellerman, Morrison-Scott, 1951) приводится 19 подвидов красной полевки в Евразии, несостоятельность выделения многих из них (например *Cl. r. narymensis, Cl. r. lenaensis, Cl. r. parvidens* и др.) была показана С. И. Огневым (1918—1922, 1950).

В последних сводках по грызунам (Виноградов, Громов, 1952; Громов, 1963) для территории СССР принимается 10 подвидов красной полевки. Из диагноза подвидов следует, что они отличаются в основном по окраске, во многих случаях незначительными расхождениями в размерах тела и черепа. Правильность принятой внутривидовой структуры красной полевки была пересмотрена недавно на основе изучения географической изменчивости размеров черепа и окраски меха О. Л. Россолимо (1962), которая показала, что географическая изменчивость отдельных размеров черепа очень незначительна. В изменчивости краниологических признаков и окраски меха не установлено четко выраженных закономерностей. Автор делает вывод, что по совокупности общепринятых таксономических признаков ни одну из форм нельзя выделить в самостоятельный подвид.

Нами изучена 2591 красная полевка [1] и также установлена слабая изменчивость большинства размеров тела и черепа (Большаков, 1962).

Мы полностью согласны с тем, что выделение некоторых подвидов красной полевки на основании незначительных отличий признаков, не подтверждающихся биометрической обработкой материала, неправомерно и подвидовая самостоятельность форм должна быть пересмотрена. Но, как об этом говорилось нами раньше (Большаков, Шварц, 1962а), несмотря на незначительные различия по отдельным морфологическим признакам, группе популяций зачастую может быть дана разносторонняя характеристика благодаря изменчивости нескольких показателей. Кроме того, именно из-за большой пластичности популяций мышевидных грызунов, которой Россолимо объясняет особенности изменчивости красной полевки, вообще трудно было бы ожидать резко выраженной географической изменчивости в пределах вида. В связи с этим изучение особенностей окраски отдельных подвидов имеет особый интерес. Однако простое описание ок-

[1] Из коллекций Зоологического музея МГУ, Уральского университета, материалов, присланных нам различными лицами и учреждениями, и собственных сборов.

раски или сравнение со шкалами цветов в значительной мере субъективны. В лаборатории зоологии Института биологии Уральского филиала АН СССР была разработана методика объективной колориметрической оценки окраски шкурок, впервые примененная при изучении двух подвидов узкочерепной полевки и их помесей (Шварц, Копеин, Покровский, 1960). Метод детально описан в работе А. В. Покровского, В. С. Смирнова и С. С. Шварца (1962). Необходимо сделать лишь несколько пояснений.

Для оценки окраски шкурок мы использовали универсальный фотометр ФМ, предназначенный для измерения коэффициентов яркости светорассеивающих образцов и других фотометрических работ. Для определения цветовой характеристики шкурки на участке 4 *см*^{2} измерялась ее яркость через три фильтра: К-2 (длина волны 633 *ммк*, красный), К-4 (длина волны 550 *ммк*, зеленый) и К-6 (длина волны 478 *ммк*, синий). Яркость исчислялась в процентах от яркости стандартной баритовой пластинки через эти же фильтры.

Для цветовой характеристики шкурки приняты два показателя: белизна и оттенок. Белизна — это среднее значение коэффициентов отражения при работе с красным, зеленым и синим светофильтрами. Показатель оттенка — это отношение коэффициента отражения в фильтре К-2 к белизне. Эта величина говорит о преобладании в окраске животных охристо-рыжих тонов. Совокупность белизны и оттенка достаточна для цветовой характеристики шкурки. Объективность полученных данных гарантируется точностью прибора и повторным колориметрированием отдельных шкурок.

Показатели отдельных особей наносятся на график, где по оси ординат откладывается показатель оттенка, а по оси абсцисс — белизна. Многоугольник, описанный линиями, соединяющими крайние точки, дает наглядное представление о пределах варьирования окраски шкурок животных сравниваемых групп. По каждому из показателей вычисляются среднее (M) и средняя ошибка (m). Это дает возможность оценить достоверность различий между сравниваемыми группами по формуле:

$$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} > 3.$$

Применение этого метода дает возможность характеризовать окраску животных количественно и сравнить ее.

Изучение этим методом окраски подвидов красной полевки, принимаемых в настоящее время для территории СССР (Виноградов. Громов, 1952), позволило установить различия в окраске у одних групп и отсутствие таковых у других (рис. 1).

Номинальный подвид *Cl. r. rutilus* имеет довольно светлую (белизна 5,4 ± 0,1) и насыщенную рыжими тонами (показатель оттенка 169 ± 0,7) окраску меха. Окраска довольно значительно варьирует как по белизне (крайние значения 3,8—7,2), так и по показателю оттенка (157—184). Направленной изменчивости окраски внутри ареала подвида не установлено.

Окраска полевок подвида *Cl. r. rossicus* варьирует от 3,2 до 5,7 по белизне и от 157 до 177 по показателю оттенка, т. е. при отсутствии различий с номинальным подвидом по насыщенности окраски охристыми тонами полевки отличаются более темным мехом. Однако среднее значение обоих показателей лежит в пределах изменчивости номинального подвида (белизна 4,9 ± 0,2; показатель оттенка 168 ± 0,6). Анализ изменчивости окраски особей подвида показывает, что больше отличаются полевки из южных районов ареала подвида (Южный Урал, Курганская обл.), которые во многом сходны по окраске как с красными полевками другого подвида (*Cl. r. lategriseus*), так и с рыжими полевками. Из 392 исследованных особей *Cl. r. rossicus* 346 сходны по окраске с особями номинального под-

вида (88,6%) и лишь 46 (11,4%) отличаются от них, что не отвечает «правилу 75%».

Серия красных полевок из Казахстана, относимая к *Cl. r. lategriseus*, отличается темной окраской (белизна 4,0 ± 0,2 при крайних значениях 3,2—4,8) и незначительным содержанием охристо-рыжих тонов (показатель оттенка 154 ± 1,1 при крайних значениях 145—162). Подвид вообще характеризуется большой примесью серых тонов, узкой мантией спины. Как уже указывалось выше, отдельные особи подвида сходны по окраске с полевками Южного Урала и Зауралья.

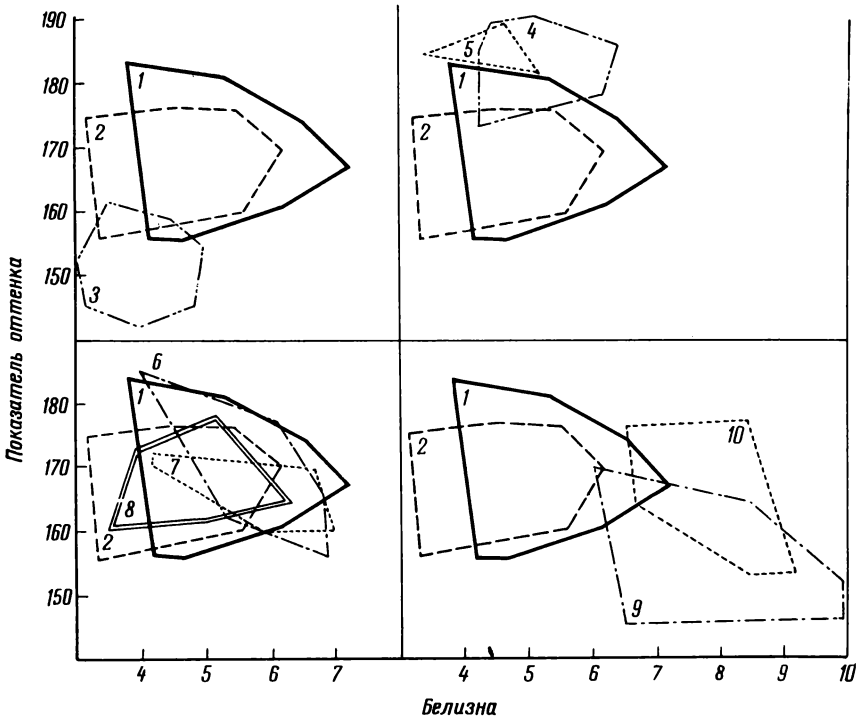

Рис. 1. Колориметрическая характеристика окраски подвидов красной полевки (Огнев, 1950)

1 — *Cl. r. rutilus*; *2* — *Cl. r. rossicus*; *3* — *Cl. r. lategriseus*; *4* — *Cl. r. faculensis*; *5* — *Cl. r. jochelsoni*; *6* — *Cl. r. baicalensis*; *7* — *Cl. r. salairicus*; *8* — *Cl. r. amurensis*; *9* — особи с Ямала; *10* — особи с Таймыра

Полевки, относящиеся территориально к одному подвиду *Cl. r. uralensis*, оказались по окраске в двух разных группах (Большаков, 1962). Часть экземпляров, в том числе и полевки из б. Кондо-Сосьвинского заповедника, по показателям оттенка и белизне сходны с окраской полевок со Среднего и Северного Урала, т. е. не отличается по окраске от особей, относимых к подвиду *Cl. r. rossicus*, и от только что рассмотренных *Cl. r. rutilus*. Красные полевки из лесотундровой и тундровой зон Ямала по окраске очень отличаются от них (белизна больше, показатель оттенка — меньше).

С. И. Огневым (1950) подвид *Cl. r. baicalensis* рассматривается как слабо отличимая раса, близкая по окраске к номинальному подвиду и *Cl. r. rossicus*. Колориметрический анализ показывает, что лишь единичные экземпляры этого подвида выходят за пределы варьирования окраски номинального подвида. По сравнению с *Cl. r. rossicus* особи этого подвида немного светлее (белизна 5,6 ± 0,2) и слегка более рыжие (показатель оттенка 171 ± 1,2). При этом около 32% изученных особей *Cl. r. baicalensis* сходны по окраске с *Cl. r. rossicus*. Полевки с Дальнего Востока и о-ва

Сахалин, относимые к подвиду *Cl. r. amurensis,* сравнительно темно окрашены (белизна 5,0 ± 0,3). Ни по белизне, ни по оттенку (166 ± 0,6) *Cl. r. amurensis* не отличается существенно от *Cl. r. rutilus* и *Cl. r. baicalensis.* Для этого подвида характерна большая изменчивость по белизне (крайние значения 3,4—6,5), что подтверждает указания Огнева о наличии внутри подвида темной и светлой фаз окраски меха.

Полевки, относимые к якутскому подвиду *Cl. r. jacutensis*, при сходных значениях белизны (5,2 ± 0,3) с другими подвидами хорошо отличаются от них яркой охристой расцветкой спины (показатель оттенка 181 ± ± 1,0). Лишь 22% осмотренных особей не выходят из диапазона изменчивости окраски номинального подвида и полевок, относимых к *Cl. r. baicalensis.* Из всех описанных подвидов *Cl. r. jacutensis* отличается наиболее высокими показателями охристо-рыжих тонов. Как указывал Огнев, подвид *Cl. r. vinogradovi* описан по майским особям в зимнем мехе (на рис. 1 не приводится), поэтому экземпляры, относимые к этому подвиду, характеризуются светлой окраской с большим содержанием охристо-рыжих тонов. Два исследованных нами летних экземпляра укладываются в диапазон изменчивости якутского подвида: белизна первого экземпляра 4,9, показатель оттенка — 183, второго — соответственно 5,5 и 183. Один экземпляр, добытый в августе, по белизне сходен с полевками с п-ова Ямал (7,4), по оттенку немного отличается от них (181) и одинаков с показателями оттенка некоторых экземпляров с п-ова Таймыр[1].

Большинство изученных экземпляров подвида *Cl. r. jochelsoni* было в зимнем или переходном мехе. Эти экземпляры характеризуются очень светлой окраской. Пять особей в летнем мехе из коллекций Зоологического музея МГУ сходны по окраске с якутским подвидом, причем четыре из них и по белизне, и по показателю оттенка укладываются в диапазон изменчивости окраски этого подвида: 3,4 и 185; 4,5 и 187; 4,8 и 188; 5,0 и 182; 5,2 и 181 (белизна 4,6 ± 0,3, показатель оттенка 185 ± 1,4).

Изменчивость окраски *Cl. r. salairicus* почти полностью, за исключением единичных экземпляров, совпадает с изменчивостью окраски номинального подвида. В целом изученная серия характеризуется следующими показателями окраски: белизна — 5,7 ± 0,3 при крайних значениях 4,2—7,0, показатель оттенка — 167 ± 1,1 при крайних значениях 160—172. Из приведенного анализа окраски описанных подвидов красной полевки, изученной колориметрическим методом, можно сделать некоторые общие выводы

Серии полевок, относимые к различным подвидам, довольно отчетливо разделяются по окраске на несколько групп. В группу «номинального подвида»[2] входят полевки, принадлежащие к следующим описанным подвидам: *Cl. r. rutilus, Cl. r. rossicus, Cl. r. baicalensis, Cl. r. salairicus, Cl. r. amurensis,* частично *Cl. r. uralensis.* Многоугольники, характеризующие диапазоны изменчивости окраски этих подвидов, в значительной мере перекрывают друг друга. Наиболее отличаются от средних значений величин окраски этой группы полевки из южных районов Урала и Зауралья, отдельные экземпляры из Забайкалья и Дальнего Востока. Клинальной изменчивости ни по белизне, ни по показателю оттенка внутри группы не отмечено.

Вторая довольно крупная группа «якутского подвида» включает в себя *Cl. r. jacutensis, Cl. r. jochelsoni* и, по-видимому, *Cl. r. vinogradovi.* Полевки этой группы характеризуются сильными охристыми тонами (показатель оттенка 183 ± 0,7). Многоугольники диапазонов изменчивости указанных подвидов в значительной мере совпадают с многоугольником изменчивости окраски якутского подвида, но в целом лишь около 20% особей этой группы сходны по окраске с группой номинального подвида,

---

[1] К сожалению, неясно, где отловлен этот экземпляр — в тундре или в зоне леса.
[2] Названия групп чисто условные, используемые для удобства рассуждений.

причем, как правило, с экземплярами из северных районов ареала. Особняком стоит подвид *Cl. r. lategriseus* с темной, слабо насыщенной окраской меха спины (белизна 4,0 ± 0,2, показатель оттенка 154 ± 1,1). Среди полевок из Казахстана встречаются единичные особи, неотличимые по окраске от красных полевок из Южного Зауралья.

Наконец, группа тундровых полевок хорошо отличается по белизне от группы «номинального подвида», а по показателю оттенка — от группы «якутского подвида». Причем полевки из тундровой и лесотундровой зон Ямала отличаются наиболее слабым охристым тоном, таймырские полевки окрашены ярче, но по белизне сходны с ямальскими. Тундровые красные полевки были выделены нами недавно в самостоятельный подвид (Большаков, Шварц, 1965). На основании изложенного могут быть выделены следующие подвиды красной полевки.

1. *Clethrionomys rutilus rutilus* Pall. (1779). Ареал подвида занимает огромную территорию от северной Скандинавии до Дальнего Востока. Северная граница в Европе, в европейской части СССР, на Урале и в прилегающих районах Западной Сибири примерно совпадает с северной границей леса, после чего идет к югу — к Иркутску и Забайкалью. Наиболее восточными районами распространения подвида являются пойма р. Амур, Уссурийский край, северный Китай (2 экз. красных полевок из Китая могут быть отнесены к этому подвиду), о-в Сахалин. Южная граница подвида совпадает с южной границей распространения вида, исключая районы северного Казахстана и Казахского нагорья. Внутри такого обширного ареала наблюдается значительная внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость, имеет место как направленная географическая изменчивость одних признаков, так и непоследовательная изменчивость других (Большаков, 1962). Это приводит к тому, что внутри подвида встречаются особи, довольно резко отличающиеся по некоторым признакам от соседних. Но с учетом проявлений этих форм изменчивости подвид может быть охарактеризован достаточно четко.

Окраска меха спины изменчива, но не бывает очень светлой (у летних экземпляров) или очень сильно насыщенной охристыми тонами. При изучении шкурок методом колориметрирования эта закономерность выражается в следующих цифрах: при средней белизне 5,3 и показателе оттенка 168 наиболее уклоняющиеся единичные особи имеют значения белизны 3,2 и 7,2, показателя оттенка — 156 и 185; при этом более 75% образующих подвид особей отличаются по окраске от всех других подвидов (рис. 2).

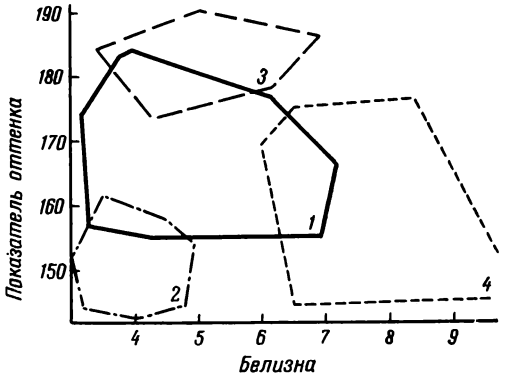

Рис. 2. Колориметрическая характеристика окраски подвидов красной полевки

1 — Cl. r. rutilus; 2 — Cl. r. lategriseus; 3 — Cl. r. jochelsoni; 4—Cl. r. tundrensis

Популяции из южных районов ареала подвида (Южный Урал, Южное Зауралье) и некоторых горных районов (Салаирский кряж) по ряду признаков (окраска, отдельные пропорции тела) несколько значительнее по сравнению с популяциями из других районов уклоняются от средних показателей, однако не настолько, чтобы быть выделенными в самостоятель-

ные подвиды. По основным диагностическим признакам с учетом их изменчивости выделяемые ранее подвиды *Cl. r. rossicus*, *Cl. r. baicalensis*, *Cl. r. salairicus* и *Cl. r. amurensis* оказались идентичными с номинальным подвидом *Cl. r. rutilus* и должны быть сведены в синонимы последнего.

2. *Clethrionomys rutilus jochelsoni* Allen (1903). Отличается от номинального подвида значительно более насыщенными охристыми тонами меха спины (белизна 5,0 ± 0,3, показатель оттенка 183 ± 0,7). В этот подвид мы объединяем описанные ранее *Cl r. jochelsoni*, *Cl. r. jacutensis* и *Cl. r. vinogradovi* как идентичные по диагностическим признакам с сохранением подвидового названия за первоначально описанным подвидом *Cl. r. jochelsoni*. Ареал подвида занимает районы Нижней Тунгуски, низовий Енисея, верховий Вилюя, Хатанги, центральные районы Якутии, северо-восточные районы СССР, Камчатку и Командорские острова. Характерно, что якутские полевки характеризуются помимо морфологических особенностей и особенностями в образе жизни, выработавшимися как адаптации к суровым климатическим условиям (Кривошеев, 1962).

3. *Clethrionomys rutitus lategriseus* Arg. et Afan. (1939). Наиболее темноокрашенный подвид красной полевки (белизна 4,0 ± 0,2, показатель оттенка 154 ± 1,1). Мантия узкая, бока серого цвета, серые оттенки выражены и в области спины. Диагноз подвида совпадает с описанием, приведенным Огневым. Ареал подвида занимает районы Северного Казахстана и Казахского нагорья, где красная полевка населяет только пойменные леса и ленточные боры по Иртышу, леса центрально-казахстанского мелкосопочника (Ходашова, 1953).

4. *Clethrionomys rutilus tundrensis* Bolsh. et Schw. (1965). Полевки отличаются бледной и очень светлой окраской летнего меха (белизна 7,2 ± ± 0,3, показатель оттенка 162 ± 1,8), коротким хвостом (относительная длина хвоста 0,304—0,309), развитием волос по краю задней ступни у зимних экземпляров (особенность, характерная для типичных тундровых грызунов — леммингов). Окраска полевок с Таймыра более насыщена охристыми тонами по сравнению с ямальскими полевками (показатель оттенка соответственно 166 ± 1,9 и 159 ± 1,6) при сходных значениях белизны (7,1 ± 0,2 и 7,4 ± 0,2). Ареал подвида охватывает лесотундровые и тундровые районы полуостровов Ямал и Таймыр. Из северо-восточных тундровых районов страны в нашем распоряжении материала не было, но большая близость лесотундровых и тундровых ямальских полевок к полевкам из субарктических районов Северной Америки (Большаков, Шварц, 1962), где распространен подвид *Cl. r. washburni*, позволяет предварительно расширить ареал *Cl. r. tundrensis* и на северо-восточные области тундры и лесотундры (конечно, там, где этот вид обитает).

Обитание красных полевок в условиях тундры и лесотундры помимо появления ряда морфологических отличий привело и к своеобразным биологическим особенностям. Для красных полевок Ямала характерны большая плодовитость, раннее половое созревание, фенологически более раннее начало размножения и ряд морфо-физиологических особенностей (Шварц, 1959).

INVESTIGATIONS OF INTRASPECIFIC VARIABILITY IN RED VOLES USING THE METHOD OF COLORIMETRIC ESTIMATION OF FUR COLOR

V. N. Bolshakov

Summary

An investigation of series of red voles (2591 specimens) belonging to all subspecies recognised today on the territory of the USSR has shown that no reliable differences exist between the subspecies in respect to most body and scull dimensions. The use of the colorimetric method permitted to establish that the intraspecific development of new forms of red voles on the territory of Eurasis is evidence in the existence of four subspecies:

1) *Clethrionomus rutilus* Pall. *(Cl. r. rossicus, Cl. r. salairicus, Cl. r. amurensis, Cl. r. baikalensis* are regarded as synonyms); 2) *Cl. r. jochelsoni* Alb., (synonyms *Cl. r. jacutensis, Cl. r. vinogradovi*); 3) *Cl. r. lategrisous* Arg. et Afan.; 4) *Cl. r. tundrensis* Bolsh. et Schw.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. 1962. Оценка различий по окраске подвидов рода *Clethrionomys* объективным методом. Доклады первой конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск.

Большаков В. Н. 1962а. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевок рода *Clethrionomys*. Канд. дисс. Свердловск.

Большаков В. Н., Шварц С. С. 1962. К таксономической характеристике *Clethrionomys rutilus* из субарктических районов Северной Америки.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск.

Большаков В. Н., Шварц С. С. 1962а. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*).— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск.

Большаков В. Н., Шварц С. С. 1965. Новый подвид красной полевки *Clethrionomys rutilus tundrensis* subsp. nov.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 38. Свердловск.

Виноградов Б. С., Громов И. М. 1952. Грызуны фауны СССР. Изд-во АН СССР.

Громов И. М. 1963. Грызуны.— В кн.: «Млекопитающие фауны СССР», т. 1. Изд-во АН СССР.

Кривошеев В. Г. 1962. Материалы по зимней экологии красных полевок (*Clethrionomys rutilus jacutensis* Vinogr.) в Центральной Якутии.— Научные сообщения ЯФ СО АН СССР, вып. 5.

Огнев С. И. 1918—1922. Новые и малоизученные виды русских грызунов.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 31.

Огнев С. И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. Изд-во АН СССР.

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. 1962. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск.

Россолимо О. Л. 1962. О внутривидовой изменчивости красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.).— Зоол. ж., т. 41, вып. 3.

Ходашова К. С. 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана.— Труды Ин-та географии АН СССР, вып. 54.

Шварц С. С. 1959. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Micromammalia) к условиям существования в Субарктике.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1. Тюмень.

Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. 1960. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis, M. g. major* Ogn. и их помесей.— Зоол. ж., т. 39, вып. 6.

Ellermann I. R., Morrison-Scott T. G. S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758 to 1946. London.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

МАТЕРИАЛЫ ПО МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ УРАЛЬСКОГО ОБЫКНОВЕННОГО КРОТА

В. Н. Павлинин

Материал собирался на Южном (Тирлянск, район г. Белорецка Башкирской АССР) и Среднем Урале (Нязепетровский р-н Челябинской обл., Ревдинский, Шалинский и Ивдельский[1] — Свердловской обл. и Красновишерский р-н — р. Велс Пермской обл.). Характеристика районов работ дана в предшествующих статьях (Павлинин, 1948, 1949, 1949а, 1956 1959, и др.).

ВОЛОСЯНОЙ ПОКРОВ И АБЕРРАТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Длина и толщина волос. Исследовано 16 проб волос (в каждой пробе по 25 волос), взятых с задней части спины от 8 шкурок взрослых кротов Среднего Урала (Свердловская обл.), добытых в конце мая. С каждой шкурки удалось взять по 2 пробы волос — зимних и летних, так как у кротов еще продолжалась весенняя линька.

У самок шкурки были уже в летнем меху, на них зимние волосы сохранились лишь отдельными пучочками, а у самцов, наоборот, значительная часть шкурки еще имела зимние волосы и лишь местами среди них выделялись черные и блестящие участки новых летних волос. Шкурки были выбраны таким образом, чтобы летние и зимние волосы находились по соседству и в задней части спины. Измерения показали, что разницы между естественной и истинной длиной волос у всех исследованных кротов нет, т. е. и зимние и летние волосы прямые, без изгибов.

Длина зимних волос (в *мм*): у самцов $M = 10{,}5—11{,}5$ (9,2—13,0), у самок $M = 8{,}1—10{,}1$ (7,0—11,3); длина летних — соответственно $M = 7{,}5—9{,}7$ (6,4—11,8) и $M = 7{,}2—8{,}1$ (5,4—9,9).

Толщина в средней части волос у самцов (в *мк*): зимних $M = 12{,}2—13{,}4$ (9,1—15,2)[2], летних — $M = 11{,}3—13{,}4$ (9,1—15,2), у самок — соответственно $M = 11{,}5—19{,}2$ (9,1—30,5) и $M = 11{,}2—14{,}0$ (9,1—15,2). Толщина волос у основания (у места выхода из кожи) меньше, чем в середине: у самцов зимой $M = 3{,}5—5{,}2$ (3,0—6,1), летом $M = 4{,}0—4{,}5$ (3,0—6,1), у самок $M = 4{,}5—5{,}9$ (3,0—9,1) и $M = 5{,}1—5{,}8$ (3,0—6,1) *мк*. Разница в толщине зимних и летних волос отмечена не у всех особей.

Из сравнения длины волос уральских кротов и могеры из Приморья (Охотина, 1962) получается, что разница есть только по зимним (у могеры до 14,2 *мм*, у уральских — до 13,0 *мм*), длина летних одинакова.

[1] Здесь тушки кротов по нашей просьбе собрал Л. М. Цецевинский.
[2] В скобках показан диапазон изменчивости толщины отдельных волос.

Вполне вероятно, что у кротов осенью, когда зимние волосы только что закончили рост, они длиннее, чем в конце мая.

Окраска волосяного покрова уральских кротов обычная, свойственная подавляющей массе особей этого вида. И для них характерны ржаво-золотистые волосы на нижней стороне тела, что некоторыми зоологами ошибочно признается за уклонение от типа; это — видовой признак, возникающий и усиливающийся с возрастом (у молодых в первые месяцы жизни он отсутствует, у особей прошлого года рождения он выражен уже четко), свойственный обоим полам, но в силу полового диморфизма выраженный сильнее у самцов.

И среди уральских кротов встречаются особи с признаками аберративной изменчивости в окраске, хотя подобные мутанты очень редки (табл. 1).

У двух первых охотников, промысловые участки которых были расположены по соседству, на 20 тыс. добытых кротов оказалось 13 аберрантов, или один мутант на 1,5 тыс. особей. Среди 17 зверьков с аномалиями окраски преобладали хромисты (полные и частичные) и лишь 1 был серо-коричневым. У аберрантов, отловленных охотником С. П. Борисовым, концевые волосы хвоста были белыми [1].

Отмечен случай добычи в одной норе двух кротов-хромистов, чаще же они добывались в разных, но в большинстве случаев соседних норах. Взрослых самок-аберрантов не встречено, взрослые самцы пойманы дважды. Факт встречи перезимовавших особей свидетельствует как будто о том, что мутанты являются жизнеспособными организмами. Но некоторые факты говорят об обратном. У кротов цветовых вариантов заметно меньше вес печени (все данные относятся к молодым одновозрастным

Таблица 1

Сведения о числе кротов-хромистов

Охотник	Год	Добыто кротов				Место добычи
		всего	в том числе хромистов			
			взрослых	молодых	всего	
К. Н. Попов	1944	1800	—	—	2	Ревдинский район Свердловской обл., р. Шайтанка
	1945	3600	—	—	—	
	1946	4000	—	—	—	
	1947	4100	—	—	1	
В. Г. Кисарин	1946	3500	1♂	2♂	3	Там же, по соседству с участком охотника Попова
	1947	5000	—	—	7	
С. П. Борисов	1957 13—16 июля	162	1♂	2♀, 1♂	4	Шалинский район Свердловской обл., ст. Унь

особям, добытым охотником в одном месте 13—15 июля, т. е. в возрасте 1,5—2 месяцев): у самки-хромиста абсолютный вес печени 2,5 *г*, относительный — 34,0‰, у самки нормально окрашенной — соответственно 3,9 *г* и 81‰; у самца-хромиста — 3,1 *г* и 35‰, у самца нормального — 4,1 *г* и 60‰. В то же время содержание витамина *A* в печени у этих особей практически одинаково: у хромистов — 0,9 и 2,2 *мг*%, у типичных — 2,4 и 0,8 *мг*%.

[1] Husson и Heurn (1959), касаясь изменчивости окраски крота в Нидерландах, описывают 12 аберраций, присвоив им латинские названия.

Показатель	Ивдель *					Ревда					Средний
	n	M ± m	α	c	lim	n	M ± m	α	c	lim	
Вес тела, *г*	—	—	—	—	—	71	106,4±1,0	8,72	8,2	9,03—133,0	
Длина тела, *мм*	15	146,9±1,03	3,94	2,6	139,0—152,0	49	150,1±0,6	4,08	2,7	142—160	
Длина хвоста у целого зверька, *мм*	—	—	—	—	—	28	31,9±0,7	3,68	11,5	25,0—38,0	
Длина хвоста на тушке, *мм*	14	40,7±0,45	1,70	4,4	38,0±43,6	40	37,8±0,4	2,87	7,5	31,5—48,0	
Длина задней ступни, *мм*	13	20,9±0,13	0,47	2,2	20,0—21,5	155	20,2±0,1	0,60	3,0	18,8—21,7	
Общая длина черепа, *мм*	12	37,3±0,14	0,50	1,3	36,6—38,1	129	37,0±0,1	0,68	1,8	34,9—38,4	
Кондило-базальная длина, *мм*	12	36,8±0,11	0,37	1,0	36,2—37,7	129	36,7±0,1	0,72	1,9	34,5—38,1	
Основная длина, *мм*	13	31,9±0,15	0,54	1,6	30,8—32,7	129	31,7—0,1	0,68	2,1	29,6—33,1	
Скуловая ширина, *мм*	13	12,4±0,05	0,18	1,4	12,0—12,7	116	12,6±0,0	0,27	2,2	11,4—13,1	
Наибольшая ширина черепа, *мм*	13	17,1±0,07	0,25	1,4	16,7—17,8	130	17,1±0,0	0,29	1,6	16,8—17,8	
Наименьшая ширина между орбитами, *мм*	15	7,6±0,04	0,16	2,1	7,3—7,9	130	7,8±0,0	0,16	2,0	7,5—8,2	
Ширина носовой части над клыками, *мм*	15	4,9±0,03	0,13	2,6	4,6—5,2	130	5,1±0,0	0,14	2,9	4,8—5,5	
Высота черепа в области bullae osseae, *мм*	13	11,1±0,03	0,22	1,9	10,5—11,6	130	10,7±0,0	0,21	1,9	10,3—11,4	
Длина верхнего ряда зубов, *мм*	15	11,4±0,05	0,21	1,8	10,9—11,9	130	11,4±0,0	0,23	2,4	10,5—12,1	

* Данные главным образом по кротам-сеголеткам. ** Данные Огнева (1928). *** Данные Стро

Примечание. По измерениям 27 самцов и 15 самок из бывшего заповедни получил следующие данные: длина тела самцов 126,0—164,0 *мм*; самок — 121,0—36,0 *мм* (Чернявская, 1958).

Постоянно низкое число хромистов в природе свидетельствует о том, что мутанты не имеют селекционного преимущества, в противном случае это явление было бы подхвачено естественным отбором.

Частота мутаций зависит от многих причин, в том числе от величины популяции и от размеров панмиксии. Какова хотя бы примерно численность популяции крота? По материалам встреч маркированных кротов была оконтурена площадь, которую можно признать за минимальную территорию, занимаемую популяцией. Подсчитано число добытых охотником кротов на этой площади в течение одного сезона и приблизительное число особей, оставшихся после промысла,— около 2 тыс. особей. Это, бесспорно, минимальная численность популяции.

В условиях Урала существует единая система нор крота, которая тянется на многие километры, охватывая площадь в десятки квадратных километров. Так что в панмиксическом спаривании могут участвовать тысячи особей, что обеспечивает сохранение фенотипической структуры популяции.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ТЕЛА, ХВОСТА, СТУПНИ, ЧЕРЕПА; ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И РАЗМЕРЫ ГЛАЗ

Результаты обработки собранного материала и некоторые литературные данные об уральских кротах сведены в табл. 2.

Таблица 2

уральского крота (взрослые самцы)

Урал					Южный Урал							Данные по *T. e. uralensis* (*n*—140) ***	
Нязепетровск					Тирлянск					Среднее течение р. Бельи и окрестности ст. Кувандык (*n*—14) **			
n	*M* ± *m*	α	*c*	lim	*m*	*M* ± *m*	α	*c*	lim	*M*	lim	*M*	lim
21	103,8±2,0	9,42	9,2	85,6—117,4	28	95,5±1,0	5,20	5,4	87,0—10,75	—	—	—	—
10	151,0	—	—	140—160	37	145,0±0,1	3,36	2,3	138,0—152,7	151,3	142—162	141	134—151
—	—	—	—	—	52	33,7±0,4	3,10	9,0	25,1—38,8	32,3	30,8—35,0	32,3	26—35
—	—	—	—	—	29	35,9±0,4	2,15	6,0	31,8—39,5	—	—	—	—
—	—	—	—	—	47	20,2±0,1	0,54	2,6	18,8—21,2	20	18,3—21,3	20,2	18,8—22,2
57	36,4±0,1	0,67	1,8	34,3—37,6	88	36,4±0,0	0,49	1,3	35,2—37,8	36,8	18,3—21,3	36,5	35,1—37,9
59	36,2±0,1	0,68	1,8	34,1—37,5	88	36,0±0,0	0,48	1,3	34,8—37,3	36,08	34,4—38,0	35,8	34,2—37,5
59	31,1±0,1	0,53	1,7	29,1—32,4	88	31,0±0,0	—	—	29,6—32,1	—	—	—	—
59	12,3±0,0	0,35	2,8	11,4—13,1	77	12,3±0,0	0,26	2,1	11,7—13,1	12,5	11,8—13,2	—	—
59	17,3±0,1	0,37	2,1	16,0—17,9	88	16,8±0,0	0,29	1,7	16,1—17,8	17,0	16,5—18,4	16,5	15,5—17,5
59	8,0±0,0	0,21	2,8	7,2—3,5	88	7,8±0,0	0,24	3,0	7,3—8,4	7,8	7,3—8,2	—	—
59	5,0±0,0	0,17	3,4	4,6—5,6	88	5,9±0,0	0,12	2,4	4,7—5,3	5,03	4,6—5,4	4,8	4,2—5,1
59	10,3±0,0	0,24	2,3	9,7—11,1	88	10,6±0,0	0,24	2,3	9,9—11,1	11,2	10,5—12,0	—	—
58	11,0±0,0	0,25	2,3	10,1—11,6	88	11,2±0,0	0,21	1,8	10,6—11,7	11,1	10,5—11,8	13,4	12,3—13,6

ганова (1948).

ка «Дзнежкин Камень» (Северноуральский район Свердловской обл.) Л. А. Исаев 155,0 *мм*, кондило-базальная длина черепа соответственно 34,5—38,6 и 34,0—

Величина одних и тех же показателей у кротов из разных частей Урала неодинакова. Кроты из Тирлянска по длине тела отличаются от кротов из окрестностей ст. Кувандык, Нязепетровска и Ревды, но сходны с ними по общей длине черепа (за исключением кротов из Ревды).

По последнему признаку кроты из Нязепетровска и всех южных районов Урала отличаются от северной группы кротов (из Ревды и Ивделя).

Материалы табл. 2 дают возможность убедиться и в том, что данные С. И. Огнева, положенные им в основу описания уральского подвида крота, отличаются от результатов всех последующих исследователей.

Анализ полученных нами материалов позволяет сделать следующие замечания.

Вес тела кротов с Южного Урала (M = 95, 49 *г*) меньше веса тела кротов Среднего Урала:

Нязепетровск . . . . . $M = 103{,}4 \pm 2{,}05$ *г*
Ревда . . . . . $M = 106{,}4 \pm 1{,}04$ *г*

Длина тела южноуральских кротов также меньше, чем кротов среднеуральских (разница статистически реальна):

Тирлянск . . . . . $M = 144{,}05 \pm 0{,}59$ *мм*
Ревда . . . . . $M = 148{,}59 \pm 0{,}84$ *мм*

Длина хвоста кротов, измеренная на тушках от седалищного бугра до конца хвоста без терминальных волос, увеличивается с юга на север:

Тирлянск . . . . . $M = 35{,}91 \pm 0{,}39$ *мм*
Ревда . . . . . $M = 37{,}79 \pm 0{,}45$ *мм*
Ивдель . . . . . $M = 40{,}75 \pm 0{,}45$ *мм*

Но если сравнить длину хвоста кротов с Южного и Среднего Урала, измеренную обычным способом, то наблюдается тенденция к уменьшению наружной, т. е. опушенной, части хвоста:

Тирлянск . . . . . $M = 33{,}67 \pm 0{,}43$ *мм*
Ревда . . . . . $M = 31{,}91 \pm 0{,}69$ *мм*

Здесь можно говорить лишь о тенденции к уменьшению, так как разница между этими средними показателями статистически нереальна.

Длина задней ступни одинакова у кротов Южного и центральных районов Среднего Урала (M = 20,18 и 20,17 *мм*) и больше у кротов северных районов Среднего Урала — M = 20,92 *мм* (разница статистически реальна).

Размеры тела у кротов из разных точек Урала изменяются, а именно: 1) у кротов из Ивделя по сравнению с кротами из Тирлянска основная длина черепа увеличивается на 2%, длина задней ступни на 4%; 2) у кротов из Ревды по сравнению с кротами из Тирлянска вес тела увеличивается на 1%, длина тела на 3%, основная длина черепа на 2%, длина хвоста, измеренная на тушке, на 5%; длина задней ступни не изменяется.

По признаку «общая длина черепа» исследованных кротов можно разбить на четкие две группы: 1) кроты из Тирлянска (Южный Урал) и Нязепетровска (Средний Урал): M = 36,40 и 36,42 *мм*; 2) кроты из Ревды (Средний Урал) и Ивделя (Средний Урал): M = 37,02 и 37,33 *мм*, причем разница между группами статистически реальна [1].

Ширина носовой части черепа под клыками больше у кротов из Ревды (M = 5,14 *мм*), в остальных районах Урала меньше (M = 4,94 и 4,99 *мм*). Самый высокий череп — у кротов из Ивделя (M = 11,14 *мм*).

Аномалии числа зубов у кротов мы специально не изучали, но Штейн (Stein, 1963), обработав более 8 тыс. кротов, в том числе и уральских, заключает, что олигодентия нижней челюсти чаще встречается в восточных частях ареала, полидентия же в СССР не найдена.

Отмеченная выше тенденция к уменьшению опушенной части хвоста у кротов более северных районов может служить некоторым подтверждением применимости правила Аллена к данному виду на Урале. Кроме того, южные кроты мельче северных, т. е. здесь мы наблюдаем географическую изменчивость, идущую по правилу Бергмана. Но при сравнении результатов наших исследований с данными В. Н. Скалона и В. В. Раевского (1940) о мелком кроте из Кондо-Сосьвинского заповедника, которого они выделили в особый подвид, правило Бергмана уже неприложимо.

В связи с этим следует указать на характер географических изменений у обыкновенного крота и в других частях его ареала. Известно, что от Московской обл. на восток и на юг (Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944) размеры кротов увеличиваются. По нашим данным, и на запад. Если характер изменчивости кротов в направлении на восток подтверждает правило Бергмана, то в направлении на запад и на юг — явно ему противоречит.

Любопытна и такая особенность изменений у крота: если длину тела (126 *мм*) и общую длину черепа (35 *мм*) крота из Московской обл. (Огнев,

[1] Расстояние между названными пунктами такое: Тирлянск — Нязепетровск 230 *км*, Нязепетровск — Ревда 130 *км*, Ревда — Ивдель 350 *км*, Ивдель — Тирлянск 700 *км*.

1928) [1] принять за 100%, то к востоку показатели изменяются следующим образом:

Татария (Башкиров, Жарков, 1934)

Длина тела крота (135 *мм*)	107 %
Общая длина черепа (36,9 *мм*)	105,4 %

Средний Урал (Ревда)

Длина тела крота (148,6 *мм*)	118,0 %
Общая длина черепа (37,0 *мм*)	105,7 %

При увеличении общих размеров тела длина туловища изменяется сильнее, чем длина черепа.

Половой диморфизм. Так как географические изменения кротов не всегда одинаково выражены у самцов и самок, мы сочли необходимым проанализировать степень выраженности полового диморфизма.

Самцы и самки отличаются по большинству изученных признаков. Половой диморфизм выражается и в разной интенсивности рыжевато-золотистой окраски меха на нижней стороне тела, и в неодинаковых размерах тела или его частей, и в разных соотношениях между частями или органами тела. Есть и половые различия в поведении. В табл. 3 приведены некоторые средние показатели взрослых самцов и самок кротов из Ревдинского р-на (Средний Урал).

Таблица 3

Половой диморфизм взрослых кротов из Ревдинского района

Показатель	Самцы		Самки		Показатель самок в % от показателя самцов
	n	$M \pm m$	*n*	$M \pm m$	
Вес тела, *г*	80	103,4±1,2	9	80,6±1,43	77
Длина тела, *мм*	154	144,2±0,37	32	131,6±0,86	91
» задней ступни, *мм* . . .	155	20,17±0,05	35	18,4±0,08	91
» передней ступни, *мм* . .	156	19,6±0,03	36	17,8±0,13	90
Ширина передней ступни, *мм* .	156	18,9±0,05	36	16,5±0,14	87
Длина × ширина передней ступни, *мм*	156	373,1±1,7	36	292,5	79
Длина среднего когтя передней лапы, *мм*	157	7,97±0,04	35	7,68±0,07	96,6

Примечание. В Белорецком районе средний вес взрослых самок 80,15 *г*.

По всем показателям между самцами и самками существует статистически достоверная разница. Вес самок на Южном и Среднем Урале почти одинаков, между тем как самцы по весу явно отличаются (для взвешивания отбирались самки без молочных желез или только с их следами). Таким образом, разница между кротами из этих частей Урала существует только у самцов.

Вес самки составляет 77% от веса самца. Половые различия в длине тела, задней и передней ступни почти одинаковы — показатели самок составляют 90—91% соответствующих показателей самцов. Ширина передней ступни у самок составляет 87%, а произведение длины на ширину только 79% соответствующих показателей самцов. Это значит, что передние лапы самцов не только абсолютно, но и относительно шире лап самок.

[1] Опубликованные недавно К. Я. Фатеевым (1962) материалы по изменчивости кротов Костромской обл. не могут быть, к сожалению, использованы из-за явных ошибок: например, длину тела местных кротов он указывает равной 190 *мм* (без хвоста); этот автор, взяв пробу кротов из популяций в первой половине июля, когда в ней преобладает молодняк, не выделяет отдельно взрослых и молодых особей.

Наименьшая разница имеется между длиной среднего когтя передней лапы: если у самцов длину принять за 100%, то у самок она составит 96,6%. Такая разница может быть объяснена тем, что самки меньше роют, особенно в период размножения, поэтому у них когти меньше стачиваются.

Для сравнения здесь уместно привести данные о длине среднего когтя у молодых особей: в июне средняя длина у самцов равна 7,17 *мм* (100%), у самок — 6,72 *мм* (94%), в октябре — соответственно 7,53 (100%) и 7,46 *мм* (99%). Если у июньских кротов эта разница объясняется наследственно закрепленными различиями между полами, то позже выступают моменты разной роющей деятельности самцов и самок.

Размеры глаз у крота малы: 0,8—1,0 *мм* в диаметре. Указание Жоффруа Сент-Илера (по Огневу, 1928) на большую разницу в величине глаз у молодых и взрослых кротов и постепенное уменьшение их в онтогенезе не подтверждается, что нами уже было отмечено (Павлинин, 1947, 1950). Мы указывали, что глаза у плодов пропорционально меньше глаз взрослых особей. Недавно к такому же выводу после тщательных исследований пришла З. А. Соколова (1962).

Считается, что насекомоядные являются наиболее прямыми потомками примитивных плацентарных, у которых глаза были большими (Ромер, 1939). Согласно же биогенетическому закону, должна быть иная картина, чем имеет место на самом деле, т. е. глаза у плодов крупнее, чем у взрослых особей (как и полагал Ж. Сент-Илер). Как объяснить это противоречие? Развитие глаза в онтогенезе или не отражает филогению вида, или у предков крота глаза большими не были и никакой редукции их величины не произошло. Небольшие глаза у крота еще не указывают на потерю зрения: у плывущих и двигающихся по норам зверьков глаза открыты. Можно ожидать, что специальные исследования дадут новые сведения о специфике зрения у млекопитающих, ведущих подземный образ жизни, и представят несомненный интерес (Соколова, 1962а).

Интерьерные признаки. Метод морфо-физиологических индикаторов, предложенный С. С. Шварцем (1960), дает возможность отметить несравненно больший диапазон изменчивости организмов, чем изучение только одних внешних морфологических признаков. В табл. 4 показаны данные по относительному весу некоторых внутренних органов среднеуральских кротов.

Таблица 4

Относительный вес некоторых внутренних органов среднеуральских кротов, ‰

Пол	Возраст	Сердце	Печень	Почка (левая)	Селезенка	Легкие	Мозг	*n*
Самцы	Взрослые	5,2—9,3	34—60	3,9—5,5	4,0—8,8	10,0—21,0	—	15
Самки	»	6,5—8,3	48—51	4,9—5,5	5,3—6,0	13,0—15,0	12,4	5
Самцы	Молодые	6,3—7,6	35* —60	3,8—5,1	0,8—2,4	11,0—19,0	—	2—4
Самки	»	7,2	34* —81	5,5	5,2	15,0	19,3	1—4

* Минимальные величины относятся к кротам-хромистам.

Нам особо хотелось бы подчеркнуть большую разницу в весе мозга у взрослых и молодых особей. Взрослая кормящая самка, пойманная 15 июля, имела длину тела 138 *мм*, вес тела без млечной железы 85,9 *г* (вес последней 5,6 *г*), вес мозга: абсолютный — 1,07 *г*, относительный — 12,4‰. Молодая самка в возрасте 1,5—2 месяцев, пойманная в тот же день и там же, имела длину тела 131 *мм*, вес тела 58 *г*, вес мозга абсолютный — 1,12 *г*, относительный — 19,3‰. Следовательно, у молодой особи вес мозга и абсолютно и относительно больше, чем у взрослой.

Ряд индексов уральских кротов выше, чем у кротов Подмосковья. Так, по П. А. Коржуеву и Т. И. Корецкой (1962), индексы сердца и печени подмосковных кротов равны соответственно 6,5 и 44‰, а у уральских — 9,3 и 81‰.

Длина кишечника (в *см*) у взрослых самцов составляет 130—158, у взрослых самок 124—182, у самки в возрасте 1,5—2 месяцев — 125, у самки в возрасте 6—7 месяцев — 147 и у самца в этом же возрасте — 115. Высокий показатель отношения длины тела к длине кишечника (примерно 1 : 10) у крота указывает на адаптацию его пищеварительной системы к перевариванию большого количества пищи и на высокий уровень метаболизма у него (известна и другая зависимость: чем малокалорийнее корм, тем длиннее кишечник).

Йодное число жира. Исследован подкожный жир молодых кротов в возрасте 1,5—2 месяцев, отловленных в середине июля в Шалинском р-не Свердловской обл. Так как на одном кроте жира немного, для анализа был взят сборный жир 17 самок и 15 самцов. Йодное число у самок равно 47,4, у самцов — 52,0, т. е. невысокое. Ниже, чем, например, у таких видов, как соболь, черный хорь, европейская и американская норки (Госен, 1941; Павлинин, 1962).

Содержание витамина *А*. Содержание витамина *А* колеблется; в мае у большинства особей витамина меньше, что, по-видимому, связано с периодом интенсивного размножения; у молодых кротов, только что покинувших материнское гнездо, витамина меньше, чем осенью. Количество этого витамина в 1 *г* печени у уральских кротов показано в табл. 5.

Таблица 5

Содержание витамина *А* в 1 *г* печени кротов, *мг* %

Место и время добычи	Взрослые						Молодые					
	Самцы			Самки			Самцы			Самки		
	среднее	размах	*n*	среднее	размах	*n*	среднее	размах	*n*	среднее	размах	*n*
Шалинский район, ст. Унь, 12—16 июля 1957 г.	19,9	6,0—69,0	5	15,9	3,6—63,5	6	—	0,8—2,2	2	—	0,9—2,4	2
Шалинский район, ст. Шаля, 23—25 мая 1962 г.	10,3	Следы — 36,4	13	—	6,7	1	—	—	—	—	—	—
Красновишерский район, р. Велс, 13—14 ноября 1957 г.	—	—	—	—	—	—	—	4,6	1	—	3,5	1

В мышцах кротов витамин не обнаружен, в содержимом желудка и кишечника найдены его следы; не найден он и в дождевых червях. Крот способен синтезировать витамин *А*.

У взрослых уральских кротов количество витамина *А* оказалось меньше, чем у кротов Подмосковья,— от 20 до 40 *мг*% (Соколова, 1962) [1].

НЕКОТОРЫЕ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

Поскольку неизвестно, какое соотношение между отдельными видами лейкоцитов у кротов является «средней нормой» и каковы отклонения при действии разных факторов, мы приведем лишь лейкоцитарную формулу

[1] Правда, этот автор не указывает пол и число исследованных зверьков и время их добычи.

крови кротов разного возраста и пола из Среднего и Южного Урала[1]. По содержанию некоторых форм лейкоцитов кровь крота схожа с кровью человека.

У человека базофилы составляют 0,5—1,0, а эозинофилы 1—4% (Руководство по клиническим лабораторным исследованиям, 1964), мало их и у крота; в нормальной крови человека мало и моноцитов (Коштоянц, 1950), немного их и у крота.

Диаметр эритроцитов варьировал следующим образом: Средний Урал — у взрослых самцов 5,6 *мк*, молодых самцов ($n = 7$) $M = 5{,}2$ *мк*, лимит 5,6—6,4 *мк*; у молодых самок ($n = 5$) $M = 6{,}0$ *мк*, лимит 5,6—6,6 *мк*; Южный Урал — у молодых самцов ($n = 4$) и самок ($n = 9$) соответственно $M = 5{,}8$ (5,6—6,5) *мк* и 5,7 (5,5—6,2) *мк*. Разницы между этими величинами практически нет.

Таблица 6

Лейкоцитарная формула крови кротов разного возраста и пола

Район	Время сбора	Возраст и пол	n	Сегменты		Палочки		Лимфоциты		Моноциты		Базофилы		Эозинофилы	
				M	лимиты	*M*	лимиты	*M*	лимиты	*M*	лимиты	*M*	лимиты	*M*	лимиты
Средний Урал	23/VI—11/VII	Взрослые самцы	13	73,2	53—86	2,5	0,7	22,3	7—44	3,8	0—12	0,2	1—1	0,2	1—1
	21/V—12/VI	Взрослые самки	2	56,5	54—59	9,5	2—17	26	11—41	8	3—13	—	—	—	—
	10/VII—12/VIII	Молодые самцы	12	30,1	17—53	0,8	1—4	58	29—78	10,9	0—31	—	—	0,2	1—1
	9/VII—10/VIII	Молодые самцы	10	38,4	8—73	1,5	0—4	50,8	18—88	6,0	2—19	0,2	1—1	0,1	1
Южный Урал	23—29/VI	Взрослые самцы	4	43,2	21—57	1,5	0—3	40	26—74	15,2	2—25	—	—	—	—
	27/VI	Взрослые самки	1	—	58	—	2	—	25	—	14	—	—	—	1
	28/VI—4/VII	Молодые самцы	5	37	18—66	—	0,1	55	30—74	7,4	0—23	—	—	0,4	1—1
	25/VI—5/VII	Молодые самки	28	17,5	0—51	1,5	0,25	70,1	38—92	11,3	1—50	0,04	1	0,1	1—2

У кротов отмечена высокая концентрация гемоглобина: у молодой самки с западного склона Уральского хребта (р. Велс) в ноябре его было 136%, у молодого самца в это же время и из тех же угодий — 115% (по Сали). Такую же картину отмечали и П. А. Коржуев и Т. И. Корецкая (1962).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

От уральского подвида обыкновенного крота *Talpa europaea uralensis* Ognev (1928) обский *T. e. obensis* Scalon et Rajevsky (1940) отличается сравнительно мелкими размерами тела и черепа и особенностями строения верхних резцов, а зауральский *T. e. transuralensis* Stroganov (1956) — наличием талона и зачаточного гипоконуса у четвертого верхнего предкоренного зуба.

Не вдаваясь в детали систематики европейского крота, которая вслед за С. У. Строгановым (1948) вновь пересмотрена Штейном (1960, 1963а), мы хотели бы заметить только следующее: описание *T. e. uralensis*, сделанное С. И. Огневым, не отражает всех морфологических особенностей этих животных на Урале. Внутри этого подвида существует выраженная

[1] Подсчет по нашей просьбе сделан гематологом Н. Е. Афанасьевой.

дифференциация, что дает возможность охарактеризовать разные популяции уральского крота.

Строганов (1957), имея в своем распоряжении 21 крота из бассейна р. Демьянки, долины нижнего течения рек Иртыша, Конды, Тавды и Тобола, в ареал зауральского обыкновенного крота включает восточные склоны Южного и Среднего Урала, бассейн р. Конды и т. д. Средний, а тем более Южный Урал указаны ошибочно, так как здесь распространен иной подвид крота. По размерам тела оба подвида крота из Зауралья мельче уральского, а ареалы их соседствуют (южноуральские кроты, как мы указывали раньше, мельче среднеуральских, но крупнее зауральских).

Эти мелкие формы обитают на территории бывшего оледенения, куда кроты проникли в постплейстоценовое время. По мнению Штейна (1960), в послеледниковый период кроты расселились из трех рефугиев: с Пиренейского, Балканского и Апеннинского полуостровов и из юго-западной Сибири. Нам кажется, что таким рефугием для крота, как и для ряда других животных, был и Южный Урал. Поэтому кроты северного Зауралья могли быть выходцами и отсюда, а измельчание их потомков — явление вторичное, результат существования в пессимальных условиях. Но зауральские подвиды отличаются и другими признаками, на что мы указывали выше. Еще больше они отличаются от сибирских кротов.

Морфологические особенности зауральских подвидов обыкновенного крота можно объяснять по-разному: или это изменившиеся в послеледниковый период потомки уральских кротов (в таком случае мы можем судить о примерном возрасте двух подвидов), или здесь существуют формы, исторически не связанные ни с уральскими, ни с сибирскими кротами. Вывод В. Н. Скалона и В. В. Раевского (1940) о том, что обская форма является связующим звеном между европейским и алтайским (сибирским) кротами, едва ли соответствует действительности.

Накопление массового материала по внутривидовой изменчивости урало-обско-иртышских кротов даст возможность объективно уточнить и внутривидовую дифференциацию, и ареалы отдельных форм. Исследования Штейна (1960, 1963а) по систематике европейского крота, естественно, не затрагивают всех интересующих нас вопросов, имеющих преимущественно локальный характер.

У крота географическая изменчивость ряда признаков проявляется только у самцов, у самок же эти признаки остаются практически одинаковыми. Крот в этом отношении не является исключением, так как аналогичная закономерность наблюдается и у других млекопитающих, например у соболя (Павлинин, 1963).

SOME DATA ON THE MORPHO-PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE URAL COMMON MOLE

V. N. Pavlinin

Summary

The paper deals with the following characters of the mole: length and breadth of hair, fur color, aberrative variability, geographical variability of body, tail, foot, scull dimensions, sexual dimorphism (it is noted in particular that the variability of several characters proceeds in such a way that changes occur only in males whereas in female moles the compared characters remain practically the same), interior characters: iodine number of fat; vitamin A content; some hematogic indices (leucocytic formula, diameter of erythrocytes, hemoglobin level). Finally the taxonomic position and the justifiability of an intraspecific taxonomy of Ural moles (*Talpa europaea uralensis* Ognev) are discussed.

ЛИТЕРАТУРА

Башкиров И. С., Жарков И. В. 1934. Биология и промысел крота в Татарии.— Работы Верхне-Камской зональной охотн.-промысл. биол. станции, вып. 3. Казань.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. 1944. Определитель млекопитающих СССР. М., изд-во «Советская наука».

Гоосен П. 1941. Главнейшие константы жира некоторых пушных зверей.— Труды Московского зоотехн. ин-та, т. 1. М., «Международная книга».

Коржуев П. А., Корецкая Т. И. 1962. Эколого-физиологические особенности крови землероек и кротов.— Труды Ин-та морфологии животных АН СССР им. А. Н. Северцова, вып. 41.

Коштоянц Х. С. 1950. Основы сравнительной физиологии, изд. 2, т. 1. Изд-во АН СССР.

Огнев С. И. 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Насекомоядные и рукокрылые, т. 1. М., «Главнаука».

Охотина М. В. 1962. Строение и линька волосяного покрова уссурийского крота. Проблемы зоологических исследований в Сибири. Материалы Второго совещания зоологов Сибири (тезисы докладов). Горно-Алтайск.

Павлинин В. Н. 1947. Морфо-физиологическая изменчивость кротов Урала в сравнительном возрастном, половом, сезонном и географическом разрезе. Реферат доклада на сессии Ин-та биологии УФАН СССР по проблеме возрастной оценки организмов (30/XI—4/XII 1946 г.). Свердловск.

Павлинин В. Н. 1948. Материалы по кольцеванию крота на Урале.— Зоол. ж., т. 27, вып. 6.

Павлинин В. Н. 1949. Новые способы промысла крота. М., Заготиздат.

Павлинин В. Н. 1949а. О продолжительности жизни крота в естественных условиях по данным кольцевания.— Природа, № 12.

Павлинин В. Н. 1950. Биологические основы промысла крота на Урале. Канд. дисс. Свердловск.

Павлинин В. Н. 1956. Размножение и сроки промысла крота на Урале.— Зоол. ж., т. 35, вып. 4.

Павлинин В. Н. 1959. Заметки по питанию уральского крота.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 64, вып. 2 .

Павлинин В. Н. 1962. Материалы по изменчивости американской норки на Урале.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск.

Павлинин В. Н. 1963. Тобольский соболь (ареал, очерк морфологии, проблема межвидовой гибридизации).— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 34. Свердловск.

Ромер А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных. М., Изд-во научно-техн. нефтяной и горнотопливной литературы.

Руководство по клиническим лабораторным исследованиям. 1964. Под ред. Е. А. Кост и Л. Г. Смирнова. Медгиз.

Скалон В. Н., Раевский В. В. 1940. Новые формы млекопитающих из Кондо-Сосьвинского заповедника.— Научно-метод. записки, вып. 7. М., Изд. Главн. управления по заповедникам.

Соколова З. А. 1962. Развитие глаза крота обыкновенного (*Talpa europaea* L.) во внутриутробном периоде.— Вестник МГУ, серия VI, № 4.

Соколова З. А. 1962а. Приспособительные особенности строения глаза насекомоядных в связи с роющим образом жизни.— Журнал общей биологии, т. 23, № 2.

Строганов С. У. 1948. Систематика кротовых (Talpidae).— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 8, вып. 2.

Строганов С. У. 1956. Материалы по систематике сибирских млекопитающих.— Труды Биол. ин-та Зап.-Сиб. фил. АН СССР, вып. 1, зоологический.

Строганов С. У. 1957. Звери Сибири. Насекомоядные. Изд-во АН СССР.

Фатеев К. Я. 1962. Изменчивость внутренних органов европейского крота.— Зоол. ж., т. 41, вып. 11.

Чернявская С. И. 1959. Млекопитающие заповедника «Денежкин Камень».— Труды заповедника «Денежкин Камень», вып. 1. Свердловск.

Шварц С. С. 1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14. Свердловск.

Husson A. M., van W. C. Heurn 1959. Kleurverscheidenheden von de mol, *Talpa europaea* L., in Nederland waargenommen.— Zool. bijdr., N 4.

Stein G. H. W. 1960. Schadelallometrien und Systematik bei altweltlichen Maulwürfen (Talpinae).— Mitt. Zool. Museum Berlin, **36**, H. 1.

Stein G. H. W. 1963. Unterartengliederung und nacheiszeitliche Ausbreitung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L.— Mitt. Zool. Museum Berlin, **39**, H. 2.

Stein G. H. W. 1963a. Anomalien der Zahnzahl und ihre geographische Variabilität bei Insectivoren. 1. Maulwurf, *Talpa europaea* L.— Mitt. Zool. Museum Berlin, **39**, H. 3.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

СЕЗОННЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕСА ЗОБНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У ГРЫЗУНОВ

В. Г. Оленев

Представления о роли тимуса обычно связываются со стимуляцией энергетических процессов в растущем организме. Известно, что тимус стимулирует обмен кальция в скелете, влияет на развитие половых желез, участвует в обмене нуклеопротеидов и что удаление тимуса приводит к остановке общего развития и роста скелета (Немилов, 1938; Пузик, 1951; Дель, 1953; Заварзин, Щелкунов, 1954; Harms, 1948; Ballonig, 1955). Известные опыты К. И. Пархона (1959) показали, что под влиянием экстрактов тимуса активизируется тканевый обмен и наблюдаются признаки омоложения у очень старых животных. Имеются данные, указывающие на зависимость функций тимуса от условий окружающей среды и физиологического состояния организма животных; например, зависимость веса зобной железы серебристо-черных лисиц от условий содержания, кормления и общего состояния организма (Вальтер, 1957) вплоть до полной его инволюции у молодых животных при голодании (Соколов, 1910). Инволюция тимуса отмечена при недостатке белка или витаминов в пище (Кожуховский, 1956), при авитаминозах, травмах, голоде, повышении температуры среды (Георгиевский, 1959; Korg, 1957). Снижение веса тимуса у цыплят после перенесенного кокцидиоза наблюдала А. Ф. Петрова (1955). А. Е. Добрынина (1954), Б. М. Тихомиров (1955), Л. А. Зубарева и З. М. Снитковская (1958) отмечали, что помесные куры, отличающиеся большой жизнеспособностью и скоростью роста, обладают и лучше развитым тимусом; цыплята, у которых в суточном возрасте тимус не развит, гибнут в 10 раз больше, чем те, у которых он развит.

У крыс тимус наиболее развит у новорожденных, наименее — у беременных и кормящих крыс (Browman, Sears, 1956). Максимальный объем тимуса у крыс отмечен в мае — июле, а минимальный в декабре — феврале. Упомянутые авторы полагают, что свет стимулирует развитие тимуса. Отмечено также влияние тимуса на срок наступления течки у крыс (Halfpap, Witt, 1957).

Экспериментальные данные свидетельствуют, что наибольшая активность тимуса проявляется в период роста и развития молодых животных, а сам тимус находится под контролем среды. Изменения условий среды вызывают изменения в состоянии тимуса (Акиев, Волгина, 1959; Bazan, 1952, 1961). Этим по существу и ограничиваются данные о сезонных изменениях веса тимуса.

При изучении возрастных и сезонных особенностей популяций грызунов тимус имеет очень большое значение в связи с коротким сроком их

Относительный вес тимуса грызунов и землероек

Вид	Весовая группа (по весу тела), г	Январь		Февраль		Март		Апрель		Май		Июнь	
		n	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты
Полевая мышь	До 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2,00
	10—15	—	—	—	—	1	1,62	10	0,60 0—1,31	—	—	4	1,29 0,95—1,53
	15—20	—	—	—	—	1	0,63	15	0,33 0—0,93	1	0,41	9	1,13 0,59—2,23
	20—25	—	—	—	—	—	—	5	0,33 0—0,81	4	0,12 0—0,48	17	0,43 0,08—1,32
	Более 25	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	7	0,02 0—0,11
Лесная мышь	До 10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2,04
	10—15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	1,77 0,71—2,87
	15—20	—	—	—	—	2	0,42 0,26—0,59	5	0,66 0,46—0,97	—	—	10	1,34 0,64—2,18
	20—25	—	—	—	—	—	—	16	0,44 0—1,00	8	0,40 0—1,21	4	0,08 0—0,32
	Более 25	—	—	—	—	—	—	9	0,31 0—0,74	2	0,57 0,49—0,66	2	0,09 0—0,18
Обыкновенная полевка	10—15	—	—	—	—	—	—	2	0,24 0,15—0,33	—	—	5	3,02 1,82—4,17
	15—20	—	—	2	1,36 0,35—2,37	—	—	14	0,53 0,17—1,38	2	1,30 1,25—1,36	2	1,91 1,73—2,10
	20—25	—	—	5	1,41 0,13—2,84	—	—	12	0,51 0,27—1,10	—	—	1	2,66 *
	Более 25	—	—	1	1,77	—	—	4	0,17 0—0,29	1	0,30	5	0,49 0,21—1,10
Рыжая полевка	10—15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1,87 1,80—1,95
	15—20	—	—	9	0,04 0—0,32	3	0,43 0—0,70	8	0,62 0,32—1,00	—	—	3	3,00 2,17—3,90
	20—25	—	—	3	0	—	—	5	0,35 0,25—0,43	—	—	6	1,25 0,57—2,33
	Более 25	—	—	1	0	—	—	12	0,08 0—0,28	—	—	7	0,23 0—0,65
Обыкновенная бурозубка	Взрослые	3	0,14 0—0,42	17	0,07 0—0,35	1	0	6	0,31 0,16—0,76	4	0,24 0,12—0,44	5	0,14 0,06—0,21
	Молодые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	7,62 5,60—10,30
Малая бурозубка		1	0	7	0	3	0,32 0—0,45	—	—	—	—	—	—

* Вес тела менее 10 г.

Таблица 1

(в *мг* на 1 *г* веса тела, средние данные за 1957—1961 гг.)

Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Ноябрь		Декабрь	
n	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты
1	2,50	1	1,23	10	1,81 1,10—3,14	7	1,18 1,32—2,22	2	1,27 0,92—1,63	—	—
1	2,48	34	1,88 0,88—3,06	183	1,55 0,42—3,32	118	1,43 0,17—3,40	12	1,09 0,65—1,64	2	0,55 0,53—0,57
4	1,50 1,04—1,55	22	1,57 0,25—2,43	40	1,12 0,36—2,87	22	1,02 0,35—2,10	4	0,93 0,69—1,32	—	—
5	0,68 0,22—1,64	9	0,64 0—1,47	18	0,43 0—1,34	4	0,60 0,26—0,97	—	—	—	—
10	0,35 0,12—0,82	7	0,15 0—0,36	12	0,25 0—0,51	1	0,79	—	—	—	—
—	—	1	1,60	2	2,35 1,39—3,30	—	—	—	—	—	—
2	1,57 1,14—1,99	3	2,18 1,86—2,55	10	1,32 0,76—1,85	15	1,52 0,82—2,80	5	0,97 0,60—1,15	—	—
—	—	7	1,23 0,25—2,00	15	1,31 0,83—2,40	15	1,17 0,52—1,96	11	0,91 0,40—1,61	1	1,36
1	0,94	4	0,29 0—0,53	1	0,47	2	0,91 0,48—1,34	1	0,29	—	—
—	—	1	0	1	0	—	—	—	—	—	—
—	—	2	2,32 2,0—2,64	3	1,80 1,30—2,10	5	1,42 1,00—2,00	4	1,10 0,36—2,07	1	0,60
—	—	5	2,07 1,64—2,34	—	—	11	1,72 0—1,84	9	1,57 0,77—4,57	1	3,23*
—	—	2	0,93 0,44—1,43	2	1,08 0,77—1,40	6	0,85 0,35—1,57	7	1,00 0,33—1,45	—	—
1	0,30	5	0,76 0,34—1,64	3	0,47 0,24—0,62	2	0,59 0,41—0,77	1	0,30	—	—
—	—	5	2,71 1,10—3,76	4	2,40 1,34—2,55	8 8	1,41 0,94—1,97	1	1,81	1	1,06
3	1,93 0,94—3,50	24	2,54 0,94—4,11	20	2,89 1,59—4,56	46	1,27 0—3,07	23	1,0 0,66—1,50	—	—
1	0,56	9	0,42 0—1,16	7	0,63 0,08—2,00	7	0,50 0—3,56	7	0,76 0,19—1,43	—	—
—	—	4	0,33 0—0,91	2	0,30 0,30—0,31	1	0	1	0,69	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	2,55 1,52—2,88	6	3,13 0,40—4,64	16	1,13 0,16—5,50	26	0,24 0—0,98	6	0,25 0—0,47	1	0,36
—	—	—	—	—	—	3	0,23 0,17—0,31			—	—

жизни, так как основную часть популяций составляют молодые животные, в жизни которых роль тимуса особенно велика.

Анализ состояния тимуса произведен у полевых и лесных мышей, рыжих и обыкновенных полевок и у некоторых других видов грызунов и землероек (*S. araneus* L. и *S. minutus* L.) — всего у 1264 особей (табл. 1), добытых в Свердловской обл. с 1957 по 1962 гг. Грызунов ежегодно добывали в одном и том же месте.

Таблица 2

Абсолютный и относительный вес тимуса полевых мышей разного веса (сентябрь 1958 г.)

Показатель	Весовая группа мышей, *г*									
	До 10		10—15		15—20		20—25		Более 25	
	n	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты	*n*	*M* и лимиты
Абсолютный вес тимуса, *мг*...	8	16,3 (11—27)	183	19,8 (5—44)	40	18,8 (7—44)	18	10,0 (0—31)	12	6,8 (0—13)
Относительный вес тимуса (в *мг* на 1 *г* веса тела)	8	1,81 (1,1—3,14)	183	1,52 (0,42—3,45)	40	1,12 (0,36—2,87)	18	0,43 (0—1,34)	12	0,25 (0—0,51)

Общие закономерности сезонных и возрастных изменений тимуса у перечисленных видов грызунов сходны. Поэтому эти закономерности иллюстрируются конкретными примерами на разных видах грызунов, в зависимости от полноты материала. Грызуны распределены по весовым группам с пятиграммовой разницей в весе их тела. Более дробное деление животных по весу дает более четкое представление о закономерности (рис. 1), но менее удобно, громоздко. Существенной разницы в размерах тимуса у самцов и самок не установлено, поэтому при рассмотрении материала пол животных не учитывается.

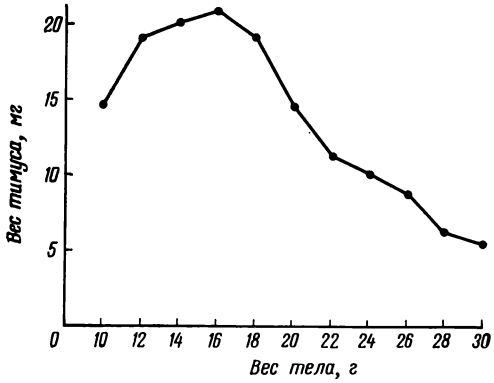

Рис. 1. Абсолютный вес тимуса у полевых мышей разного веса (сентябрь 1958 г.)

Прежде всего следует обратить внимание на то, что изменения абсолютного и относительного веса тимуса неодинаковы. Относительный вес тимуса связан с весом тела всегда обратной корреляцией. Абсолютный вес тимуса в начале постэмбриональной жизни грызунов увеличивается параллельно весу тела (у полевых мышей, например, до достижения ими в сентябре веса 16 *г*, т. е. до состояния subadultus; см. табл. 1, 2, рис. 1).

Увеличение тимуса в начальный период жизни мышей, характеризующийся наибольшей скоростью роста, и совпадение наибольшего веса тимуса с этим периодом, а также уменьшение и даже исчезновение ти-

муса, по мере того как животное достигает максимальных размеров, свидетельствуют о прямой связи размеров тимуса с ростом животного.

Относительный вес тимуса с рождения животного уменьшается непрерывно даже при увеличении его абсолютного веса[1]. В период утробной жизни, наоборот, вес тимуса увеличивается быстрее веса тела в 3—5 раз (Latimer, 1952). По-видимому, величина тимуса отражает и интенсивность роста животных. Так, в первую половину лета, когда молодые грызуны растут и развиваются наиболее интенсивно, они имеют и больший тимус (при сравнении животных равного веса), а в конце лета и осенью, когда темпы роста замедляются, уменьшаются и размеры тимуса (рис. 2). Кроме того, в первые 3—4 недели после рождения вес мышей и полевок увеличивается в 5—7 раз, что соответствует периоду наибольших размеров тимуса. В следующий месяц темпы роста замедляются. За второй месяц жизни масса их тела увеличивается в среднем вдвое, что совпадает с уменьшением и абсолютного и относительного веса тимуса.

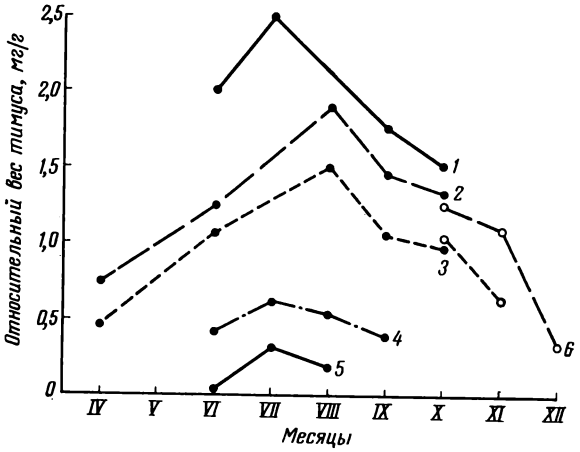

Рис. 2. Сезонные изменения относительного веса тимуса у полевых мышей в 1958 г.

Вес тела: *1* — до 10 *г*; *2*—10—15 *г*; *3* — 15—20 *г*; *4*—20—25 *г*; *5* — больше 25 *г*; *6* — показатели 1957 г.

Индивидуальная изменчивость размеров тимуса в каждой весовой группе грызунов очень велика, что связано с широкой вариабельностью предельных размеров, которых достигают отдельные животные (20—40 *г*), и индивидуальной скоростью их роста. Очевидно, маленький тимус в низших весовых группах присущ животным, которые не достигают больших размеров или медленно растут. Проверить это, однако, можно только в экспериментальных условиях.

Известно, что мыши продолжают расти и после того, как достигнут веса 16 *г*, т. е. после начала инволюции тимуса. Это свидетельствует о том, что тимус функционирует как в период увеличения его веса, так и в период инволюции. Эти наблюдения делают понятным энергичный рост грызунов после полового созревания и размножения.

У отдельных особей инволюция тимуса может задерживаться: встречаются самки со значительным тимусом при второй и даже третьей беременности. Так, у самки полевой мыши весом 27,3 *г*, имевшей три беременности, относительный вес тимуса был равен 0,11‰; у самки весом 23,1 *г*, имевшей четыре беременности, относительный вес тимуса был 0,26‰, тогда как обычно у мышей такого возраста тимус исчезает. У молодой беременной самки полевой мыши весом 18,1 *г* относительный вес тимуса был равен 2,23‰, тогда как средний относительный вес для этой весовой группы составляет 1,4‰, а у отдельных особей снижается до 0,59‰. Сле-

[1] Наш материал позволяет проследить изменения веса тимуса начиная с 6-граммового веса животных.

довательно, несмотря на значительный размер и активное размножение, отдельные особи продолжают расти. Эти данные противоречат утверждению, что даже при ранней беременности тимус к концу ее исчезает (Wang-han, Simmons, 1956). Очевидно, такая закономерность не имеет всеобщего характера.

Осенью, начиная со второй половины сентября, у полевых мышей (и с незначительными отклонениями в сроках у других видов грызунов) прекращается размножение и сначала резко замедляется, а затем полностью прекращается рост. При этом рост грызунов, популяции которых в это время представлены преимущественно молодняком двух последних генераций, прекращается тогда, когда почти все они имеют небольшой вес,

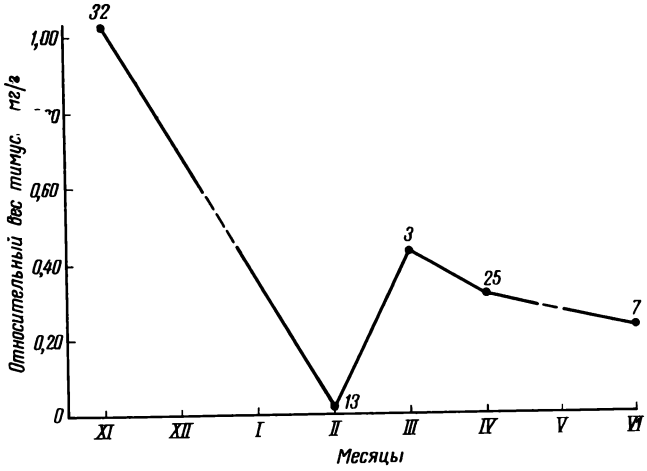

Рис. 3. Изменения относительного веса тимуса у рыжих полевок зимой (весовая группа от 15 до 20 *г*)

Цифры на кривой — число обследованных особей

который сохраняется у них до марта-апреля (см. табл. 1). Важно подчеркнуть, что это замедление и прекращение роста происходит на фоне инволюирующего тимуса. Весной у перезимовавших грызунов тимус, инволюировавший зимой до минимальных размеров, вновь увеличивается (рис. 3), но не достигает таких размеров, как у молодняка сопоставимого веса. Например, у перезимовавших самок полевых мышей в апреле при среднем весе тела 14,7 *г* относительный вес тимуса увеличился только до 0,63‰, а у молодых самок в июне при среднем весе тела 15,8 *г* был равен 1,4‰. Однако темпы роста тех и других одинаковы (Шварц и др., 1964). Осенью, наоборот, прекращение роста грызунов происходит при еще большем тимусе (см. табл. 1). Эти факты показывают, что в зависимости от возраста животных и времени года одни и те же показатели тимуса могут отражать разную интенсивность энергетических процессов, связанных с ростом грызунов. Поэтому при использовании веса тимуса как индикатора энергетических процессов нужно учитывать возраст грызунов и время года.

В физиологии принято связывать инволюцию тимуса с развитием половых желез. Наш материал дает возможность констатировать, что весенне-летний рост молодняка и особенно весенний рост перезимовавших грызунов, происходящий на фоне активного функционирования тимуса, сопровождается одновременным развитием половых желез. Аналогичный процесс происходит и при прекращении роста грызунов осенью, когда тимус и половые железы инволюируют одновременно. Интересно, что у грызунов самых последних пометов, еще растущих и не достигших зимних размеров тела, в это время растут и семенники, вес которых больше, чем

у грызунов большего веса. По окончании роста у них одновременно с тимусом, так и недоразвившись, инволюируют и семенники. Вместе с тем прямая взаимосвязь может нарушаться, когда летом выросшие грызуны размножаются, так как в это время у них половые железы функционируют активно, а тимус инволюирует. Таким образом, у грызунов развитие и инволюция тимуса и половых желез могут происходить одновременно и независимо друг от друга, во всяком случае они не всегда являются антагонистами.

Размеры тимуса, его абсолютный и относительный вес подвержены сезонной изменчивости (см. рис. 2, 3). Средний относительный и абсолютный вес тимуса у грызунов, родившихся в весенне-летний период данного года, увеличивается в первой половине лета, достигая максимума в июле. Начиная с августа эти показатели неуклонно уменьшаются. У рыжих полевок минимальный вес тимуса в феврале (рис. 3). Надо полагать, что и у других видов грызунов минимум веса тимуса должен быть в январе-феврале, так как общая динамика сезонных изменений веса тимуса у них аналогична этому явлению у рыжих полевок[1]. Сходные закономерности изменения веса тимуса есть и у землероек (см. табл. 1, 2).

Описанная закономерность сезонных изменений веса тимуса у грызунов весенне-летнего рождения (увеличение к июлю и уменьшение с августа) характерна для всех видов исследованных грызунов, для всех их весовых и возрастных групп и во все годы нашей работы. Сезонные изменения веса тимуса хорошо согласуются со скоростью роста грызунов, увеличивающейся к июлю, замедляющейся в августе, и фактическим прекращением роста в ноябре. Кроме того, осеннее уменьшение веса тимуса наиболее заметно в связи с тем, что при замедлении роста грызуны, составляющие весовые группы осенью, старше грызунов тех же весовых групп летом, а чем старше животные, тем меньше у них тимус.

Началу весеннего роста грызунов предшествует или совпадает с ним увеличение тимуса после осенне-зимней его инволюции (см. рис. 3). В марте-апреле тимус перезимовавших грызунов достигает максимальных размеров, после чего начинается вторичная инволюция, приводящая к почти полному его исчезновению при достижении грызунами максимальных размеров (табл. 3).

Вторичное весеннее увеличение размеров тимуса и вторичная весенне-летняя его инволюция (Оленев, 1961) наглядно иллюстрируют связь тимуса с процессом роста. Даже в период временного прекращения роста грызунов зимой тимус инволюирует до минимальных размеров и вновь увеличивается, когда прерванный зимой рост возобновляется.

Собственно возрастные изменения тимуса, как уже говорилось выше, состоят в уменьшении его размеров с возрастом животных. И поскольку на возрастные изменения тимуса накладывается еще и сезонная его изменчивость, то изменения веса тимуса у грызунов одного возраста, но разных генераций имеют свои особенности (табл. 4).

У грызунов первого поколения (1-я и 2-я генерации)[2] уже к месячному возрасту тимус начинает инволюировать, у двухмесячных он уменьшается в 2—5 раз, а к 3—4 месяцам вместо тимуса нередко остается только соединительная ткань. У грызунов 3-й генерации, отражая начавшееся

---

[1] Зимнего материала по тимусу у других видов грызунов мы не имеем.

[2] Термином «генерация» мы обозначаем потомство, появляющееся в разное время, очередные пометы. Термин «поколение» используется для определения степени родства животных: отсчет ведется с начала весеннего размножния, при этом прямое потомство перезимовавших — 1-я и 2-я генерации (пометы) — составляет первое поколение. Их «внуки» — потомство «детей» перезимовавших — второе поколение. В условиях Среднего Урала у грызунов за летний период появляется пять генераций, из которых 1-я и 2-я — первое поколение, 4-я и 5-я — второе, 3-я — промежуточное, так как матери этих грызунов преимущественно молодые самки, а отцы — перезимовавшие (молодые самцы достигают половой зрелости несколько позднее самок).

Таблица 3

Сезонные изменения относительного веса тимуса (в *мг* на 1 *г* веса тела) у перезимовавших грызунов и обыкновенных бурозубок
(средние за 1957—1961 гг.)

Месяц	Полевая мышь			Лесная мышь			Рыжая полевка			Обыкновенная бурозубка		
	n	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты
Ноябрь	18	1,07	0,65—1,64	17	0,88	0,29—1,15	32	1,03	0,19—2,16	6	0,25	0—0,47
Декабрь	2	0,55	0,53—0,57	1	1,36	—	1	1,06	—	1	0,36	—
Февраль	—	—	—	—	—	—	13	0,02	0—0,32	17	0,07	0—0,35
Март	2	1,12	0,63—1,62	2	0,42	0,26—0,59	3	0,43	0—0,70	1	0	—
Апрель	30	0,42	0—1,31	30	0,47	0—1,0	25	0,31	0—1,0	6	0,31	0,16—0,76
Май	6	0,15	0—0,48	10	0,44	0—1,21	—	—	—	4	0,24	0,12—0,44
Июнь	7	0,02	0—0,11	6	0,08	0—0,32	7	0,23	0—0,65	5	0,14	0,06—0,21

Таблица 4

Изменение относительного веса тимуса (в ‰) у грызунов различных генераций, но сопоставимого возраста

Вид	Возраст, месяцы	Генерации														
		1-я			2-я			3-я			4-я			5-я		
		n	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты	*n*	*M*	Лимиты
Полевая мышь	1—2	14	1,24	0,59—2,23	6	1,83	1,26—2,5	22	1,57	0,25—2,43	35	1,70	0,88—3,06	195	1,62	0,42—3,22
	2—3	15	0,46	0,12—1,64	18	0,40	0—1,47	18	0,43	0—1,34	40	1,12	0,36—2,87	147	1,36	0,17—3,40
	3—4	7	0,15	0—0,35	12	0,25	0—0,51	5	0,64	0,26—0,97	22	1,02	0,35—2,10	18	1,07	0,65—1,64
Лесная мышь	1—2	24	1,60	0,64—2,87	2	1,57	1,14—1,99	7	1,23	0,25—2,00	4	2,03	1,60—2,55	12	1,49	0,76—3,30
	2—3	1	0,94	—	5	0,23	0—0,53	1	0,47	—	15	1,31	0,83—2,40	30	1,31	0,52—2,80
	3—4	1	0	—	—	—	—	2	0,91	0,48—1,34	150	1,27	0,52—1,96	17	0,88	0,29—1,61
Рыжая полевка	1—2	5	2,55	1,80—3,90	3	1,93	0,94—3,50	24	2,54	0,94—4,11	5	2,71	1,10—3,76	4	2,4	1,34—2,55
	2—3	—	—	—	13	0,41	0—1,16	6	0,63	0,08—2,00	20	2,89	1,59—4,56	55	1,29	0—3,07
	3—4	4	0,33	0—0,91	2	0,30	0,30—0,31	8	0,43	0—3,56	46	1,27	0—3,07	32	1,03	0,19—1,81

замедление их роста, тимус инволюирует медленнее и даже у трех-четырехмесячных бывает еще значительных размеров, хотя в начальный период, до месячного возраста, они растут почти так же быстро, как и грызуны первого поколения, и имеют в этом возрасте почти такой же тимус. Грызуны второго поколения (4-я, 5-я генерации) характеризуются медленными темпами роста и не достигают размеров взрослых в год рождения. В соответствии с этой особенностью тимус у них инволюирует крайне медленно. В четырехмесячном возрасте они имеют в 3—4 раза больший тимус, чем грызуны первого поколения того же возраста.

Если в начальный период жизни грызунов размеры тимуса служат индикатором интенсивности роста, то в месячном возрасте таким индикатором является уже скорость его инволюции. В данном случае относительный вес зобной железы — индикатор интенсивности энергетических процессов, связанных с ростом, он показывает снижение ее у осенних генераций. Эта закономерность особенно хорошо выявляется при сравнении относительного веса тимуса грызунов различных генераций в возрасте свыше двух месяцев (см. табл. 4). У более молодых грызунов, довольно быстро растущих до определенного предела и осенью, тимус имеет примерно одинаковые размеры у всех генераций.

Само по себе уменьшение тимуса с возрастом животных проявляется довольно четко в каждой генерации, и поэтому размеры его можно использовать для определения возраста групп грызунов, а иногда и особей. При этом, однако, всегда необходимо учитывать время добычи, так как, например, четырехмесячные грызуны, добытые в сентябре-октябре, имеют тимус такого же веса, как месячные в июне-июле; уже в середине лета тимус у зверьков ранних генераций неотличим по размерам от тимуса перезимовавших и т. д.

А. К. Акиев и И. И. Волгина (1959) предложили пользоваться весом тимуса для определения возрастных групп песчанок. Не отрицая в принципе такой возможности, следует, однако, отметить, что этим методом можно пользоваться только с обязательным учетом сезонных изменений веса тимуса, на что упомянутые авторы не обращают внимания.

Диапазон изменчивости размеров тимуса внутри весовых групп очень большой, что затрудняет, а в случае недостаточного материала делает невозможным применение статистической обработки материала. Но сезонные и возрастные (в весовых группах) изменения тимуса настолько последовательны и закономерны, что достоверность этих изменений несомненна. Выше уже говорилось, что такая изменчивость может быть следствием большой индивидуальной изменчивости размеров грызунов и соответственно — различной скорости роста[1]. Осенью это усугубляется задержкой роста животных, что задерживает и инволюцию тимуса. Весовые группы становятся более разнородными по возрастному составу; в то время как грызуны старших возрастов имеют маленький тимус, другие зверьки таких же размеров, но более молодые, только что закончившие или заканчивающие рост, имеют еще большой тимус.

У размножающихся зимой обыкновенных полевок сезонные изменения тимуса несколько иные. В связи с тем, что эти полевки растут и размножаются зимой, у них нет зимней инволюции тимуса (см. табл. 1). У неразмножающихся групп популяции изменения тимуса аналогичны другим видам грызунов. В феврале их тимус имеет большие размеры, у некоторых особей иногда даже больше, чем в тех же группах летом, что свидетельствует о разновозрастности популяции. Это хорошо иллюстрирует вес тимуса в феврале у рыжих и обыкновенных полевок (см. табл. 1).

Обращает на себя внимание очень крупный тимус у молодых землероек. Динамика же сезонных и возрастных изменений размеров тимуса у них

[1] Что является первопричиной этого — состояние тимуса или состояние организма грызуна, влияющее на тимус,— предполагать трудно.

сходна с грызунами. К особенностям этих изменений у обыкновенных бурозубок можно отнести то, что у второй генерации тимус значительно меньше, чем у первой (см. табл. 1, лимиты июня и августа-сентября). Кроме того, инволюция его летом происходит очень быстро. В июле тимус становится меньше, чем в июне, в 4—5 раз, а еще через месяц — в 15—20 раз. В октябре тимуса у зверьков первой генерации уже нет. У перезимовавших землероек, как и у грызунов, весной возобновляется интенсивный рост, и уже к июню они увеличиваются в весе в 2—3 раза. Такой «скачок роста» (Borowsky, Dehnel, 1952), да еще на фоне интенсивного размножения происходит при относительном весе тимуса в 10—20 раз меньшем, чем у растущего молодняка. Нечто подобное наблюдается и при весеннем росте перезимовавших грызунов. Очевидно, в определенных условиях функция тимуса может значительно интенсифицироваться и без значительного увеличения его размеров.

Все вышеизложенное позволяет нам сделать следующие выводы:

1. Изменения условий существования грызунов и землероек и изменение их физиологического состояния, вызванные возрастными и весовыми особенностями, отражаются на состоянии тимуса.

2. Абсолютный вес тимуса возрастает в первый период постэмбриональной жизни грызунов до состояния subadultus, после чего масса тимуса уменьшается. Относительный вес тимуса снижается непрерывно с начала постэмбриональной жизни.

3. Поскольку рост грызунов летом продолжается и после начала уменьшения абсолютного и относительного веса тимуса, можно утверждать, что тимус летом функционирует и в период инволюции.

4. Обратная зависимость веса тимуса от веса тела и возраста грызунов так же, как и то, что у выросших или временно прекративших рост животных тимус исчезает, подтверждает, что тимус — орган растущего организма, а его величина отражает интенсивность роста.

5. Сезонная динамика возрастных изменений размеров тимуса состоит в замедлении его инволюции к осени, поэтому у зверьков старших возрастных групп осенних генераций тимус имеет размеры бо́льшие, чем у аналогичных групп весенних генераций, что хорошо согласуется с разной интенсивностью их роста.

6. Осенью у грызунов и землероек происходит инволюция тимуса у молодых, еще не выросших животных. Это имеет большой биологический смысл, так как прекращение роста и развития осеннего молодняка на весь зимний период сохраняет его до периода весеннего размножения физиологически молодым. Происходит своеобразная «консервация молодости». Остановка роста и развития сопровождается инволюцией тимуса, которая может доходить у некоторых грызунов и землероек до полной (рыжая полевка, обыкновенная и малая бурозубки).

7. Осенью складываются условия, при которых физиологическое состояние организма изменяется настолько (это может быть вызвано и антагонистической деятельностью гормональных систем), что тимус оказывается не в состоянии выполнять функции стимулятора роста.

8. Весной перезимовавшие грызуны и землеройки продолжают прерванные с осени рост и развитие. В это же время происходит восстановление и увеличение массы тимуса. По окончании весеннего роста животных (в 8—9-месячном возрасте) начинается вторичная, возрастная инволюция тимуса, оканчивающаяся в мае-июне.

9. Обыкновенные полевки, как правило, размножаются поздней осенью и зимой. В связи с этим осенней инволюции тимуса у них нет, этим популяция обыкновенных полевок качественно отличается от других обследованных нами видов грызунов.

10. Вес тимуса при анализе состояния популяций грызунов дает возможность уточнять их возрастную структуру.

SEASONAL AND AGE CHANGES OF THE WEIGHT OF THE THYMUS IN RODENTS

V. G. Olenev

Summary

It is shown that the weight of the thymus in rodents depends both on their physiological condition and the season of the year. Maixmum thymus weight is observed in similar age groups of rodents during the period of most intensive growth. In species in which growth is arrested during the winter the thymus undergoes involution, increasing comes again in spring when growth is resumed. When a young rodents reach adult size a second involution of the thymus takes place.

The weight of the thymus is one of the indices that permit to estimate the age structure of rodent populations with greater accuracy.

ЛИТЕРАТУРА

Акиев А. К., Волгина И. И. 1959. Определение условных возрастных групп у больших песчанок по весу зобной железы.— «Грызуны и борьба с ними», вып. 6.

Вальтер М. В. 1957. Изменения веса зобной железы серебристо-черных лисиц в зависимости от условий содержания и общего состояния организма.— Труды Московской вет. акад., т. 16.

Георгиевский В. И. 1959. К вопросу о физиологии и биохимии вилочковой железы. Всес. совещание по физиологии и биохимии с.-х. животных. Тезисы докладов.

Дель Т. Р. 1953. Зависимость между жизненностью цыплят и строением их зобных желез.— Уч. зап. ЛГУ, серия биол., генетика, вып. 33.

Добрынина А. Е. 1954. Отечественные породные группы кур в промышленном скрещивании. Канд. дисс. М.

Заварзин А. А., Щелкунов С. И. 1954. Руководство по гистологии. М., Медгиз.

Зубарева Л. А., Снитковская З. М. 1958. Некоторые особенности интерьера помесных кур.— Труды Ин-та генетики АН СССР, № 24.

Кожуховский И. 1956. Влияние полноценного и одностороннего зернового кормления на рост и развитие цыплят.— Сборник студенческих работ ТСХА, вып. 6.

Немилов А. В. 1938. Эндокринология. М., Сельхозгиз.

Оленев В. Г. 1961. Сезонные и возрастные изменения зобной железы у грызунов.— Первое Всес. совещание по млекопитающим. Тезисы докладов, ч. 2. М.

Пархон К. И. 1959. Возрастная биология. ИЛ.

Петрова А. Ф. 1955. Вывод цыплят в ранние сроки как метод повышения продуктивности и племенных качеств кур. Автореф. канд. дисс. Загорск.

Пузик В. И. 1951. Возрастная морфология желез внутренней секреции у человека. М., Изд-во Акад. пед. наук РСФСР.

Соколов Д. М. 1910. Thymus у человека. Практическая медицина. СПб.

Тихомиров Б. М. 1955. Определение конституции и жизнестойкости цыпленка однодневного возраста.— Успехи зоотехн. наук, т. 1, № 3.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни у грызунов.— Журн. общей биологии, № 6.

Ballonig. 1955. Ricerche sperimentalj Sui rapporti timo & tiroide.— Folia endocrinol., N 3.

Bazan J. 1952. Zmiany morfohistogiszne grosicy u *Sorex araneus* L. w cyklu zyciowum.— Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska C, 7, 5. Lublin.

Bazan-Kubik J. 1961. Variations in the thymus gland of the hervest mouse, *Microtus minutus* (Pallas, 1771).— Acta theoriol., 4, N 14.

Borowski S., Dehnel A. 1952. Materialy do biologii Soricidae.— Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska C, 7, 6. Lublin.

Browman L. G., Sears H. S. 1956. Cyclac variation in the male deer thymus.— Proc. Soc. Exptl Biol. and Med., 93, N 1.

Halfpap E., Witt H. J. 1957. Über Beziehungen Thymus und Gonaden bei Ratten.— Arch. Gynäcol.

Harms G. W. 1948. Der Thymus bei *Xenopus laevis*.— Verhandl. Deutsch. zool. Ges. Kiel.

Korg H. 1957. Die akzidentelle Thymus involution als Kriterium bei der Answertung Ratten verzuchen.— Vitamine und Hormone, 7, N 5—6.

Latimer H. B. 1952. The prenatal growth of the thymus in the dog.— Growth, 18, N 2.

Wanghan, Simmons (introduced by H. Bechman). 1956. Modern concepts of thymus physiology.— Dept Pharmacol. Margyette Univ. School Med., Milwaukes, Wise, Fed., 15. N 1.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ САМОК СТЕПНОЙ ПЕСТРУШКИ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ВИДОВ ПОЛЕВОК

А. В. Покровский

Полевыми исследованиями установлено, что скорость полового созревания полевок зависит от времени их рождения. Общая закономерность этого явления сводится к следующему: зверьки весенних и раннелетних пометов созревают быстро и вступают в размножение в лето своего рождения; родившиеся в позднелетний и осенний периоды задерживаются в созревании и начинают размножаться лишь весной следующего года. Это установлено на многих видах (Наумов, 1948; Павлинин, Шварц, 1953, 1955; Карасева, Нарская, Бернштейн, 1957; Крыльцов, 1957; Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957; Башенина, 1962; Bramball, Rowlands, 1936; Barbehenn, 1955; Frank, 1957; Kubik, 1957).

Почти все авторы склонны трактовать отсутствие в осенней популяции половозрелых особей поздних пометов как следствие задержки их созревания под влиянием природных условий. В частности, Н. В. Башенина (1962) на основании достаточно широко известных и многочисленных случаев находок размножающихся самок мелких грызунов зимой пишет: «... потенциальная способность к круглогодичному размножению в природе несомненна, но под влиянием климатических условий более обычен его циклический характер». Высказывались, однако, предположения и иного рода. Так, Штиве (Stieve, 1923) предполагал, что осенние выводки представляют собой «особую физиологическую группу», которая созревает только к весне.

Однако детальный анализ этой закономерности на основании материала, собранного в природных условиях, затруднителен, так как, рассматривая такой материал, нельзя выяснить, являются ли эти различия в скорости полового созревания следствием изменений условий существования (температура, питание) или проявлением сезонной цикличности жизнедеятельности вида. В пользу первого предположения как будто свидетельствуют случаи зимнего размножения полевок.

С целью проверки этого предположения был поставлен эксперимент в лабораторных условиях, в значительной степени исключающих влияние изменений условий внешней среды, в ходе которого мы пытались выяснить сезонные изменения скорости полового созревания самок грызунов, родившихся в неволе. Была прослежена скорость полового созревания 130 самок степной пеструшки, родившихся в течение 11 месяцев (размножения пеструшек в ноябре в нашем виварии практически не было).

Для определения возраста половозрелости самка еще до открытия вагинальной щели подсаживалась к половозрелому самцу. Активность самца предварительно проверялась на половозрелых самках. Возраст

половозрелости определялся вычитанием продолжительности беременности (21 день) из возраста самки к моменту родов[1].

Данные, полученные в результате эксперимента, представлены в табл. 1. Для каждого месяца подсчитаны средняя, ошибка средней, коэффициент варьирования скорости созревания. Кроме того, подсчитаны средние показатели для периода, включающего август, сентябрь и октябрь, что мы сочли возможным сделать ввиду незначительности количества данных для этих месяцев и их относительной равнозначности.

Таблица 1

Изменение скорости полового созревания самок степной пеструшки в зависимости от времени рождения

Месяц	Число обследованных особей	$M \pm m$, дни		C_v		lim
I	23	84,5±5,05		28,6		48—135
II	12	56,3±5,00		30,7		31—83
III	12	43,2±3,92		26,6		31—63
IV	9	28,9±1,42		14,6		26—39
V	17	21,6±0,75		14,4		15—28
VI	17	29,8±1,06		14,3		23—35
VII	12	55,9±10,55		65,5		26—157
VIII	5	128,8±21,50	134,6±11,80	37,8	39,1	47—168
IX	4	127,0±22,80		45,7		93—214
X	11	140,9±14,90		35,7		62—203
XII	8	107,7±10,20		26,9		55—144

Изменение средних сроков полового созревания самок связано со временем их рождения и происходит закономерно в течение всего года.

Медленнее всего созревают самки, рожденные в августе-сентябре. В природе это, по-видимому, наиболее поздние пометы, составляющие основу для нарастания численности популяции в следующем году. Основная масса самок, родившихся в этот период, вступает в размножение в январе-феврале, т. е. в наиболее ранние в природных условиях сроки. Коэффициент варьирования индивидуальных показателей для самок, рожденных в этот период, наиболее высок, за исключением июля.

Затем скорость полового созревания самок постепенно увеличивается из месяца в месяц. Как чрезвычайно важное, по нашему мнению, обстоятельство отметим следующее: основная масса самок, родившихся зимой и ранней весной, с декабря по март (т. е. молодые первых пометов зверьков последних пометов прошлого сезона размножения), начинают размножаться в апреле и мае, т. е. в месяцы не только ускоренного созревания, но и наивысшей плодовитости (Крыльцов, 1955; Покровский, 1959), таким образом, создаются предпосылки для резкого увеличения численности вида в очень сжатые и, по-видимому, оптимальные для этого сроки. Коэффициент варьирования для этого периода хотя и довольно высок, но несколько ниже по сравнению с предыдущим.

Максимально быстро созревают самки весеннего и раннелетнего рождения (апрель-июнь). Наиболее быстро ($M = 21{,}6$) созревают самки,

[1] Мы считаем, что, несмотря на возможные отклонения продолжительности беременности у некоторой части самок от принятого нами (а случаи эти, как показывают наши наблюдения, довольно редки и отклонения незначительны — 20—22 дня), точность этого способа вполне удовлетворительна для поставленной нами задачи.

родившиеся в мае, причем для многих особей возраст созревания, по-видимому, близок к физиологическому пределу для вида. Так, самка № 221 была покрыта в возрасте 15 дней, самка № 887—16, самка № 385—19.

У самок, родившихся в июне, уже намечается спад скорости полового созревания ($M = 29{,}8$). Коэффициент варьирования в течение трех этих месяцев (апрель — июнь) значительно меньше, чем в любой другой период, и почти не изменяется.

Особый интерес представляют материалы о скорости созревания самок, родившихся в июле. Почти двукратное замедление средней скорости созревания в июле по сравнению с июнем сочетается с самым высоким в течение всего года коэффициентом варьирования. Столь высокий коэффициент варьирования дает основание предполагать, что в данном случае мы имеем дело с неоднородной группой. Действительно, самки, родившиеся в течение этого месяца, созревают с различной скоростью: одни с «июньской», другие значительно медленней, почти так же, как самки, родившиеся в августе — октябре. Поэтому мы рассматриваем июль как переходный месяц между летним и осенним периодами.

Нет основания считать, что при любых изменениях условий максимальная среднемесячная скорость созревания (майская) может существенно измениться, поскольку она, по-видимому, близка к физиологическому пределу для данного вида. Следовательно, если исходить из относительной стабильности показателя максимальной среднемесячной скорости созревания, этот признак может быть использован в качестве одного из показателей экологической характеристики вида.

Эксперимент проводился, как мы уже указывали, на степной пеструшке. По ряду причин мы не смогли провести аналогичные исследования на других видах со столь же строгим контролем и подбором материала. Однако те немногочисленные и отрывочные данные, которые нам удалось собрать при работе с двумя подвидами узкочерепной полевки (табл. 2), дают право полагать, что описанная закономерность не является лишь частным случаем, а характерна для мелких полевок вообще.

Таблица 2

Изменение скорости полового созревания самок *Microtus gregalis gregalis* и *M. g. major* в зависимости от времени рождения

Подвид	Показатель	Месяц								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
M. g. gregalis	*n*	4	2	7	5	5	—	—	7	7
	M	91,5	59,5	55,9	35,8	35,2	—	—	122,7	136,9
M. g. major	*n*	4	—	6	3	6	3	4	3	7
	M	58,2	—	58,0	58,0	52,0	51,7	39,5	62,0	132,6

Таким образом, на основании экспериментальных данных мы пришли к выводу о существовании сезонной изменчивости скорости полового созревания у полевок (по крайней мере у самок). Предположение, высказанное Штиве (1923), по-видимому, соответствует действительности с некоторыми, однако, оговорками: не только животные поздних пометов представляют собой «особую физиологическую группу», но животные, рожденные в различные периоды, представляют собой группы с определенной скоростью полового созревания. Физиологическая специфичность генераций по некоторым другим признакам экспериментально достаточно наглядно показана на водяной полевке (Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957).

Все сказанное выше дает нам основание сделать следующие выводы.

1. Сезонные изменения скорости полового созревания самок сохраняются при сравнительно стабильном температурном и кормовом режимах. Изменения кормового режима и скорости полового созревания не совпадают, что дает основание считать фактором, вызывающим описанные изменения, изменение длительности светового дня (но не абсолютную продолжительность освещения).

2. В оптимальных условиях коэффициент варьирования резко снижается, что говорит о способности всех самок реализовать в этот период максимальную скорость созревания.

3. Включая в экологическую характеристику вида такой показатель, как скорость полового созревания, следует ориентироваться на месяцы максимальной скорости созревания.

4. Констатируемая рядом авторов задержка созревания молодняка поздних пометов является, по-видимому, лишь частным случаем более широкой закономерности — сезонной изменчивости скорости полового созревания.

SEASONAL VARIATIONS OF THE RATE OF SEXUAL MATURATION IN FEMALE MEADOW VOLE AND SOME OTHER SPECIES OF VOLES

A. V. Pokrovsky

Summary

On the basis of data obtained under experimental conditions the author shows the existence of regular changes in the rate of sexual maturation of female meadow voles born in different months. It is suggested that the delayed puberty of juveniles from late litters which has been stated by many authors, is a particular case of this regularity.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. 1962. Экология обыкновенной полевки. Изд-во МГУ.

Карасева Е. В., Нарская Е. В., Бернштейн А. Д. 1957. Полевка-экономка, обитающая в окрестностях озера Неро Ярославской области.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 62, вып. 3.

Крыльцов А. И. 1955. Размножение стадных полевок и степных пеструшек в Западном Казахстане.— Зоол. ж., т. 34, вып. 4.

Крыльцов А. И. 1957. Изменение веса степных пеструшек (*Lagurus lagurus* Pall.) в зависимости от их пола и возраста.— Зоол. ж., т. 36, вып. 8.

Наумов Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов.— Материалы по грызунам, вып. 1. М., Изд. МОИП.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. 1953. Мышевидные грызуны Урала. Свердловск.

Павлинин В. Н., Шварц С. С. 1955. Поддержание жизненности у млекопитающих в природных условиях.— Журн. общей биологии, т. 16, № 4.

Покровский А. В. 1959. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения.— Труды Уральского отд. МОИП, вып. 2.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. 1957. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 8. Свердловск.

Barbehenn K. R. 1955. A field study of growth in *Microtus pensilvanirus*.— J. Mammal., 36 (4).

Bramball F., Rowlands I. 1936. Reproduction in the Bank vole (*Eutomys glareolus* Schreb.).— Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 226.

Frank F. 1957. The causality of microtine cycles in Germany.— J. Wildlife Manag., 21, N 2.

Kubik J. 1957. Wstupne badania nad rodzajem *Arvicola* Lacepede.— Ann. UMCS, Sect. C., 10, 9.

Stieve H. 1923. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamkörper und Keimdrüsen.— Arch. Mikrobiol., Anat. und Entw. Mech., 99, N 2.

О ВОЗРАСТНЫХ ПРЕДЕЛАХ СОХРАНЕНИЯ ПОЛОВОЙ ПОТЕНЦИИ У МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

А. В. Покровский

Известно, что мелкие грызуны, в частности полевки, представляют собой тип животных-эфемеров, длительность жизни которых практически не превышает года. В связи с этим большое значение приобретают наблюдения в экспериментальных условиях за жизнедеятельностью, в частности размножением, животных, перешедших через этот предельный в природных условиях возраст.

Основной материал по размножению животных группы veteres (старше года) был получен на степных пеструшках. Материал собирался в течение 1958—1959 гг., поэтому в качестве «фона» для анализа плодовитости группы veteres и ее сезонных изменений мы использовали данные по плодовитости животных в возрасте до года за тот же период (табл. 1).

Таблица 1

Плодовитость степных пеструшек разных возрастных групп

Группа	Показатель	Плодовитость по месяцам										
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XII
Животные до года	*n*	7	15	23	27	32	40	28	42	25	9	7
	M	4,0	3,1	3,7	4,3	5,1	4,4	4,1	3,7	4,2	3,0	3,4
I — самец старше года, самка моложе года	*n*	3	5	6	4	7	12	12	14	14	4	3
	M	2,7	3,2	3,8	3,7	3,9	4,9	4,2	4,1	4,1	2,2	3,3
II — самец моложе года, самка старше года	*n*	1	—	1	5	4	6	3	3	3	2	—
	M	6,0	—	4,0	2,8	2,2	2,5	2,0	1,7	5,3	1,5	—
III — самец и самка старше года	*n*	2	—	—	2	3	5	7	—	5	1	2
	M	3,5	—	—	2,5	2,3	5,0	3,4	—	5,8	1,0	4,5

В табл. 1 представлен материал по плодовитости пеструшек группы veteres.

Мы рассматривали плодовитость трех вариантов пар.

Плодовитость пар I варианта ниже «фоновой», однако разница очень незначительна и сохраняется, хотя и более сглаженно, чем у «фоновой» группы, сезонная цикличность плодовитости.

Плодовитость пар II и III вариантов, в которые входят самки veteres, резко падает. Она почти вдвое ниже плодовитости «фоновой» группы, за исключением отдельных месяцев. Сезонная цикличность полностью утрачена, что подтверждает наше предположение об утрате старыми самками способности «реагировать на весну» увеличением числа детенышей в помете (Покровский, 1959).

Поскольку резкое снижение плодовитости и утрата сезонной цикличности отмечены только в тех вариантах, где в парах были самки старшего возраста, мы считаем, что возраст самки имеет большее значение для плодовитости пары, чем возраст самца.

Весьма интересно, что плодовитость в сентябре во всех трех вариантах или равна плодовитости «фоновой» группы (I вариант), или значительно выше (II и III варианты). Однако пока нет реального объяснения этого феномена.

Для детального анализа плодовитости veteres у двух подвидов узкочерепной полевки материал недостаточен. Поэтому мы рассматриваем в единой группе плодовитость всех пар, в состав которых входят животные возраста veteres (табл. 2). У *M. g. major* нами не отмечено реального снижения плодовитости, у *M. g. gregalis* оно довольно хорошо заметно.

Таблица 2

Плодовитость группы veteres у двух подвидов узкочерепной полевки

Подвид	Возраст	Показатель	Плодовитость по месяцам											
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Microtus gregalis gregalis	Животные до года	*n*	7	12	15	12	8	10	4	5	14	4	6	4
		M	3,7	2,6	3,4	4,0	4,7	5,8	5,0	6,2	5,3	3,5	4,7	2,7
	Группа veteres	*n*	2	4	3	3	2	4	1	4	3	4	4	2
		M	2,0	2,2	4,7	4,0	1,5	3,7	2,0	4,2	3,7	3,5	4,2	3,0
Microtus gregalis major	Животные до года	*n*	8	10	11	12	8	10	13	3	16	12	12	13
		M	3,0	4,1	3,5	3,7	4,5	4,9	6,1	5,0	4,0	4,1	4,0	3,3
	Группа veteres	*n*	—	1	1	1	2	3	3	6	5	1	1	1
		M	—	3,0	6,0	4,0	6,5	5,3	5,7	3,1	4,0	5,0	4,0	5,0

У всех исследованных видов и форм предельный возраст самцов, от которых получены пометы, значительно выше возраста самок (что обусловлено, очевидно, большей продолжительностью жизни самцов):

	Возраст самцов, дни	Возраст самок, дни
Lagurus lagurus	1007	655
	1028	664
	1043	665
	1075	668
	1107	689
Microtus gregalis gregalis	614	502
	664	511
	684	516
	700	566
	719	604
Microtus gregalis major	593	403
	629	430
	664	444
	709	546
	744	582

ON AGE LIMITS OF REPRODUCTIVE CAPACITY IN SMALL RODENTS

A. V. Pokrovsky

Summary

Experimental data are given on the reproduction and fertility of *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis gregalis*, *M. major* of the Veteres age group (over one year).

ЛИТЕРАТУРА

Покровский А. В. 1959. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения.— Труды Уральского отд. МОИП, вып. 2.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

СКОРОСТЬ РОСТА МОЛОДНЯКА ПОЛЕВОК В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВРЕМЕНИ РОЖДЕНИЯ

А. В. Покровский

Известно, что скорость роста полевок, родившихся в разное время года, различна (Фенюк, Шейкина, 1940; Тупикова, 1950; Свириденко, 1951, 1959). Как показали наши наблюдения, эта разница в скорости роста сохраняется и в лабораторных условиях.

Результаты наших наблюдений за ростом полевок, родившихся в виварии, показаны в таблице. В качестве характеристики скорости роста брался вес самцов в возрасте 45 дней. Так как для большинства видов собранный материал сравнительно невелик, мы сочли возможным разбить наш материал на группы, объединяющие животных, родившихся в течение двух смежных месяцев, наиболее сходных по скорости роста.

Наши данные подтверждают, что у животных, родившихся в разные периоды, есть различия в скорости роста.

Скорость роста самцов полевок в зависимости от времени их рождения (средний вес 45-дневных животных, *г*)

Вид	Показатель	Вес зверьков					
		XII—I	II—III	IV—V	VI—VII	VIII—IX	X—XI
Lagurus lagurus	*n*	34	14	30	50	24	9
	$M \pm m$	19,1±0,5	20,7±0,61	23,9±1,13	19,1±0,72	18,0±0,67	17,9±0,67
Microtus gregalis gregalis	*n*	7	18	13	10	57	—
	$M \pm m$	13,5±1,48	16,9±0,83	17,9±1,50	15,2±0,65	13,0±0,27	—
Microtus gregalis major	*n*	7	11	6	27	13	22
	$M \pm m$	17,5±0,58	19,9±1,06	29,7±2,39	19,8±0,52	18,8±0,49	18,0±0,48
Microtus middendorffi	*n*	—	11	10	15	9	—
	$M \pm m$	—	25,0±1,68	33,5±1,57	22,0±0,84	18,8±1,25	—

Быстрее всего растут зверьки, родившиеся в апреле-мае. Разница в скорости роста между этими полевками и родившимися в предшествующий и последующий периоды (феврале-марте и июне-июле) в несколько раз больше, чем при сравнении всех остальных периодов между собой.

Исключение составляют *Microtus gregalis gregalis,* у которых вес полуторамесячных животных изменяется от периода к периоду без резких скачков в течение всего года.

Примечательно, что, в то время как максимумы других циклов (плодовитости, сезонного изменения веса) проявляются у разных видов в разное время, максимум скорости роста молодых приходится на один период. По-видимому, этот цикл больше других зависит от условий обитания и в связи с этим легче сдвигается в сроках.

RATE OF GROWTH OF YOUNG VOLES DEPENDING ON TIME OF BIRTH

A. V. Pokrovsky

Summary

The young *Lagurus lagurus, Microtus gregalis, Microtus middendorffi* grow at a different rate, which changes regularly depending on the time of birth.

ЛИТЕРАТУРА

Свириденко П. А. 1951. О росте и развитии лесной желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* Melch.).— Труды Ин-та зоологии АН УССР, т. 6.

Свириденко П. А. 1959. Рост и развитие европейской рыжей полевки (*Clethrionomys graveolus* Schreb.).— Зоол. ж., т. 33, вып. 5.

Тупикова Н. В. 1950. Методы определения возраста грызунов в целях изучения возрастного состава их популяций.— Вторая экологическая конф. Тезисы докладов, II. Киев.

Фенюк Б. К., Шейкина М. В. 1940. Длительность жизни в природе полевок (*Microtus arvalis* Pall.).— Вестник микробиол., эпидемии и паразитологии, т. 19, вып. 3—4.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕНИЯ И РАЦИОНА НА ПРОЯВЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ У ПОЛЕВОК

А. В. Покровский, Н. А. Овчинникова

Известно, что некоторые стороны жизнедеятельности мелких грызунов (по крайней мере большого числа видов) носят циклический характер. Показано, что ряд этих циклов (сезонные изменения плодовитости, сезонные изменения веса тела, скорость роста молодых животных в зависимости от сезона рождения) сохраняется при содержании и разведении животных в лабораторных условиях (Покровский, 1959, 1961; Овчинникова, 1966).

Остаются, однако, невыясненными факторы, определяющие ход этих изменений. Поэтому мы сочли целесообразным поставить предварительный эксперимент, в котором попытались выяснить влияние на ход сезонных изменений некоторых циклов условий освещения и кормового режима. Эксперимент был поставлен на полевке-экономке (*Microtus oeconomus oeconomus*). Животные были разделены на три группы.

Контроль: обычные условия содержания и кормления с переходом в летний период на зеленый корм.

«Ограниченный день»: клетки с животными этой группы освещались с 9 до 16 часов. Рацион — одинаковый с контролем в течение всего периода эксперимента.

«Зимний корм»: рацион в течение всего года из зимнего набора кормов — овес, морковь, сено. Зелени животные не получали. Остальные условия содержания идентичны с контролем.

Молодняк каждой группы после отсадки содержался в тех же условиях, что и родители.

Эксперимент был начат в апреле 1963 г. и закончен в июне 1964 г. Получены материалы, характеризующие во всех трех группах ход сезонных изменений веса, средней численности помета (плодовитости) и скорости роста молодняка в зависимости от сезона рождения.

Скорость роста молодняка. За показатель скорости роста нами был принят вес молодых животных в возрасте 45 дней. Наибольшие расхождения между экспериментальными группами и контролем наблюдаются у животных, родившихся в июне (рис. 1). Скорость роста контрольных зверьков в этот период значительно выше. В дальнейшем эти различия сглаживаются и общий ход кривой становится очень сходным для всех трех групп. Наиболее замедлен рост во всех группах у животных, родившихся в сентябре.

Средняя численность помета (плодовитость). На рис. 2 видно, что в январе плодовитость самок группы «ограниченный день» значительно выше контрольного (5,5 против 3,8). Плодовитость

самок группы «зимний корм» в этом месяце близка к контролю. После спада в феврале в плодовитости самок обеих экспериментальных групп следует период подъема и ход кривых близок к контролю. У самок группы «ограниченный день» максимальная плодовитость, превышающая контрольный показатель, наступает в июле, на месяц позже контрольных. В августе после некоторого спада плодовитость их все еще выше, чем в контрольной группе; однако уже в сентябре плодовитость этих групп одинакова, а в октябре становится значительно ниже контрольной. В

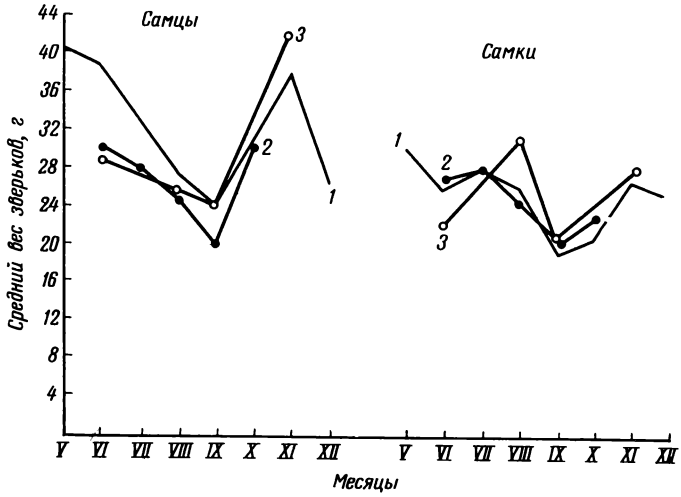

Рис. 1. Вес молодняка разных сроков рождения в возрасте 45 дней

1 — контроль; *2* — «ограниченный день»; *3* — «зимний корм»

дальнейшем (ноябрь-декабрь) эти показатели в группах контроля и «ограниченного дня» разнятся незначительно.

Существенно отличается от описанного ход изменений плодовитости в группе «зимний корм». В первый период (январь — май) плодовитость в этой группе близка к контролю, хотя абсолютные значения показателя в течение всего периода, кроме января, ниже контроля. Однако в июле (для контрольной группы месяц «пика») плодовитость падает. Так как плодовитость контроля продолжает нарастать, между ними образуется значительный разрыв. В июле в группе «зимний корм» размножение полностью прекратилось. Тем больший интерес представляет то, что в августе плодовитость этой группы поднимается до уровня контроля и даже несколько превышает его. В дальнейшем ход кривой плодовитости близок к контролю.

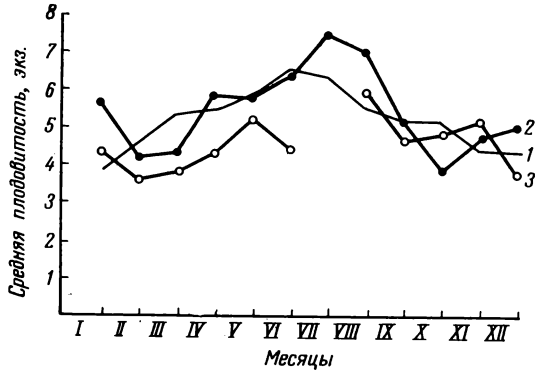

Рис. 2. Сезонные изменения плодовитости самок в разных группах

1 — контроль; *2* — «ограниченный день»; *3* — «зимний корм»

Сезонные изменения веса тела изучались во всех трех группах на одних и тех же животных в течение эксперимента, в связи с чем по этому разделу материала сравнительно немного. Наблюдения за изменением веса животных в ходе эксперимента показали, что резких отличий в проявлении этого цикла у особей из групп «ограниченный день» и «зимний корм» от контроля нет (рис. 3). Некоторые расхождения в ходе отдельных участков кривых могут быть приписаны недостаточности выборки.

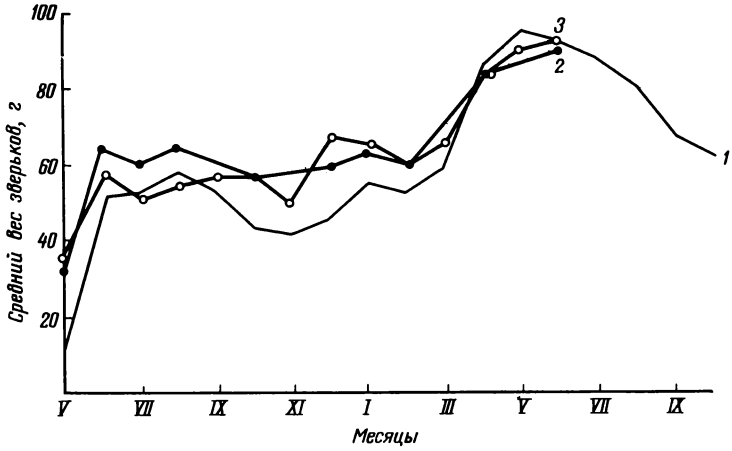

Рис. 3. Ход сезонных изменений веса у самцов

1 — контроль *(n = 3)*; *2* — «ограниченный день» *(n = 6)*; *3* — «зимний корм» *(n = 7)*

Из изложенного можно сделать вывод, что изменение условий освещения и кормового режима существенно не влияет на изменение скорости роста молодняка и сезонный цикл изменений веса взрослых самцов.

Несколько иные выводы о значении этих факторов можно сделать по изменению цикла плодовитости самок. Характер кривой изменения плодовитости самок группы «зимний корм» с января по май и с августа по декабрь показывает, что в течение некоторых периодов (начало плодовитости и ее спад) рацион не оказывает существенного влияния на проявление этой закономерности. Вместе с тем пониженная плодовитость самок этой группы в периоды наибольшей плодовитости контроля (июль — август) говорит, по-видимому, о том, что реализация максимальных возможностей по плодовитости требует введения в рацион зелени, т. е. создания соответствующего сезону кормового режима.

EFFECT OF LIGHT AND DIET ON SOME BIOLOGICAL CYCLES IN VOLES

A. V. Pokrovsky, I. A. Ovchinnikova

Summary

The authors have carried out an experimental study of the influence exerted by light and diet on growth rate, litter size, seasonal fluctuations of body weight in voles. It is shown that a lack of green food in the diet results in a sharp decrease of litter size during the months of highest fertility (July — August).

Changes in light conditions and food regimen did not affect substantially on the rate of growth of young voles and the seasonal cycle of weight changes in adult males.

ЛИТЕРАТУРА

Овчинникова Н. А. 1966. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их помесей. В сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция». Свердловск.

Покровский А. В. 1959. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения.— Труды Уральского отд. МОИП, вып. 2.

Покровский А. В. 1961. Сезонная цикличность жизнедеятельности некоторых видов полевок в лабораторных условиях.— Первое Всес. совещание по млекопитающим. Тезисы докладов, II. М.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ

В. Г. Ищенко

Изменения размеров организмов в онтогенезе и в процессе эволюции приводят к изменениям пропорций. Естественный отбор может действовать как в направлении изменения размеров или пропорций, так тех и других вместе (Rensch, 1948; Bertalanffy, Pirozynski, 1952; Mayr, 1963). Ввиду этого исследованию пропорций тела придается большое значение, так как индексы не всегда дают возможность выяснить зависимость пропорций от изменения общих размеров. В тех случаях, когда два вида или рода, характеризующиеся различными размерами, различаются пропорциями, мы не можем твердо знать, обусловлены ли эти различия общими размерами или какими-либо другими факторами. Для оценки зависимости изменения пропорций от изменений абсолютных размеров используется уравнение аллометрического роста, в частности его показатель α[1].

Впервые это уравнение было использовано Снеллом (Snell, 1892) для выражения зависимости веса мозга от веса тела. Официальное признание оно получило после выхода в свет работы Томпсона (Thompson, 1917) и было всесторонне обсуждено Гексли (Huxley, 1927, 1929, 1932, и др.). Неравномерный, диспропорциональный рост органов был обозначен термином «аллометрический» (Huxley et Teissier, 1936; Huxley, Needham, Lerner, 1941). При $\alpha > 1$ (положительная аллометрия) часть растет быстрее целого, индекс с увеличением размеров увеличивается, при $\alpha = 1$ (изометрия) пропорции не меняются и при $\alpha < 1$ (отрицательная аллометрия) уменьшаются. Особый случай представляет энантиометрия, когда $\alpha < 0$, т. е. часть уменьшается с увеличением общих размеров, например хвост головастика (Терентьев, 1945). Биологический смысл параметра b менее ясен. Клатт (Klatt, 1919) писал, что b выражает зависимость размеров органа от различных факторов за исключением общих размеров. Гексли (Huxley, 1932) обозначил b как initial-growth index и полагал, что эта величина характеризует отношение части и целого на начальных этапах развития. Герш (Hersh, 1934) на основании

[1] Уравнение имеет вид $y = bx^{\alpha}$, где y — часть организма (размер, вес органа); x — общие размеры или другая часть; b и α — параметры уравнения, которые находятся путем решения уравнения в логарифмической форме: $\log y = \log b + \alpha \log x$. Решение производится методом наименьших квадратов. Способов расчета несколько, и некоторые из них дают строго тождественные результаты, другие — несколько отличные. Отдать предпочтение какому-либо способу трудно (Feldstein, Hersh, 1935), однако все сравниваемые результаты должны быть получены одним способом. В нашей работе мы использовали способ детерминантов в приложении к методу наименьших квадратов (Митропольский, 1961; Плохинский, 1961; Feldstein, Hersh, 1935a).

сравнения аллометрического роста черепа ряда родов титанотериев установил взаимную сопряженность b и α и показал, что b есть уменьшающаяся экспоненциальная функция от α. Фрик (Frick, 1961), изучая рост органов (печень, сердце) по отношению к весу тела у белых мышей, пришел к выводу, что при изменении условий (мышей заставляли плавать) размеры органов меняются. Исследуя аллометрические зависимости у контрольных и опытных групп, Фрик установил, что α не меняется (различия недостоверны), а b отличается достоверно. Согласно этим данным, Фрик предлагает использовать b для оценки влияния экзогенных факторов на размер органа. Различная степень изменения b при изменении α, описанная Гершем (Hersh, 1934), может быть причиной такого явления, но это не исключает правильности выводов Фрика.

В работах последнего времени имеются указания на постоянство аллометрических зависимостей внутри вида и рода (Röhrs, 1959, 1961), но имеются и данные о наличии внутривидовой изменчивости аллометрических показателей (Баранова, 1958; Канеп, 1964). Так, по данным Рорса (Röhrs, 1959), α зубного ряда по отношению к кондило-базальной длине черепа колеблется от 0,371 до 0,606 и является видоспецифичной, но самые последние работы свидетельствуют о наличии специфических аллометрических зависимостей у отдельных генераций грызунов (Шварц и др., 1964; Schwarz et al., 1964), а также об изменении аллометрического экспонента в зависимости от возраста (Boccard, Le Guette, Arnoux, 1964). Нами установлено (Ищенко, 1964), что в различные годы в пределах популяции аллометрические зависимости могут меняться. Ввиду того, что большинство выполненных работ нельзя сопоставлять из-за того, что изучались разные признаки, мы можем согласиться с Рорсом (1961) в том, что необходимо изучить степень изменения α разных признаков у разных форм. В связи с этим наша задача заключалась в выяснении степени изменений α в пределах популяции и значения этих изменений для изучаемого таксона.

Материал нам был любезно предоставлен В. В. Кучеруком и Н. В. Тупиковой. В него вошли 957 черепов *Arvicola terrestris*, добытых в 1952—1954 гг. в Волго-Ахтубинской пойме в пределах Волгоградской обл. Изучался рост черепа по отношению к длине тела и размеры зубного ряда, скуловой ширины, межглазничной ширины и высоты мозговой части черепа по отношению к кондило-базальной длине черепа. Материал был разделен на весенние сборы (вторая половина апреля — первая неделя мая) и осенние (последняя неделя августа — начало октября) и распределился следующим образом (количество обработанных черепов *Arvicola terrestris*):

	Весна	Осень
1952 г.	199	142
1953 г.	123	220
1954 г.	101	172

Для каждой группы были рассчитаны уравнения аллометрического роста, а также средняя арифметическая и коэффициент вариации с ошибками для каждого признака. В качестве дополнительного показателя вычислялся средний индекс как отношение двух средних величин (табл. 1).

Было установлено, что самцы и самки по характеру аллометрического роста не отличаются (весной 1952 г. α межглазничного промежутка самцов равнялась — 0,194, самок — 0,214, $P>0{,}3$; α длины черепа соответственно 0,594 и 0,573) и поэтому рассматривались в единой совокупности.

Изучение аллометрического роста черепа и его частей в популяции *Arvicola terrestris* в различные сезоны в течение трех лет показало, что в пределах популяции аллометрический показатель может сильно изменяться (табл. 2).

Таблица 1

Хронографическая изменчивость некоторых признаков водяной полевки

Признак	Показатель	1952 г.		1953 г.		1954 г.	
		Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень
Длина тела	lim	140—220	100—190	150—210	130—220	160—210	120—210
	$M \pm m$	188,9±1,15	169,0±1,39	189,8±0,96	191,2±1,13	190,5±1,16	172,4±1,37
	V	8,45±0,608	9,66±0,822	5,59±0,504	8,72±0,589	6,29±0,608	10,41±0,796
Кондило-базальная длина черепа	lim	32,4—44,0	27,3—41,2	36,6—43,5	32,9—44,4	36,2—42,7	31,8—42,7
	$M \pm m$	39,89±0,139	36,94±0,206	39,77±0,117	39,70±0,137	39,87±0,159	37,91±0,173
	V	4,91±0,348	6,64±0,559	3,27±0,295	5,11±0,344	4,00±0,398	5,99±0,457
	ind	21,1	21,7	20,9	20,8	20,9	22,0
Длина зубного ряда	lim	8,8—10,5	7,9—10,0	8,6—10,6	7,9—10,6	8,5—10,3	8,1—10,3
	$M \pm m$	9,79±0,026	9,15±0,028	9,70±0,037	9,40±0,015	9,6±0,038	9,12±0,035
	V	3,71±0,264	3,65±0,307	4,27±0,385	2,42±0,163	3,97±0,395	5,06±0,386
	ind	2,46	2,48	2,43	2,37	2,40	2,34
Ширина межглазничного промежутка	lim	3,7—5,3	3,8—5,3	3,7—5,1	3,6—5,2	3,6—5,0	3,6—5,2
	$M \pm m$	4,53±0,022	4,81±0,018	4,53±0,022	4,65±0,020	4,47±0,026	4,72±0,020
	V	6,68±0,479	4,51±0,378	5,93±0,534	6,42±0,433	5,85±0,585	5,55±0,424
	ind	11,35	14,50	11,37	11,57	11,20	12,45
Скуловая ширина	lim	21,8—26,7	18,2—24,8	21,7—26,0	18,5—26,6	21,4—25,7	18,6—25,4
	$M \pm m$	24,42±0,082	21,99±0,114	24,39±0,077	23,71±0,109	23,93±0,111	22,30±0,125
	V	4,43±0,336	5,89±0,518	3,29±0,310	6,44±0,461	3,82±0,465	6,66±0,561
	ind	6,13	5,96	6,14	5,96	5,99	5,90
Высота мозговой части	lim	11,7—14,9	10,7—13,7	11,6—14,7	11,6—14,7	12,1—14,7	11,2—14,0
	$M \pm m$	13,23±0,047	12,55±0,051	13,47±0,048	13,27±0,043	13,33±0,058	12,58±0,048
	V	4,81±0,353	4,63±0,416	3,70±0,360	4,51±0,321	3,71±0,437	4,29±0,384
	ind	3,32	3,40	3,38	3,34	3,34	3,24

Таблица 2

Изменения аллометрического показателя в популяции *Arvicola terrestris*

Признак	Год	Весна	Осень
Длина черепа	1952	0,480±0,008	0,585±0,014
	1953	0,371±0,011	0,460±0,007
	1954	0,508±0,010	0,486±0,016
Длина зубного ряда	1952	0,354±0,012	0,371±0,013
	1953	0,785±0,014	0,684±0,009
	1954	0,629±0,016	0,618±0,025
Ширина межглазничного промежутка	1952	—0,179±0,006	0,115±0,022
	1953	0,013±0,029	—0,475±0,037
	1954	—0,192±0,029	—0,394±0,026
Скуловая ширина	1952	0,760±0,017	0,885±0,012
	1953	0,793±0,018	1,155±0,011
	1954	0,793±0,016	1,050±0,013
Высота мозговой части	1952	0,768±0,019	0,515±0,017
	1953	0,695±0,054	0,640±0,009
	1954	0,568±0,034	0,571±0,011

Из 25 случаев лишь в 5 изменения α можно признать незначительными (например, изменение α высоты черепа от весны к осени в 1954 г., $P>0{,}05$). Сравнение изменений аллометрических показателей с изменениями размеров в популяции показывает, что при неизменных средних общих размерах и неизменном индексе черепа (весна 1953 — весна 1954 гг.) α некоторых признаков может значительно изменяться. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических зависимостей обнаружена также у *Lagurus lagurus* (Schwarz et al., 1964), *Microtus oeconomus* (Шварц и др., 1964), сибирского углозуба (Ищенко, 1964). Таким образом, изменения α внутри популяции довольно распространены. При оценке этого явления необходимо выяснить, какую роль играет непосредственное действие среды, т. е. меняются ли аллометрические зависимости при смене условий за счет изменений скорости роста отдельных особей или изменения размера органа под непосредственным действием среды и какова роль генотипической перестройки популяции. Нас интересовала возможность изучения смены генотипического состава популяции непосредственно в природе. Если изменчивость аллометрических зависимостей наблюдается у видов в пределах одного рода (видоспецифичная аллометрия), то такие расхождения приписываются генетическим различиям, поскольку такие различия между видами не вызывают сомнения. Однако генетические различия между генерациями грызунов не столь очевидны. Решить этот вопрос можно сравнением изменений аллометрических показателей за летний период с изменениями за зимний период.

От весны до осени в популяции происходит значительная смена возрастного состава за счет интенсивного размножения и быстрого роста новых поколений. В результате этого к осени популяция значительно обновляется, процент перезимовавших особей в ней невелик. Когда мы сравниваем две выборки из популяции, взятые весной и осенью одного года, то фактически мы сравниваем разных животных, так как эти две группы проходили свое развитие в различных условиях. При этом условия развития могли повлиять таким образом, что аллометрические зависимости у

сравниваемых групп оказались различными. Наоборот, когда мы сравниваем особей, добытых осенью, с особями, добытыми следующей весной, то в этом случае мы имеем дело с двумя выборками из одной и той же группы животных, так как особи, добытые в эти периоды, проходили свое развитие в одних и тех же условиях (т. е. в летне-осенний период, в течение же зимнего периода размножения и интенсивного роста в популяции не происходит, а происходит лишь вымирание особей). В этом случае различия в аллометрических зависимостях не могут быть объяснены действием внешних условий, поскольку они были одинаковы. При этом естественно ожидать, что изменения аллометрических зависимостей, выявленные при сравнении особей, добытых в различные сезоны одного года, будут значительнее изменений, которые отмечаются у особей, добытых осенью и весной следующего года. Однако в некоторых случаях мы наблюдаем как раз обратную картину (рис. 1 и 2).

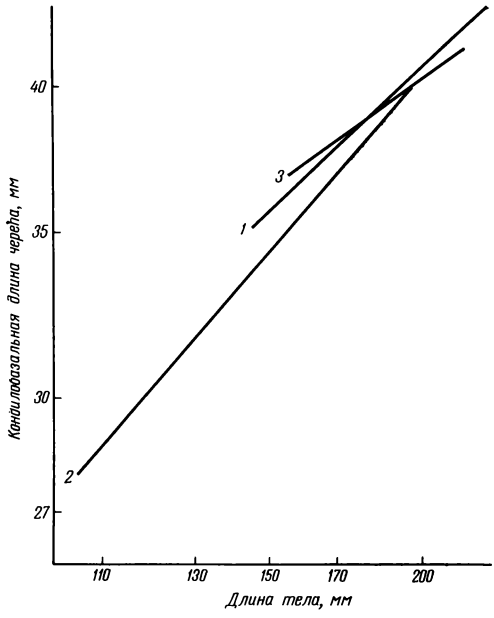

Рис. 1. Изменения зависимости между размерами черепа и длиной тела у водяной полевки

1 — весна 1952 г., $y = 3{,}22\,x^{0{,}480}$; *2* — осень 1952 г., $y = 1{,}84\,x^{0{,}585}$; *3* — весна 1953 г., $y = 5{,}67\,x^{0{,}371}$

На наш взгляд, это свидетельствует о том, что в течение зимы в популяции иногда может происходить перестройка генотипического состава и что изменения a характеризуют изменения генотипического состава популяции. Изменения говорят о наличии в популяции внешне незаметного полиморфизма, являющегося обязательным условием генотипической перестройки популяции. Для животных с быстрой сменой поколений, к которым относится и водяная полевка, такой полиморфизм может играть весьма существенную роль в процессе существования популяции. Некоторые частные случаи показывают, что в течение нескольких сезонов колебания генотипического состава популяции могут быть настолько резки, что характер корреляции между признаками может принципиально меняться (рис. 3). Сравнение относительного роста скуловой ширины (см. табл. 2) показывает, что на протяжении трех лет весной популяция характеризуется одинаковыми аллометрическими зависимостями. Это свидетельствует о том, что в популяции могут происходить довольно быстро направленные изменения ее генотипического состава. Аллометрические зависимости этого признака у животных, добытых в различные осени, обуславливаются, по-видимому, различной интенсивностью размножения.

Использование параметра b для изучения изменчивости состава популяции затруднено тем, что эта величина значительно меняется при изменении a (табл. 3).

Изменчивость a представляет значительный интерес, поскольку дает возможность установить в популяции полиморфизм, не обнаруживаемый другими способами. В то же время сравнение изменчивости аллометрических зависимостей у животных с различной скоростью размножения поможет оценить роль генетической перестройки популяции в процессе морфологической дифференциации.

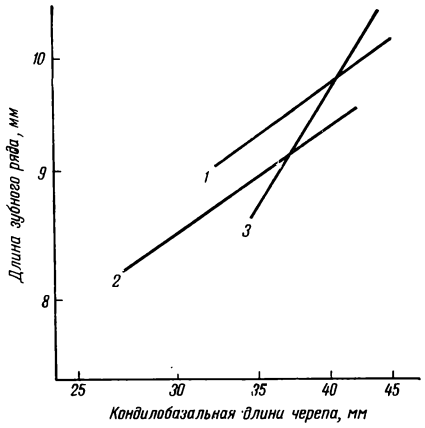

Рис. 2. Изменения зависимости между размерами зубного ряда и размерами черепа у водяной полевки

1 — весна 1952 г., $y = 2{,}64\ x^{0{,}354}$; *2* — осень 1952 г., $y = 2{,}38\ x^{0{,}371}$; *3* — весна 1953 г., $y = 0{,}54\ x^{0{,}785}$

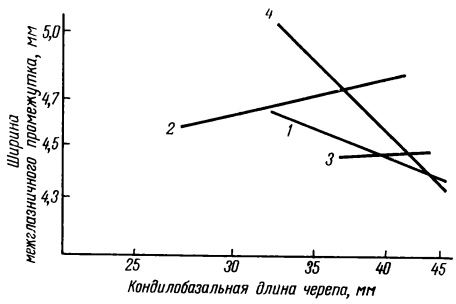

Рис. 3. Изменения зависимости между величиной межглазничного промежутка и размерами черепа

1 — весна 1952 г., $y = 8{,}65\ x^{-0{,}179}$; *2*—осень 1952 г., $y = 3{,}13\ x^{0{,}115}$; *3* — весна 1953 г., $y = 4{,}26\ x^{0{,}013}$; *4* — осень 1953 г., $y = 2{,}640\ x^{-0{,}475}$

Таблица 3

Изменения параметра *b* при изменении α

Скуловая ширина		Высота черепа		Ширина межглазничного промежутка		Длина черепа		Длина зубного ряда	
b	α	*b*	α	*b*	α	*b*	α	*b*	α
1,475	0,760	1,944	0,515	3,19	0,115	5,67	0,371	2,64	0,354
1,311	0,793	1,644	0,568	4,26	0,013	3,54	0,460	2,38	0,371
0,895	0,885	1,579	0,571	8,65	—0,179	3,22	0,480	0,958	0,618
0,490	1,050	1,252	0,640	8,95	—0,192	3,10	0,486	0,946	0,629
0,334	1,156	1,040	0,695	19,49	—0,394	2,74	0,508	0,754	0,684
		0,778	0,768	26,40	—0,475	1,84	0,585	0,536	0,785

INTRAPOPULATIONAL VARIATION OF ALLOMETRIC EXPONENTS IN WATER VOLES

V. G. Ischchenko

Summary

The variation of allometric growth of the scull and parts of the scull in water voles indicates that within the limits of a population the allometric relationships may be subjected to changes (chronographic variation). The author considers these changes as evidence of a rapid change of the genetic structure of the population and suggests that the variation of allometric exponents should be used in investigations of polymorphism not discoverable by other methods, as well as in assessing the role of genetic reconstruction of a population in the process of morphological differentiation.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Г. И. 1958. О географической изменчивости некоторых морфологических признаков мышевидных грызунов.— Вестник ЛГУ, № 9, серия биол., вып. 2.

Ищенко В. Г. 1964. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба. Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы доклада. Свердловск.

Канеп С. В. 1964. Географическая изменчивость роста органов травяной лягушки — Применение математических методов в биологии, вып. 3. Изд-во ЛГУ.

Митропольский А. К. 1961. Техника статистических вычислений. Физматгиз.

Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск, Изд. СО АН СССР.

Терентьев П. В. 1945. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria*.— Зоол. ж., т. 24, № 3.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов.— Журн. общей биологии, т. 25, № 6.

Bertalanffy L., Pyrozynski W. J. 1952. Ontogenic and evolutionary allometry.— Evolution, 6 (4).

Boccard R., Le Guette P., Arnoux J. 1964. Influence de la vitesse de croissance sur la valeur des coefficients d'allometrie des tissus corporels de l'agneau.— Compt. rend. Acad. sci., 258, N 6.

Feldstein M. J., Hersh A. H. 1935. The determination of genetic constants of relative growth.— Amer. Naturalist, 69, N 723.

Feldstein M. J., Hersh A. H. 1935a. The calculation of relative growth constants.— Amer. Naturalist, 69, N 725.

Frick H. 1961. Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur «neuen Systematik».— Z. Säugetierkunde, 26, H. 3.

Hersh H. A. 1934. Evolutionary relative (allometric) growth in the titanotheres.— Amer. Naturalist, 68, N 719.

Huxley J. S. 1927. Further work in heterogenic growth.— Biol. Zbl., 47.

Huxley J. S. 1929. Growth gradients and the development of animal form.— Nature.

Huxley J. S. 1932. Problems of relative growth. London.

Huxley J. S., Needham, Lerner J. M. 1941. Terminology of relative growth-rates.— Nature, 148.

Huxley J. S., Teissier G. 1936. Terminology et notation dans la description de la croissance relative.— Compt. rend. Soc. biol., 121.

Klatt B. 1919. Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes.— Biol. Zbl., 39.

Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Columbia Press.

Rensch B. 1948. Histological changes correlated with evolutionary changes.— Evolution, 2 (3).

Röhrs M. 1959. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung.— Z. wiss. Zool., 162, H. 1—2.

Röhrs M. 1961. Allometrie und Systematik.— Z. Säugetierkunde, 26, H. 3.

Shwarz S. S., Pokrovsky A. V., Ishchenko V. G., Olenev V. G., Ovchinnikova N. A., Pjastolova O. A. 1964. Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals.— Acta theriol., 8, 2.

Snell O. 1892. Hirngewicht, Körpergewicht, geistige Fähigkeiten.— Arch. Psychol., 23.

Thompson W. 1917. Growth and form. Cambridge.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

О ПРИМЕНЕНИИ МЕТОДА ГОМОТРАНСПЛАНТАЦИИ КОЖИ И РЕАКЦИИ ГЕМАГГЛЮТИНАЦИИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ АНТИГЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Л. М. Сюзюмова

МЕЖЛИНЕЙНЫЕ РАЗЛИЧИЯ У МЫШЕЙ

В настоящее время доказана возможность использования реакции на гомотрансплантат для определения межпопуляционных различий у амфибий (Hildemann, Haas, 1961). Е. А. Зотиков (1958), применив реакцию гемагглютинации, установил групповые антигенные различия у кроликов, которым была проведена пересадка лоскута кожи.

В настоящей работе мы определяли степень чувствительности этого метода для выявления известных межлинейных различий антигенов *H*-2 у мышей.

Под опыт были взяты мыши линий *CBA* и $C_{57}Bl$ Jackson. В первой серии опытов на 10 мышах каждой линии проводилась попарная пересадка кожного лоскута в области спины. Размеры лоскута не превышали 1—1,5 *см*^{2}.

Во второй серии опытов на 15 животных каждой линии была проведена попарная межлинейная пересадка кожи.

Реакция на трансплантат учитывалась по клиническому состоянию лоскута (цвету, консистенции). Оценка реакции производилась на 7—10-й и 17-й дни. На 10—17-й день все мыши обескровливались для получения сыворотки и эритроцитов. Затем все сыворотки испытывали с трипсинизированными эритроцитами всех мышей. Трипсинизация эритроцитов проходила по методике, описанной Е. А. Зотиковым, Р. М. Уринсоном и Л. П. Порешиной (Zotikov, Urinson, Poreshina, 1962). Реакция гемагглютинации ставилась в объеме двух капель в пробирках, с центрифугированием. Результаты оценивались следующим образом: четкая положительная реакция +, сомнительная ±, отрицательная —.

Внутрилинейные пересадки во всех случаях сопровождались приживлением кожного лоскута. Однако между линиями были отмечены некоторые различия в реактивности. У мышей линии $C_{57}Bl$, как правило, трансплантаты приживались раньше. Особенно четко эти различия были выражены при межлинейных пересадках. У всех мышей линии $C_{57}Bl$ полное отторжение трансплантата произошло к 10-му дню операции, а к 17-му дню ранки полностью покрылись эпидермисом (табл. 1). У мышей линии *CBA* полной эпидермизации к 17-му дню не произошло. После отделения лоскута оставалась гранулирующая поверхность ранки с ободком эпидермизации по краям.

Определение иммунологической реакции реципиента на антигены кожного лоскута донора реакцией гемагглютинации не выявило иммунологических сдвигов в организме мышей при внутрилинейной трансплантации. В сыворотке мышей обеих линий не обнаружено антител против эритроцитов донора и мышей своей линии.

Таблица 1

Реакция мышей при межлинейной пересадке кожного лоскута

Линия мышей	Дни после операции					
	7-й		10-й		17-й	
	приживление	частичное отторжение	частичное отторжение	полное отторжение	полная эпидермизация	частичная эпидермизация
CBA	6	4	3	3	0	6
$C_{57}Bl$	2	9	0	6	6	0

Межлинейные трансплантации вызвали четкую гуморальную реакцию с появлением антител к эритроцитам мышей линии донора. Сыворотки реципиентов одной линии реагировали только с эритроцитами мышей другой линии (табл. 2).

Однако, несмотря на отторжение во всех случаях кожного лоскута, у ряда мышей не отмечено антител к эритроцитам своего донора, например у 14, 23 и 24-го. Надо заметить, что даже у мышей одной линии отмечаются антигенные различия между собой. Имелись различия и по степени выраженности реакции. В ряде случаев сыворотки реагировали в больших титрах не с эритроцитами доноров, а с эритроцитами других мышей, но всегда не своей линии.

Отступление от этого было только в одном случае, который приводится в табл. 2. Эритроциты 19-й мыши линии $C_{57}Bl$ реагировали в ряде случаев с сыворотками мышей своей линии, а также и линии *CBA*. В данном случае можно полагать, что у этой мыши имелись некоторые генетические отличия от мышей своей линии.

Контроль с сывороткой неоперированных мышей и трипсинизированными эритроцитами был всегда отрицательным.

Таблица 2

Результаты реакции гемагглютинации при межлинейной гомотрансплантации кожи (на 17-й день после операции)

Линия	Сыворотка реципиента	Донор	Трипсинизированные эритроциты														Нетрипсинизированные эритроциты донора
			CBA							$C_{57}Bl$							
			13	14	15	16	17	18	*N*	19	20	21	22	23	24	*N*	
CBA	14	21	—		—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	+	—
	15	20	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	16	22	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—
	17	23	—	—	—	—		—	—	+	+	+	+	+	+	+	—
	18	24	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	±	+	—
$C_{57}Bl$	19	13	+	+	+		+				—						—
	20	15	+	+	±	+	±	±	±		—	—	—	—	—	—	—
	21	14	—	+	—	—	—	+	+	±	—	—	—	—		—	—
	23	17	—	±	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—		—
	24	18	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Графы без значков означают, что соответствующее сочетание не исследовано.

Испытание сывороток мышей в опытах по межлинейной трансплантации позволяло довольно четко определять линейную принадлежность мышей: сыворотки реципиентов с трансплантацией кожи донора другой линии мышей реагировали с эритроцитами (трипсинизированными) нормальных мышей линии донора.

РЕАКЦИЯ НА ГОМОТРАНСПЛАНТАТ У ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК ДВУХ ПОДВИДОВ — *MICROTUS OECONOMUS OECONOMUS* и *M. OECONOMUS CHACHLOVI*

Оба подвида экономок были получены из вивария института, где они разводятся от небольшого ядра производителей в течение трех лет. Использовались зверьки 1,5—3-месячного возраста разного пола.

Техника пересадки лоскута кожи, оценка реакции и определение гемагглютининов проводились по вышеописанной методике.

Во всех комбинациях опытов была четко выражена реакция отторжения гомотрансплантата. Лизис лоскута кожи донора у большинства зверьков проходил на 7—9-й день после операции. У двух полевок, однако, трансплантат погиб только на 17 и 21-й дни. Контрольные аутотрансплантаты, как правило, приживали.

Гуморальная реакция с появлением гемагглютининов у полевок оказалась очень слабой. Несмотря на отторжение лоскута (гибель трансплантата проходила в течение 24—48 часов с момента появления первых признаков), гемагглютинины обнаруживались только у небольшого числа особей. Крайне слабая реакция была в опытах при внутриподвидовой гомотрансплантации у южного подвида экономки (табл. 3). Эти полевки проявили и более слабую реакцию при пересадке им лоскута от северного подвида. Гемагглютинины на 10-й день после операции можно было определить только при постановке реакции с эритроцитами донора. Полевки северного подвида реагировали образованием гемагглютининов так же слабо и в основном на трансплантат южного подвида. Однако реакция у них протекала более выраженно, в более высоких титрах и с эритроцитами большинства особей южного подвида.

Таблица 3

Реакция гемагглютинации при гомотрансплантации у полевок-экономок двух подвидов (на 10-й день после операции)

Реципиент	Донор	Число зверьков в опыте	Трипсинизированные эритроциты							
			M. oeconomus oeconomus				*M. oeconomus chachlovi*			
			число проб	реакция			число проб	реакция		
				всего	положительная	отрицательная		всего	положительная	отрицательная
M. oeconomus oeconomus	*M. oeconomus oeconomus*	11	13	115	2	113	6	17	0	17
M. oeconomus oeconomus	*M. oeconomus chachlovi*	3	4	12	0	12	4	12	2	10
M. oeconomus chachlovi	*M. oeconomus oeconomus*	3	7	21	14	7	4	10	1	9
M. oeconomus chachlovi	*M. oeconomus chachlovi*	4	5	8	0	8	8	27	5	22

ВЫВОДЫ

1. У мышей линий *CBA* и $C_{57}Bl$ отмечены различия в сроках отторжения кожного лоскута и заживления кожной раны.

2. Реакция гемагглютинации с трипсинизированными эритроцитами достаточно четко дифференцирует межлинейные антигенные различия мышей.

3. Отмечены некоторые внутрилинейные антигенные различия (по титру антител в сыворотках реципиентов).

4. Реакция на гомотрансплантат у двух подвидов полевки-экономки — *M. oeconomus oeconomus* и *M. oeconomus chachlovi* — сопровождается слабой выработкой гемагглютининов.

5. Метод гомотрансплантации и реакция гемагглютинации позволяют определить некоторые антигенные различия между двумя подвидами экономки.

ON THE USE OF THE METHOD OF SKIN HOMOTRANSPLANTATION AND HEMAGGLUTINATION REACTION FOR THE DETERMINATION OF SPECIFIC ANTIGENIC DIFFERENTIATION IN MAMMALS

L. M. Syuzyumova

Summary

A reciprocal transplantation of skin-flaps in two strains of mice C_{57}, *BI* and *CBA*, and in two subspecies of the tundra vole (*M. oeconomus oeconomus* and *M. oeconomus chachlovi*) — showed that it is possible to use the method of homotransplantation and hemagglutination reaction for detecting intraspecific antigenic differences. Tundra voles respond to a primary homograft by a weak and inconstant production of hemagglutinins. The hemagglutination reaction permits to define subspecific differences ohly by transplantations between two subspecies.

ЛИТЕРАТУРА

Зотиков Е. А. 1958. О специфичности гуморальных факторов трансплантационного иммунитета.— Бюлл. эксперим. биологии и мед., 11.

Hildemann W. H., Haas R. 1961. Histocompatibility genetics of bullfrog populations.— Evolution, N 3.

Zotikov E. A., Urinson R. M., Poreshina L. P. 1962. Characteristics of antibody formation in skin homotransplantation in rabbits.— Folia biol., VIII, fasc. 5.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА НАДПОЧЕЧНИКОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЭКОЛОГИИ ПТИЦ

Л. Н. Добринский

Изучению динамики напряженности энергетического баланса животных в природных условиях в последнее время придается большое значение. Работы в этом направлении стали развиваться с того периода, когда была разработана методика, позволяющая оценивать напряженность жизненных процессов не только отдельного организма в лабораторных условиях, но и больших групп животных непосредственно в полевой обстановке (Шварц, 1958). Последнее дает возможность оценить популяционную напряженность энергетического баланса, слагающуюся из энергетического баланса животных различных возрастов, генераций и т. п.

Нет необходимости доказывать теоретическую и практическую значимость исследований по выяснению закономерностей изменения напряженности энергетического баланса во времени и пространстве. Один из путей решения этого вопроса — изучение надпочечников, являющихся индикатором напряженности жизненных процессов организма (Юдаев, 1956; Selye, 1947; Frank, 1953; Christian, 1957). Установлено, что гипертрофия надпочечника сопровождается увеличением его коры (Christian, 1957; Louch, 1958, и др.). В результате этого повышается вес надпочечной железы.

Много работ свидетельствуют о том, что процесс приспособления животных к непрерывно меняющимся условиям среды сопровождается гормональной перестройкой организма. Закономерности гормональной перестройки животных привлекают внимание экологов, поскольку знание их может способствовать решению принципиальных вопросов динамики и структуры популяций. Примером экологических исследований подобного рода служат работы Франка (Frank, 1953), В. С. Смирнова и С. С. Шварца (1957, 1959), С. С. Шварца (1959), В. Г. Оленева (1961, 1964), Л. Г. Кротовой (1962), Дейвиса и Кристиана (Davis, Christian, 1960), Кристиана (Christian, 1961) и др.

В изучении надпочечников у млекопитающих в связи с проблемами популяционной экологии достигнуты значительные успехи. Надпочечные железы птиц в этом плане практически не исследованы. Лишь в нескольких работах приводятся данные по весу надпочечников и щитовидной железы у некоторых видов птиц Америки (Hartman, 1946; Hartman, Brownell, 1961), причем некоторые выводы противоречивы или высказываются в форме предположения. Поскольку нам известны только исследования

Хартмана и Броунела по надпочечникам диких птиц, мы считаем необходимым остановиться на них подробнее.

Хартман (Hartman, 1946) исследовал 143 вида птиц, принадлежащих к 38 семействам. Большая часть водоплавающих птиц была собрана в штате Луизиана. По многим видам материал обработан статистически. Поскольку молодые и взрослые птицы различаются по весу надпочечника обрабатывались лишь взрослые, нормально упитанные, здоровые птицы.

Индивидуальная изменчивость веса надпочечников птиц и млекопитающих, по мнению Хартмана, почти одинакова. Статистически достоверных половых различий у птиц не обнаружено (индивидуальная изменчивость надпочечников внутри каждого пола перекрывает различия по этому признаку между полами). На примере одного вида автор показывает отсутствие сезонной изменчивости надпочечников. Эффект влияния инфекции на надпочечник отмечен у чаек и ястребов, а именно: надпочечники значительно увеличены (в два-три раза по сравнению с надпочечниками здоровых птиц). Наличие внутренних паразитов иногда влияет на размеры железы. Заслуживают внимания сведения о том, что при содержании птиц в клетке вес их надпочечников снижается по сравнению с весом этого органа у птиц, отловленных в природных условиях (разница примерно в 2,5 раза). Против теоретического ожидания, Хартман делает вывод об отсутствии корреляции между активностью птиц и размерами их надпочечников.

В 1961 г. Хартман и Броунел (Hartman, Brownell, 1961) опубликовали новые данные по весу надпочечника и щитовидной железы 249 видов птиц. Авторы отмечают большую индивидуальную изменчивость веса надпочечников у большинства обследованных видов, что затрудняет определение среднего веса органа даже при исследовании больших серий птиц.

Анализ более полных материалов по надпочечникам животных разных классов позволяет Хартману и Броунелу несколько изменить прежнюю точку зрения (Hartman, 1946) и констатировать, что вес надпочечников у птиц изменяется больше, чем у млекопитающих. У птиц в пределах семейства вес надпочечников тесно связан с весом тела и у мелких птиц (до 200 *г*) является линейной функцией от веса тела. Однако у более крупных птиц эта закономерность нечеткая. Подтверждается ранее сделанный авторами вывод о том, что у птиц нет полового диморфизма по величине надпочечников (даже у самок с готовым яйцом в яйцеводе). Это противоречит данным Ридле (Riddle, 1923), свидетельствующим о гипертрофии надпочечников в период овуляции. Другие авторы также отмечают, что овуляция сопровождается увеличением надпочечника в полтора-два раза (по Дементьеву, 1940).

Вес надпочечников птиц четырех видов, исследованных Хартманом и Броунелом на зимовках в Панаме, был иным, чем у тех же видов, добытых в США.

Использование относительного веса надпочечников птиц при решении вопросов популяционной экологии требует предварительных всесторонних исследований «нормы» изменчивости этого признака, четкого представления о географической, сезонной, половой и иных формах изменчивости надпочечников, знания эффекта влияния инфекции и паразитов на величину надпочечника и т. п. Только располагая такими материалами, можно использовать величину надпочечников как индикатор популяционной напряженности энергетического баланса, плотности популяции и ее структуры. Именно с этой точки зрения могут представить интерес наши материалы по надпочечникам некоторых видов птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран автором на юге Тюменской обл. (Армизонский р-н), птицы северных популяций обработаны сотрудниками Салехардского стационара УФАН В. Н. Бойковым и Ф. И. Бойковой.

Показателем активности функции надпочечников мы считали отношение их веса к весу тела (индекс). Естественно, что вес железы не может точно отражать степень ее функциональной активности. Однако общая картина изменчивости гормональной деятельности надпочечников по этому показателю может быть установлена с достаточной для наших задач достоверностью.

Надпочечники птиц (glandulae suprarenales) расположены у переднего конца почек, на их вентральной поверхности. Желтая окраска желез позволяет их легко обнаружить. Левая доля надпочечника меньше правой. Эта разница у кур достигает 10%, у голубей — 20% (Дементьев, 1940). По нашим данным, разница в весе (в %) долей надпочечной железы у красноголового нырка равна 4, шилохвости — 4, чайки обыкновенной — 13 и чернети хохлатой — 15. В приводимых нами таблицах индексы вычислены по сумме обеих долей надпочечника.

Надпочечники птиц гистологически резко отличаются от надпочечников млекопитающих. У первых корковое вещество представлено в виде вкраплений в массу мозговой ткани.

Вскрытие птиц и взвешивание надпочечной железы проводились в течение 4—5 часов после отстрела. До взвешивания (на торзионных весах с точностью до 1 *мг*) надпочечники сохранялись в контакте с влажной тканью, так как каждую минуту отпрепарированный надпочечник теряет в весе до 2% (Hartman, 1946). С момента извлечения надпочечника до его взвешивания должно проходить не более 1 минуты. Особое значение мы придавали тщательности удаления соединительной ткани с железы. Некоторые трудности представляет отделение надпочечников у самок, у которых левая доля надпочечника расположена под яичником, что осложняет препарирование, особенно в период кладки.

Достоверных различий по относительному весу надпочечников между самками и самцами у обследованных видов птиц нет (табл. 1), нет их даже у видов с резко выраженным половым диморфизмом в размерах (глухарь). Поэтому дальнейший анализ материала проводится нами без разбивки по полам.

Таблица 1

Относительный вес надпочечников самок и самцов птиц

Вид	Самцы			Самки		
	n	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечника, ‰	*n*	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечника, ‰
Синьга	5	1106,0	0,136±0,010	10	978,6	0,136±0,0083
Хохлатая чернеть	17	775,2	0,156±0,011	5	660,0	0,137±0,033
Кряква	7	1218,5	0,095±0,0083	6	891,6	0,088±0,0098
Свиязь	4	755,0	0,204	4	740,5	0,214
Обыкновенная чайка	19	283,3	0,184±0,0087	21	261,7	0,210±0,011
Глухарь	9	3115,5	0,051±0,0031	12	1782,5	0,057±0,0026

РЕЗУЛЬТАТЫ

Степень варьирования индекса надпочечников укладывается в рамки обычной нормы изменчивости внутренних органов птиц. Коэффициент

вариации (C) относительного веса надпочечной железы взрослых птиц колеблется от 10,7 до 27,1% (табл. 2).

Существенной разницы в степени варьирования этого признака по сезонам нет. Надпочечники молодых птиц варьируют примерно в тех же пределах, что и надпочечники взрослых. Несколько более высокий коэффициент вариации индекса надпочечников молодых ворон объясняется малым количеством обследованных птиц (всего 5 экз.).

Таблица 2

Варьирование относительного веса надпочечников птиц

Вид	Коэффициент вариации индекса надпочечников взрослых птиц, %			Коэффициент вариации индекса надпочечников молодых птиц, %
	Весна	Лето	Осень	
Обыкновенная чайка	15,1	19,7	—	21,2
Чайка малая	10,7	14,7	—	—
Хохлатая чернеть	27,1	—	18,0	—
Красноголовый нырок	24,6	—	—	—
Свиязь	20,3	—	—	—
Синьга	—	—	16,1	—
Кряква	—	—	21,7	—
Глухарь	—	—	15,4	—
Грач	17,1	—	—	20,4
Ворона	—	—	—	34,8

Индивидуальная изменчивость индекса надпочечников у птиц и млекопитающих примерно одинакова (относительный вес надпочечников у млекопитающих колеблется от 8,0 до 32,0‰).

Статистически достоверная разница величины индекса надпочечника у молодых и взрослых птиц отмечена лишь у грача (табл. 3).

Гиперфункция надпочечника продолжается очень недолго (Шварц, 1959), поэтому не всегда удается обнаружить гипертрофию надпочечных желез у молодых животных. Именно этим объясняется то, что нами не выявлена возрастная изменчивость надпочечника у других видов птиц

Таблица 3

Относительный вес надпочечников у взрослых и молодых птиц

Вид	Взрослые			Молодые (летные)		
	n	Средний вес птиц, г	Индекс надпочечников, ‰	n	Средний вес птиц, г	Индекс надпочечников, ‰
Обыкновенная чайка	29	277	0,193±0,0070	11	274	0,200±0,012
Малая чайка	17	120	0,136±0,0048	3	119	0,125
Речная крачка	—	—	—	3	142	0,216
Грач	12	475	0,113±0,0056	12	409	0,196±0,011
Сорока	—	—	—	2	242	0,286
Ворона	5	525	0,142±0,0012	5	433	0,161±0,025

(обыкновенной и малой чаек, вороны). По всей вероятности, момент резкого возрастания индекса надпочечника у птиц совпадает с подъемом молодняка на крыло.

При анализе сезонной изменчивости индекса надпочечников птиц мы имели в виду тот факт, что процесс приспособления животных к смене ус-

Таблица 4

Сезонная изменчивость относительного веса надпочечников взрослых птиц
(материал собран на юге Тюменской обл., 56° с. ш.)

Вид	Май			Июль			Сентябрь		
	n	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечников, ‰	*n*	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечников, ‰	*n*	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечников, ‰
Грач	12	475	0,113±0,0056	—	—	—	2	465	0,061 (0,055—0,0067)
Обыкновенная чайка	21	309	0,208±0,0068	29	277	0,193±0,0070	—	—	—
Малая чайка	6	121	0,158±0,0069	17	120	0,136±0,0048	—	—	—
Свиязь	5	744	0,206±0,014	—	—	—	1	730	0,195
Хохлатая чернеть	14	780	0,156±0,011	—	—	—	6	770	0,078±0,0057
Красноголовый нырок	11	870	0,162±0,012	—	—	—	1	1030	0,085
Кряква	2	1070	0,209 (0,202—0,217)	—	—	—	12	1156	0,092±0,0057
Шилохвость	1	1080	0,108	—	—	—	—	—	—
Широконоска	1	600	0,143	—	—	—	3	647	0,134 (0,122—0,155)
Серая утка	1	700	0,200	—	—	—	1	720	0,122
Чирок-трескунок	2	350	0,253 (0,190—0,316)	—	—	—	3	500	0,141 (0,104—0,163)
Чирок-свистунок	3	356	0,156 (0,146—0,174)	—	—	—	1	333	0,120
Луток	1	650	0,129	—	—	—	—	—	—
Серощекая поганка	—	—	—	—	—	—	1	600	0,128
Лысуха	—	—	—	—	—	—	3	810	0,106 (0,100—0,117)

ловий существования в зависимости от сезона года сопровождается изменением функциональной деятельности желез внутренней секреции, в первую очередь надпочечников. Литературные данные свидетельствуют о том, что во время размножения и перед наступлением зимы, т. е. в периоды, когда организм животных претерпевает физиологические перестройки, связанные со значительными тратами энергетических ресурсов, относительный вес надпочечников у многих видов млекопитающих увеличивается (Смирнов, Шварц, 1957; Шварц, 1959). Это указывает на связь активности функционирования железы с процессами приспособления животных к низким температурам и, кроме того, позволяет уловить зависимость между напряженностью жизненных процессов организма и внешним их проявлением, выражающимся в повышении размеров надпочечников. Причем активизация деятельности надпочечников лишь обеспечивает нормальную перестройку физиологической деятельности организма животных, а не является сущностью этого процесса (Шварц, 1961).

Функционирование желез внутренней секреции тесно связано с репродуктивной деятельностью животных. В частности, гормоны коры надпочечников имеют большое значение в поддержании нормального хода размножения млекопитающих. В свете сказанного мы попытались проанализировать наши данные по сезонной изменчивости надпочечников птиц (табл. 4 и 5).

Таблица 5

Относительный вес надпочечников взрослых птиц
(материал собран в Ямало-Ненецком округе, 67° с. ш.)

Вид	Июнь			Сентябрь		
	n	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечников, ‰	*n*	Средний вес птиц, *г*	Индекс надпочечников, ‰
Хохлатая чернеть	7	721	0,140 (0,105—0,180)	2	580	0,157 (0,134—0,180)
Морская чернеть	—	—	—	3	1103	0,122 (0,105—0,123)
Синьга	2	1000	0,170 (0,149—0,192)	15	1044	0,135±0,0015
Турпан	—	—	—	2	1375	0,135 (0,119—0,151)
Свиязь	13	758	0,205 (0,117—0,308)	—	—	—
Широконоска	3	580	0,115 (0,112—0,121)	—	—	—
Шилохвость	11	830	0,132 (0,073—0,180)	—	—	—
Чирок-трескунок	3	340	0,388 (0,185—0,735)	—	—	—
Чирок-свистунок	5	300	0,166 (0,126—0,196)	—	—	—
Тетерев	—	—	—	2	917	0,058 (0,053—0,063)
Рябчик	—	—	—	6	351	0,080 (0,063—0,138)
Белая куропатка	—	—	—	3	563	0,097 (0,087—0,116)
Малая чайка	6	110	0,136 (0,109—0,163)	—	—	—
Фифи	1	55	0,042	—	—	—
Турухтан	6	160	0,193 (0,106—0,250)	—	—	—
Бекас	7	93	0,193 (0,161—0,236)	—	—	—
Чернозобая гагара	1	2277	0,103	—	—	—
Болотная сова	1	385	0,114	—	—	—

Относительный вес надпочечников почти без исключения весной выше, чем осенью. Снижение индекса надпочечной железы осенью особенно четко выражено у хохлатой чернети, красноголового нырка, кряквы, грача и чирка-трескунка. Для хохлатой чернети и малой чайки эта закономерность статистически достоверна. Весенняя гипертрофия надпочечников, по-види-

мому, связана с увеличением напряженности жизненных процессов в период размножения. Это свидетельствует о том, что кортикогормоны играют аналогичную роль в поддержании репродуктивной способности млекопитающих и птиц. Однако есть и некоторые отличия в гормональной деятельности надпочечников в этих классах позвоночных. Если у самцов млекопитающих размножение не вызывает существенных изменений в размерах надпочечников, то у птиц в этот период гипертрофия надпочечников одинаково четко выражена как у самок, так и у самцов.

Увеличение надпочечников птиц в весенний период может быть связано и с миграционными энергетическими нагрузками. Известно, что весенний пролет проходит быстрее и протекает более дружно, чем осенний. Штреземан (Stresemann, 1944) установил, что весной миграция жулана длится около 60 дней, а осенью приблизительно 100 дней. Восточносибирский колючехвостый стриж (*Hirundapus caudacutus* Lath.), обладающий большой скоростью полета, осенью на перелет до мест зимовок в южной Австралии и Тасмании (более 12 тыс. *км*) тратит более 4 месяцев, а весной 1,5—2 месяца. Во время весенней миграции энергетическая нагрузка птиц выше, чем во время осенней. Большие энергетические нагрузки в весенний миграционный период и активизация физиологических процессов организма в следующий за ним период размножения и являются причинами значительного увеличения индекса надпочечников в мае. В связи с этим и относительный вес сердца у птиц достигает наивысшего значения во время весенней миграции (Добринский, 1962).

Мы уже отмечали, что осеннюю гипертрофию надпочечников у млекопитающих следует рассматривать как реакцию, способствующую настройке физиологии организма на зимний лад. У перелетных птиц надпочечники осенью не увеличиваются. Возможно, это связано с тем, что мигрантам не свойственна глубокая физиологическая перестройка организма в соответствии с зимними условиями существования, характерная для оседлых животных. Представляет интерес сезонная изменчивость относительного веса надпочечников у немигрирующих птиц; к сожалению, материалов, которые дали бы ответ на этот вопрос, пока недостаточно.

Так как относительный вес любого органа коррелирован с размерами птиц, возникает вопрос: не связано ли осеннее снижение индекса надпочечников птиц с увеличением их общего веса перед отлетом на места зимовок? Осенью уменьшается не только относительный, но и абсолютный вес изучаемого органа (табл. 6).

Таблица 6

Сезонные изменения веса надпочечников птиц

Вид	Вес надпочечников, *мг*	
	Май	Сентябрь
Красноголовый нырок	140,5	88,0
Чирок-трескунок	92,0	70,0
Кряква	224,5	110,4
Грач	98,7	28,5
Хохлатая чернеть	111,0	60,3

В октябре нами была добыта очень истощенная, больная кряква. Весила она 800 *г* (средний вес здоровых крякв в этот период составлял 1156 *г*). Относительный вес надпочечников у этой птицы был гораздо выше, чем у здоровых (0,202‰ против 0,09‰). Абсолютный вес надпочечных желез также был почти в полтора раза выше (162 *мг* против 110 *мг*).

ВЫВОДЫ

У птиц нет достоверных различий по относительному весу надпочечников самок и самцов.

Вариабельность индекса надпочечников у молодых и взрослых птиц почти одинакова. В величине варьирования этого признака у птиц и млекопитающих существенной разницы нет.

Молодые и взрослые птицы отличаются относительным весом надпочечников. Однако гипертрофия надпочечников у молодых птиц продолжается недолго и не всегда может быть обнаружена.

Наивысшего значения индекс надпочечников достигает в период размножения. К осени относительный вес надпочечных желез снижается. Характер сезонной изменчивости надпочечников птиц и млекопитающих существенно различается: у млекопитающих весенняя гипертрофия надпочечников четко выражена только у самок, у птиц — и у самок и у самцов. Для перелетных птиц осеннее увеличение надпочечников не характерно. У млекопитающих же в осенне-зимний период происходит значительная перестройка деятельности желез внутренней секреции, о чем свидетельствуют резко увеличенные надпочечники.

AN EXPERIENCE OF USING OF THE RELATIVE WEIGHT OF ADRENALS IN THE STUDY OF BIRDS ECOLOGY

L. N. Dobrinsky

Summary

Individual, ontogenetic, sexual and seasonal variability of the relative weight of adrenals was studied in 30 species of birds.

It is shown that no statistically significant differences exist between males and females on the index of adrenal glands. The degree of variability of the adrenal index is the same both in young and in adult birds. In young birds the weight of the adrenals is relatively high. In adults the weight of the adrenals reaches its highest value during the breeding season. Toward the autumn the value of this index decreases. In sick birds the adrenal index is very high.

It is suggested that the relative weight of the adrenals may be used as an index of the degree of the energetic balance of the animals in the population as a whole.

ЛИТЕРАТУРА

Дементьев Г. П. 1940. Руководство по зоологии, т. VI. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Добринский Л. Н. 1962. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дисс. Свердловск.

Кротова Л. Г. 1962. Изменение надпочечников и углеводного обмена у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в весенне-летний период.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск.

Оленев В. Г. 1961. Сезонные и возрастные изменения зобной железы у грызунов.— Первое Всес. совещание по млекопитающим. Тезисы докладов, ч. 2. М.

Оленев В. Г. 1964. Сезонные изменения некоторых морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Канд. дисс. Свердловск.

Смирнов В. С., Шварц С. С. 1957. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях.— Докл. АН СССР, т. 115, № 6.

Смирнов В. С., Шварц С. С. 1959. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18. Свердловск.

Шварц С. С. 1958. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., т. 37, вып. 2.
Шварц С. С. 1959. О роли желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования.— Труды Уральского отд. МОИП, вып. 2.
Шварц С. С. 1961. О путях приспособления наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих) к условиям Субарктики.— Проблемы Севера, вып. 4.
Юдаев Н. А. 1956. Биохимия стероидных гормонов коры надпочечников. М., Медгиз.
Christian J. J. 1957. A review of the endocrine response in rats and mice to increasing population size including delayed effects on off spring.— Lect. Rev. ser, N 57 — 2.
Christian J. J. 1961. Phenomena associated with population density.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., **47**, N 4.
Davis D. E., Christian J. J. 1960. Role of density in populations of mammalian plague reservoirs.— Bull. Organis. mond. santé, **23**, N 2—3.
Frank F. 1953. Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmaus plagen (*Microtus arvalis* Pallas).— Zool. Jahrb., **82**, H. 1—2.
Hartman F. A. 1946. Adrenal and thyroid weights in birds.— Auk, **63**, N 1.
Hartman F. A., Brownell K. A. 1961. Adrenal and thyroid weights in birds.— Auk, **78**, N 3.
Louch C. D. 1958. Adrenocortical activity in two meadow vole population.— J. Mammal., **39**, N 1.
Riddle O. 1923. Suprarenal hypertrophy coincident with ovulation.— Amer. J. Physiol., **66**.
Selye H. 1947. Text book of endocrinology. Montreal.
Stresemann E. 1944. Die Wanderungen der Blauracke.— Orn. Ber., **52**.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

СЕЗОННОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ В СУБАРКТИКЕ

Н. Н. Данилов

Проблема адаптации птиц к условиям Арктики и Субарктики обычно рассматривается в традиционном аспекте холодоустойчивости. Между тем есть веские основания считать, что не меньшее, если не большее значение, чем температурные условия, имеют условия освещенности.

Суточная длительность освещенности определяет физиологическую готовность птиц к размножению и, следовательно, начало сезона размножения. При этом первичным фактором сезонности размножения является совпадение времени размножения и появления массового корма для птенцов. Вторичный фактор — длина светового дня, вызывающая развитие гонад и приводящая их в состояние готовности к гнездованию. Непосредственное же начало гнездования определяется физиологической готовностью птиц и готовностью гнездовых биотопов.

Несмотря на то, что сезонность размножения птиц интенсивно исследовалась и исследуется, в этом вопросе еще очень много неясного. Нам кажется, что полевые наблюдения в специфических, экстремных, по терминологии Г. П. Дементьева, условиях Субарктики могут наметить пути его разрешения.

При рассмотрении особенностей сезонности размножения птиц в Субарктике (под ней понимается полоса тундр и лесотундра) мы использовали как литературные сведения, так и наши наблюдения в 1958—1963 гг. на Полярном Урале и Южном Ямале, в которых участвовали Р. И. Бирлов, М. И. Брауде, М. П. Венгеров, Ю. Н. Иванов, Е. С. Некрасов, Р. Н. Семенов, В. А. Тарчевская и А. М. Фердинанд.

Размножение наиболее обычных птиц Субарктики (см. рисунок) начинается в разное время и растянуто примерно на два месяца, т. е. почти на месяц меньше, чем на Среднем Урале (в Субарктике основная масса видов начинает кладку в июне, на Среднем Урале — в мае).

По срокам начала гнездования птиц Субарктики можно разделить на две группы: 1) откладывающие яйца до наступления весны; 2) начинающие гнездиться с освобождением части поверхности от снега. В первой группе раньше других, в конце апреля — начале мая, приступают к кладке кречеты, орланы-белохвосты, вóроны. В середине мая, еще в зимних условиях, начинает гнездиться белая сова. Эти виды обеспечены кормом — белыми куропатками, зайцами-беляками, а вóрон — благодаря хорошо выраженной в зимнее время синантропности. Из морских арктических птиц так же рано гнездятся глупыш и бургомистр. Таким образом, около половины видов этой группы составляют автохтоны Арктики и Субарктики и другую

половину — широко распространенные виды, гнездящиеся рано и в более южных широтах.

Во второй группе с наступлением весны начинают гнездиться гуси и тундряной лебедь, отличающиеся стабильностью этих сроков и начинающие в некоторые годы кладку при почти зимней обстановке (Птушенко, 1952). Немного позднее гусей приступают к гнездованию сапсан и мохноногий канюк (Дунаева, Кучерук, 1941; Осмоловская, 1948; Cade, 1959; наши наблюдения). Эти птицы занимают промежуточное положение между другими видами этой группы, начало кладки у которых приурочено к освобождению значительной части территории от снега. Поздно, с наступлением летних условий, начинают гнездиться некоторые нырковые утки (синьга, турпан, морянка) и некоторые специализированные в питании воробьиные птицы (каменка, желтая и желтоголовая трясогузки, камышевка-барсучок, пеночка-теньковка и таловка).

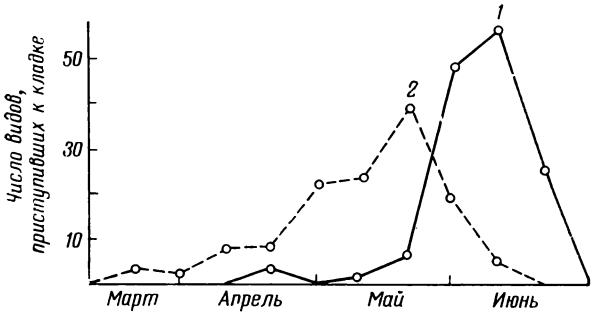

Рисунок. Время начала откладывания яиц птицами в Субарктике (*1*) и на Среднем Урале (*2*)

В размножении широко распространенных видов наблюдается общая закономерность сдвига начала кладки на более позднее время и сокращение ее продолжительности (табл. 1).

Гнездование большинства птиц в Субарктике запаздывало на 20—30 дней; свиязи — около 20 дней, желтоголовой трясогузки — около 10, дубровника — около 20 дней. Запаздывание турухтана на юге Ямала по сравнению с Данией было равно примерно 40 дням, турпана по сравнению с Южной Финляндией — около 30, лугового конька по сравнению с Англией — 70, рогатого жаворонка по сравнению с Монголией — 70—80 дням. Запаздывание сроков гнездования отмечено и в Арктике по сравнению с Субарктикой. По Л. О. Белопольскому (1957, 1957а), в районе Баренцева моря у бургомистра оно равно примерно 30 дням, моевки — 40, толстоклювой кайры и чистика — 45, обыкновенной гаги — 2 месяцам.

Из приведенных данных видно, что у разных видов запаздывание размножения проявляется неодинаково, и поэтому правило Гопкинса о запаздывании начала гнездования на 3—4 дня на каждый градус широты по мере продвижения на север имеет частный и ограниченный характер.

Вместе с тем, несмотря на запаздывание, сроки гнездования в Субарктике приходятся на более раннюю фазу весны, чем в средних широтах. И это касается не только температурных условий, но и всей ландшафтно-экологической обстановки. Приведенные широко распространенные птицы на Среднем Урале начинают кладку после исчезновения снегового покрова, некоторые — с появлением зеленой травяной растительности и листьев на деревьях, а в Субарктике — в условиях, при которых многие из них в средних широтах еще даже не прилетают на места гнездовий. Причиной этого в первую очередь является стимулирующее воздействие длительности суточной освещенности на развитие гонад, что вызывает и сокращение предгнездового периода (Белопольский, 1957; Ларионов, 1959).

Сокращение продолжительности сезона кладки в Субарктике проявляется неодинаково и не у всех видов. Длительность этого периода до 15—

Таблица 1

Сроки откладывания яиц в Субарктике (на Полярном Урале и Южном Ямале) и на Среднем Урале

Вид	Район	Число гнезд с начавшейся кладкой								
		3/IV	1/V	2/V	3/V	1/VI	2/VI	3/VI	1/VII	2/VII
Шилохвость	Субарктика	—	—	4	7	13	6	3	—	—
	Средний Урал	—	1	2	1	—	—	—	—	—
Чирок-свистунок	Субарктика	—	—	—	—	1	11	4	1	—
	Средний Урал	—	4	8	1	1	—	—	—	—
Ворона	Субарктика	—	—	—	7	1	—	—	—	—
	Средний Урал	15	23	7	5	7	1	—	—	—
Черноголовый чекан	Субарктика	—	—	—	—	2	1	1	—	—
	Средний Урал	—	—	—	2	8	2	2	—	—
Каменка	Субарктика	—	—	—	—	—	2	2	—	—
	Средний Урал	—	4	4	7	2	1	—	—	—
Белобровик	Субарктика	—	—	—	—	14	32	—	—	—
	Средний Урал	—	—	2	3	6	3	1	2	—
Рябинник	Субарктика	—	—	—	—	35	28	3	—	—
	Средний Урал	3	26	20	13	12	1	1	—	—
Варакушка	Субарктика	—	—	—	—	6	13	6	—	—
	Средний Урал	—	—	2	2	4	1	—	—	—
Белая трясогузка	Субарктика	—	—	—	—	2	12	9	—	—
	Средний Урал	—	3	16	10	8	4	3	—	—
Желтая трясогузка	Субарктика	—	—	—	—	—	10	3	—	—
	Средний Урал	—	—	1	6	3	1	—	—	—
Юрок	Субарктика	—	—	—	—	1	6	3	—	—
	Средний Урал	—	1	2	3	5	—	—	—	—
Чечетка	Субарктика	—	—	—	—	1	14	7	3	3
Овсянка-крошка	Субарктика	—	—	—	—	—	19	4	2	—
Пеночка-весничка	Субарктика	—	—	—	—	1	2	3	—	—
	Средний Урал	—	—	1	2	4	1	1	—	—

20 дней наблюдалась на Южном Ямале у свиязи, хохлатого нырка, вороны, белой, желтой и желтоголовой трясогузок, лугового конька, каменки, черноголового чекана, рябинника, белобровика, юрка, тростниковой овсянки, фифи, мородунки. До 25—30 дней период кладки растянут у чирка-свистунка, краснозобого конька, пеночки-веснички, овсянки-крошки и лапландского подорожника. Еще более продолжителен — 45 дней и более — у чечетки и шилохвости. Значительную растянутость сроков яйцекладки у галстучников, белохвостых песочников, лапландских подорожников и чечеток на востоке Большеземельской тундры отмечал Н. А. Гладков (1962); у чечеток, краснозобых коньков и пуночек в низовьях р. Лены — В. И. Капитонов и Ф. Б. Чернявский (1960); у обыкновенной гаги на Восточном Мурмане — Т. Д. Герасимова (1954); у кулика-дутыша на Аляске — Пителка (Pitelka, 1959). Начало кладки у белой совы в Хромской губе С. М. Успенский и С. Г. Приклонский (Uspenski, Priklonski, 1961) наблюдали в течение полумесяца. Еще более продолжительны сроки кладки морских птиц Восточного Мурмана: серебристая чайка — 37 дней,

морская чайка, полярная крачка и чистик — до 40 дней, кайра и тупик — до 50—55 дней (Белопольский, 1957).

Таким образом, более длительный сезон откладывания яиц наблюдается преимущественно у арктических и субарктических птиц, связанных с этой территорией происхождением. В данном случае нас интересуют не причины растянутости сезона откладывания яиц, а длительность функционирования гонад и способности к размножению. Субаркты и освоившие Субарктику такие широко распространенные виды, как шилохвость, отличаются в этом отношении от большой группы птиц, только недавно проникших в ее южные районы. Более длительное функционирование гонад (пока речь идет только о длительности сезона размножения) дает первым несомненное преимущество, так как позволяет возобновить кладку при потере первой.

Вопрос о повторных кладках и нескольких выводках в Субарктике недостаточно ясен, и наблюдений подобного рода очень мало. Двукратное выведение птенцов не доказано, но оно предполагается у чечетки (Портенко, 1939; Владимирская, 1948; Peiponen, 1957, 1962) и пуночки (Успенский, 1963). Таким образом, для Субарктики характерно однократное выведение птенцов, а если и имеются отдельные исключения (только у субарктических видов), они не меняют общей картины.

Повторные кладки при гибели яиц достоверно установлены у ряда морских субарктических птиц (Слепцов, 1948; Кафтановский, 1951; Герасимова, 1954; Белопольский, 1957), причем у толстоклювой и тонкоклювой кайр удавалось получить по 2—4 кладки (М. М. Слепцов предполагал, что можно вызвать 6—7 раз). По Ю. М. Кафтановскому (1951), первые и вторые кладки были у всех пар, а третьи — только у 62%, М. М. Слепцов (1948) наблюдал повторные кладки у 64% тонкоклювых и 45% толстоклювых кайр.

По нашим наблюдениям, на Полярном Урале и Южном Ямале повторные попытки гнездиться после гибели первой кладки бывают у шилохвости, чирка-свистунка, чечетки, варакушки, овсянки-крошки. Установлено, что хрустаны, фифи, мородунки, рябинники, белобровики, белые, желтые и желтоголовые трясогузки, юрки не пытались гнездиться повторно. Косвенным подтверждением этого мы считаем (хотя признаем зависимость и от других причин) уменьшение числа яиц у повторно гнездящихся видов в поздних кладках (табл. 2).

Таблица 2

Средняя величина кладки в разное время сезона гнездования

Вид	16 — 31 мая		1 — 15 июня		16 — 30 июня	
	n	*M*	*n*	*M*	*n*	*M*
Шилохвость	10	9,0	10	8,0	—	—
Варакушка	—	—	10	5,6	4	5,0
Рябинник	—	—	50	5,4	8	5,4
Белобровик	—	—	21	5,3	6	5,4
Белая трясогузка	—	—	7	5,4	10	5,3
Чечетка	—	—	6	5,0	11	5,0
Овсянка-крошка	—	—	3	5,3	9	5,5

Число яиц в июльских кладках у овсянки-крошки было меньше, а у чечеток не отличалось от июньских.

Кроме этих двух групп, различающихся длительностью сезона размножения и особенностями его протекания, в третью группу входят автохтонные арктические и субарктические виды, имеющие укороченный и синхронизированный сезон гнездования. В нее входят гусеобразные (тунд-

ряной лебедь, белый гусь, белолобый гусь, пискулька, краснозобая, черная и белощекая казарки, а также широко распространенный гуменник) с длительным периодом насиживания и развития птенцов и некоторые поздно гнездящиеся кулики. В частности, сюда, по нашим наблюдениям, относятся хрустаны, у которых на Полярном Урале различия в сроках кладки составляли менее недели. В популяции белого гуся западного побережья Гудзонова залива от появления первого яйца до вылупления последнего птенца проходит всего 38—40, канадского гуся — 39 дней (MacInes, 1962). У птиц этой группы не бывает повторных кладок, что для белых гусей о-ва Врангеля показал Л. А. Портенко (1937).

Физиологические механизмы развития гонад представляют собой сложное взаимодействие экзогенных стимулирующих воздействий (в основном длительности освещения) и эндогенного, более или менее автономного физиологического ритма. Роль экзогенных и эндогенных факторов у разных птиц может быть различна (Landsborough, 1950). Об отсутствии ясности в этом вопросе можно судить по тому, что крупные специалисты в этих вопросах по-разному подходят к нему. Так, Маршалл (Marshall, 1959, 1961) считает, что при переходе от тропиков к более северным широтам эндогенный ритм гонадотропной деятельности гипофиза превалирует над внешними световыми воздействиями, а Фарнер (Farner, 1959) избегает говорить о внутреннем ритме и рассматривает только световую регуляцию. При этом речь идет о птицах, зимующих в Северном полушарии с выраженными сезонными изменениями освещенности, т. е. вне тропических районов. Все это касается в первую очередь начальной стадии развития гонад — аксцелерации (по Марашаллу), в то время как кульминация больше зависит от внешних условий и определяется ими (Светозаров, Штрайх, 1941; Поликарпова, 1941; Marshall, 1959, и др.).

Пролить свет на особенности функционирования гонад птиц в Субарктике могли бы сведения о сезонных изменениях их, но наблюдений такого рода почти нет. Только Л. О. Белопольский (1957) проследил изменения половых желез морских птиц Баренцева моря, а О. И. Семенов-Тян-Шанский (1959) — белой куропатки в Лапландском заповеднике. По этим сведениям развитие семенников и яичников тонкоклювой и толстоклювой кайр, моевки на Восточном Мурмане начинается в конце апреля — начале мая, достигает кульминации в конце мая — начале июня, заметно регрессирует в конце июня — начале июля. Короткохвостые поморники появляются на местах гнездовий с развитыми у самцов семенниками, а яичники самок находятся в это время на самых начальных стадиях активации. Самцы серебристых чаек появлялись с начавшими развиваться семенниками, а у самок активация происходила по прилете. У всех этих видов гонады активировались при круглосуточном или близком к нему освещении. У новоземельских толстоклювых кайр кульминация приходится на более позднее время и соответственно позднее начинается угасание. Семенники белых куропаток начинали увеличиваться в конце марта, достигая кульминации к концу мая, а к концу июня они уже регрессировали (инволюировали). Л. А. Портенко (1939) отмечал начало увеличения семенников чечеток 23 марта, яичников белой куропатки — в середине марта. Сапсаны тундряного подвида, по Г. П. Дементьеву (1961), имеют на пролете в средних частях СССР гонады в стадии покоя. Ирвинг (Irving, 1960) отмечал, что у прилетевших на Аляску горных коньков семенники были меньше половины максимальных размеров.

По нашим наблюдениям, рогатые поганки, шилохвости, свиязи, хохлатые чернети появляются на Среднем Урале с начавшими развиваться семенниками и яичниками на самых ранних стадиях активации. В низовья р. Оби они прилетают с полностью развитыми семенниками и сильно увеличенными яичниками. С развитыми семенниками появлялись в Субарктике чирки-свистунки, длинноклювые крохали, мородунки, хрустаны,

каменки, черноголовые чеканы, варакушки, рябинники, темнозобые дрозды, пеночки-веснички и таловки, камышевки-барсучки, сибирские завирушки, камышовые овсянки. Гонады золотистых ржанок, белохвостых песочников, фифи, части белобровиков и юрков еще не достигали полного развития.

Все это свидетельствует о различиях в пороговых величинах длительности освещенности, стимулирующих развитие гонад. Причем, как правило, у субарктических и арктических птиц они выше и близки к круглосуточному освещению, а у проникающих в Субарктику видов — ниже, и эти птицы прилетают с полностью созревшими семенниками. Очевидно, популяции одного вида, обитающие в разных широтах, различаются пороговыми величинами освещенности, влияющими на развитие гонад и другие функции (Дольник, 1963; Farner, 1960). В данном случае такие различия имеют совместно обитающие виды, но относящиеся к разным по степени освоения субарктических условий группам. Из этого следует, что «устойчивое» освоение их сопровождается повышением пороговых величин чувствительности к освещенности. Для большинства субарктических автохтонных видов при изменении климатических условий в сторону похолодания отступление в более южные районы с меньшей длительностью дня невозможно.

Ранее мы отмечали, что эти две группы птиц отличаются длительностью функционирования гонад. В. Р. Дольник (1964) предложил гипотетическую модель механизма фотопериодического контроля эндогенного ритма половой цикличности птиц. В соответствии с его схемой запаздывание размножения и сокращение длительности функционирования гонад обусловлены изменением пороговых величин освещенности и расходованием нейросекрета гипоталамуса при разной длине дня (по результатам исследований Oksche, Laws and Farner, 1958; Farner, 1959). Эта модель удовлетворительно объясняет особенности размножения проникающих в Субарктику птиц и совершенно неприменима к группе субарктических видов с длительным сезоном гнездования. Очевидно, в этом случае происходят глубокие изменения гормональной деятельности. Для объяснения явления можно предложить основывающуюся на довольно многочисленных косвенных показаниях гипотезу о том, что в связи с высоким порогом световой чувствительности (имеется в виду длительность освещения) уменьшается реагирование гипоталамуса на свет и на первое место выступают иные факторы, регулирующие выделение нейросекрета, в частности кормовые условия. Косвенных подтверждений предлагаемой гипотезы довольно много можно найти у Л. О. Белопольского (1957). Она удовлетворительно объясняет и многочисленные в Арктике случаи негнездования птиц, при которых гонады часто не достигают полного развития (Marshall, 1952; Barry, 1962).

Третья группа птиц, состоящая преимущественно из автохтонов Субарктики и Арктики, на первый взгляд, по особенностям сезона размножения сходна с группой проникающих в Субарктику видов. Отличия становятся заметны в годы со значительными отклонениями весенних условий. У видов этой группы сроки гнездования почти не меняются, в то время как у проникающих видов они сдвигаются. С. М. Успенский (1963) наблюдал, что при очень запоздалом наступлении благоприятных условий они страдают сильнее прочих птиц: уменьшается число яиц в кладках и часть особей не гнездится. Единственно возможным объяснением этому может быть более строгий и менее корректируемый внешними условиями эндогенный ритм развития гонад, приводящий к кульминации в строго определенный период. В связи с этим интересны сведения С. М. Успенского, Р. Л. Беме и А. Г. Велижанина (1963) о том, что белые гуси иногда теряют яйца, еще не достигнув мест гнездовий. Роль света в стимуляции начальных стадий развития недостаточно ясна. Во всяком случае есть

наблюдения, что гонады некоторых птиц начинают увеличиваться на путях пролета.

В заключение можно сказать, что по особенностям сезона размножения в Субарктике можно выделить три группы птиц:

1) проникающие в Субарктику виды с поздними сроками гнездования и сокращенным периодом кладки;

2) субарктические и широко распространенные виды с растянутым периодом кладки;

3) субарктические и некоторые широко распространенные виды с коротким и постоянным периодом кладки.

Механизм функционирования гонад птиц первой группы может быть объяснен особенностями гормональной деятельности. Для двух других групп требуются экспериментальные исследования.

SEASONAL FLUCTUATIONS IN THE BREEDING OF BIRDS IN THE SUBARCTIC

N. N. Dantlov

Summary

In autochthonous species and species which are widely distributed in different areas including tundras, nesting in the Subarctic commences before spring conditions set in. In most species nesting activity starts as soon as part of the ground surface is released from snow and the peak of egg-laying is reached in June. In Subarctic all species breed under ecologically earlier conditions than in temperate latitudes.

Species that penetrate in the Subarctic from more southern latitudes usually have a later and shorter nesting period and no repeated clutches. The majority of autochthonous and widely distributed species have a prolonged nesting season and several clutches. In both groups there is a shifting of the threshold value of light intensity to which the gonads are reacting. In the second group deep changes seem to occur in hormonal activity. Some autochthonous and widely distributed species of Anseres and Limicolae have a short and strictly defined period of egg-laying, probably determined by endogenic regulation of the gonads. If spring is retarded cold, their breeding activity diminishes and no nesting occurs in part of the birds.

Adaptations to Subarctic conditions consist in changes in the activity of the hormonal system which controls breeding, and in the reaction to the ecological conditions under which nesting commences. These changes are decisive in adaptation to life in the Subarctic.

ЛИТЕРАТУРА

Белопольский Л. О. 1957. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. Изд-во АН СССР.

Белопольский Л. О. 1957а. Некоторые адаптивные особенности размножения морских колониальных птиц в Арктике.— Зоол. ж., т. 26, вып. 3.

Владимирская М. И. 1948. Птицы Лапландского заповедника.— Труды Лапландского запов., вып. 3.

Герасимова Т. Д. 1954. Экология гаги Мурманского побережья и методы рационализации гагачьего хозяйства.— Уч. зап. МГПИ им. Потемкина, т. 28, № 2.

Гладков Н. А. 1962. Материалы по птицам окрестностей Воркуты (восток Большеземельской тундры).— Орнитология, вып. 4.

Дементьев Г. П. 1951. Отряд хищные птицы.— В кн.: «Птицы Советского Союза», т. 1. М., изд-во «Советская наука».

Дольник В. Р. 1963. Количественное исследование закономерностей весеннего роста семенников у нескольких видов вьюрковых птиц (Fringillidae).— Докл. АН СССР, т. 149, № 1.

Дольник В. Р. 1964. О механизме фотопериодического контроля эндогенного ритма половой цикличности птиц.— Зоол. ж., т. 43, вып. 5.
Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. 1941. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. серия, отд. зоол., вып. 4 (19).
Капитонов В. И., Чернявский Ф. Б. 1960. Воробьиные птицы низовьев Лены.— Орнитология, вып. 3.
Кафтановский Ю. М. 1951. Чистиковые птицы Восточной Атлантики. М., Изд. МОИП.
Ларионов В. Ф. 1959. Соотношение времени прилета и размножения кряквы.— Орнитология, вып. 2.
Осмоловская В. И. 1948. Экология хищных птиц полуострова Ямал.— Труды Ин-та географии АН СССР, вып. 41.
Поликарпова Е. Ф. 1941. Внешние факторы и половой цикл птиц.— Журн. общей биологии, т. 2, вып. 1.
Портенко Л. А. 1937. Птицы острова Врангеля.— Проблемы Арктики, вып. 3.
Портенко Л. А. 1939. Фауна Анадырского края.— Труды Научно-исслед. ин-та полярного землед., животнов. и промысл. хоз-ва, серия «Промысловое хоз-во», вып. 5 и 6.
Птушенко Е. С. 1952. Отряд гусеобразные, подсемейство гусиные. В кн.: «Птицы Советского Союза», т. 4. М., изд-во «Советская наука».
Светозаров Е., Штрайх Г. 1941. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных.— Усп. совр. биологии, т. 14, вып. 1.
Семенов-Тян-Шанский О. И. 1959. Экология тетеревиных птиц.— Труды Лапландского запов., вып. 5.
Слепцов М. М. 1948. Метод изучения размножения птиц по яичникам.— Охрана природы, вып. 5.
Успенский С. М. 1963. Экология и география птиц в Советской Арктике и Субарктике (к проблеме «Жизнь в экстремных условиях»). Автореф. дисс. М.
Успенский С. М., Беме Р. Л., Велижанин А. Г. 1963. Авифауна острова Врангеля.— Орнитология, вып. 6.
Barry T. W. 1962. Effect of late seasons on Atlantic brant reproduction.— J. Wildlife Manag., **26**, N 1.
Cade T. J. 1959. Ecology of the peregrine and gyrfalcon populations in Alaska.— Univ. Calif. Publs Zool., **63**, N 3.
Farner D. S. 1959. Photoperiodic control of annual gonadal cycles in birds. Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. N. Y.— London.
Farner D. S. 1960. Metabolic adaptations in migration.— Proc. II Internat. Ornithol. Congr. Helsinki.
Irving L. 1960. Birds of Anaktivuk Pass, Kobuk and Old Crow. A study in Arctic adaptation.— Unit. Stat. Nat. Museum.
Landsborough T. A. 1950. Factors determining the breeding seasons of birds. An introductory review.— Ibis, **92**, N 2.
Maclnes Ch. D. 1962. Nesting of small Canada geese near Eskimo Point, Northwest territories.— J. Wildlife Manag., **26**, N 3.
Marshall A. J. 1952. Non-breeding among Arctic birds.— Ibis, **92**, N 2.
Marshall A. J. 1959. Iinternal and environmental control of breeding.— Ibis, **101**, N 3—4.
Marshall A. J. 1961. Reproduction, biology and comparative physiology of birds, v. 2. N. Y.— London.
Oksche A., Laws D., Farner D. S. 1958. The daily photoperiod and neurosecretion in birds.— Anat. Rec., **30**, N 433.
Peiponen V. 1957. Wechselt der Birkenzeisig, *Carduelis flammea* (L.). sein Brutgebiet wärend des Sommers? — Ornis fennica, **34**, N 2.
Peiponen V. A. 1962. Über Brutbiologie, Nahrung und geographische Verbreitung des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*).— Ornis fennica. **39**, N 2.
Pitelka F. A. 1959. Numbers, breeding, schedule and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska.— Condor, **61**, N 4.
Uspenski S. M., Priklonski S. G. 1961. Zur Biologie der Schnee-Eule in Nordost-Siberien.— Der Falke, N 12.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

О СООТНОШЕНИИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Л. Я. Топоркова

Изучая географическую изменчивость *Rana terrestris* Andrz. (Топоркова, 1964, 1964а, 1965) и *Rana temporaria* L., обитающих на Урале, мы обратили внимание на разное соотношение морфологической и экологической дифференцировки популяций.

Оба вида лягушек широко распространены на Урале, встречаясь в степной, лесостепной зонах, в тайге и тундре и заходя за Полярный круг. Но характер освоения территорий у этих видов различен. Остромордые лягушки предпочитают биотопы, расположенные на равнинах. Только на Южном и Среднем Урале они обитают в горах совместно с травяными лягушками. Последние встречаются в горах с Южного до Полярного Урала включительно, но отсутствуют в степи, лесостепи и тундре Зауралья. На Среднем Урале травяные лягушки обычны не только в горах, но и на равнинах.

Мы изучали изменчивость данных видов на участке ареала между 50°50′—67°20′ с. ш. и 57°30′—67° в. д.

Учитывалась изменчивость общепринятых в систематике бесхвостовых амфибий признаков: относительной длины головы (*L/L. C.*), голени (*L/T*), пяточного бугра (*Dp./C. int*), индекса длинноногости. Последний можно определить, если прижать голени к бедрам и расположить их на обеих ногах перпендикулярно продольной оси тела. В случае, когда голеностопные сочленения не соприкасаются, индекс принимается за 1, соприкасаются — 2, заходят друг за друга — 3 (Терентьев, Чернов, 1949).

Наблюдения показали, что, хотя остромордые и травяные лягушки и близкородственные виды, проявление изменчивости у них неодинаково.

В пределах исследованного участка ареала для остромордых лягушек можно выделить зоны отчетливо выраженной клинальной изменчивости нескольких признаков (рисунок). Границы зон клинальной изменчивости примерно совпадают с границами ландшафтных зон. С некоторым допущением можно говорить, что между 50 и 53° с. ш. обитают степные популяции остромордых лягушек, у которых индексы длины головы (*L/L. C.*) и голени (*L/T*) увеличиваются с юга на север, а индекс пяточного бугра (*Dp/C. int*) уменьшается в этом направлении. Между 53 и 57° с. ш. обитают лесостепные популяции, у которых индексы головы и голени уменьшаются с юга на север, а индекс пяточного бугра становится больше. Лесные популяции между 57 и 60° с. ш. имеют противоположное лесостепным направление изменчивости указанных признаков.

Индекс головы в степных популяциях колеблется в пределах 3,11—3,48, индекс голени — 1,93 — 2,18, индекс пяточного бугра — 1,40 — 1,68;

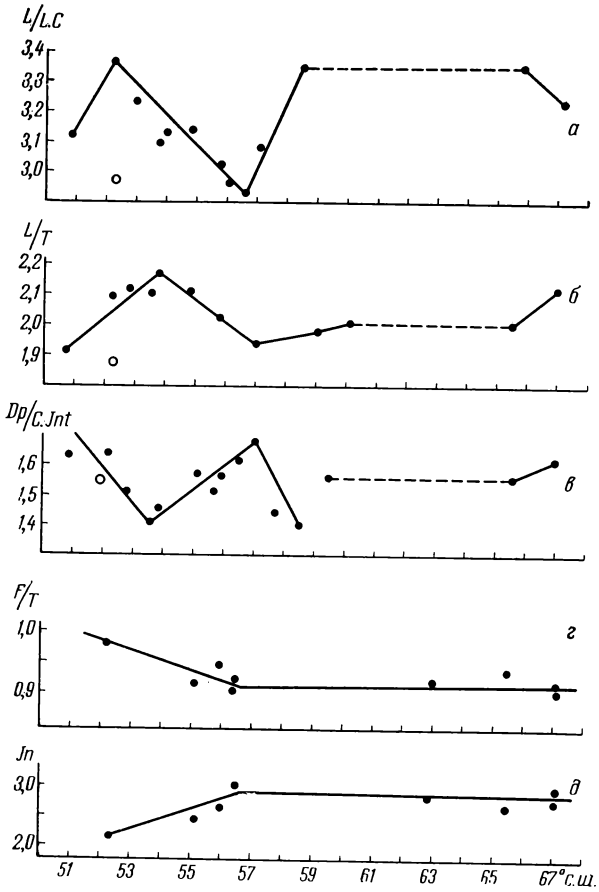

Рисунок. Географическая изменчивость морфологических признаков остромордых и травяных лягушек

а — относительная длина головы остромордых лягушек; *б* — относительная длина голени остромордых лягушек; *в* — относительная длина пяточного бугра остромордых лягушек; *г* — отношение длины бедра к голени у травяных лягушек; *д* — индекс длинноногости травяных лягушек; белый кружок — Зилаирская популяция

в лесостепных популяциях: $L/L.C. = 2{,}91—3{,}28$. $L/T = 1{,}95—2{,}18$; $Dp/C.\ int = 1{,}40—1{,}68$; в лесных популяциях: $L/L.C. = 2{,}91—3{,}44$; $L/T = 1{,}95—1{,}98$; $Dp/C.\ int = 1{,}39—1{,}68$.

Хотя по абсолютному значению признаков описанные группы популяций почти не отличаются друг от друга, противоположное направление их изменчивости по данным признакам свидетельствует, на наш взгляд, о начальных этапах морфологической дифференцировки. Лидикер (Lidicker, 1960) полагает, что такая форма изменчивости ограничивает популяции специфической генетической истории, которые заслуживают даже выделения в подвиды. Интересно отметить, что не все морфологические признаки остромордых лягушек на изученном участке ареала проявляют характер изменчивости, подобный вышеописанному. Так, степные, лесостепные и лесные популяции по индексу длинноногости и окраске спины входят в один клин. Индекс длинноногости неуклонно возрастает от 50 к 60° с. ш. с 1,2 до 3, а процент встречаемости особей с белой срединной полосой на спине в этих широтных пределах падает от 85 до 22. Эти факты укрепляют наше мнение о том, что данные группы популяций нельзя еще возвести в ранг подвида, тем более что и по своей экологии они не имеют существенных отличий. Размножение у них начинается в последних числах апреля — начале мая. Общее развитие длится 65—70 дней. У взрослых хорошо выражен ритм суточной активности. Питаются исключительно наземными беспозвоночными.

Особого внимания заслуживают популяции остромордых лягушек с Зилаирского плато (52°15′ с. ш.) и из тундры (67° с. ш.). Зилаирские остромордые лягушки от ближайших изученных популяций удалены на 180—200 *км*. В экологии этих лягушек нам не удалось выявить каких-либо особенностей, но их морфологические отличия отвечают требованиям, которые современные систематики предъявляют к подвиду. Во-первых, особи с Зилаирского плато не подчиняются общему направлению изменчи-

вости по ряду морфологических признаков (см. рисунок). Во-вторых, животные, составляющие эту популяцию, отличаются от животных других популяций крупной головой ($L/L.\ C. = 2{,}89$), коротким бедром ($F/T = 0{,}86$), длинной голенью ($L/T = 1{,}89$) и очень длинными задними конечностями (индекс длинноногости — 3). Соотносительный рост головы и тела близок к изометрическому при $\alpha = 0{,}99$, в то время как в ближайших популяциях наблюдается отрицательная аллометрия и $\alpha = 0{,}93$ (Топоркова, 1964). Окраска спины у большинства животных однотонная или пятнистая, часто встречаются почти черные особи, отсутствующие в других популяциях.

Если степень морфологической дивергенции зилаирской популяции остромордых лягушек не соответствует степени экологической дивергенции, то в тундровых популяциях дело обстоит иначе. Тундровые остромордые лягушки не входят в общий клин изменчивости индекса длинноногости. Задние конечности их очень короткие, индекс длинноногости равен 1, в других популяциях он колеблется у взрослых самцов от 1,3 до 3. Своеобразны пропорции задних конечностей: бедро равно или больше голени. В других популяциях обычно голень длиннее бедра. У лягушек из тундры константа относительного роста головы ($\alpha = 0{,}86$) и голени ($\alpha = 0{,}69$) сравнительно невелика. У степных и таежных лягушек константа роста головы равна 0,93—0,99 голени, $\alpha = 0{,}79$—$0{,}92$. Большинство особей (88%) не имеют на спине продольных полос.

Своеобразна и экология тундровых лягушек. Для них характерно очень быстрое развитие. Размножение начинается в середине июня, а в конце июля — начале августа наблюдается массовый выход молодых. Максимальная длительность метаморфоза 45—55 дней, несмотря на то, что температура воды в этот период далека от оптимальной (13—15°, часто падает до 0°). Если даже при таких условиях развитие протекает с максимальной для вида скоростью, то в этом нельзя не видеть специфического приспособления к существованию на Крайнем Севере. Отличаются тундровые остромордые лягушки и по питанию. Наряду с наземными беспозвоночными животными в желудках лягушек встречаются плавунцы и их личинки, личинки стрекоз, пиявки, что сближает их с водными формами лягушек. Часто в желудках попадаются хвоинки ели и лиственницы, возможно, они играют роль в обеспечении организма витаминами. Питание водными животными свидетельствует, во-первых, о своеобразии способа питания, во-вторых, о том, что лягушки придерживаются водоемов и бывают в них вне периода размножения. Для популяций лесной и лесостепной зон это нехарактерно. Лягушки в степях тоже находятся у водоемов в течение всей жизни, но питаются они только наземными животными.

Таким образом, тундровые остромордые лягушки характеризуются комплексом морфологических и экологических особенностей, по своим масштабам соизмеримым с особенностями подвида. Мы относим лягушек из тундры Заполярья к подвиду *Rana terrestris issaitschikovi* Terentjev, 1927, который был описан по экземплярам из-под Архангельска.

Другой изученный нами вид амфибий — травяная лягушка — обнаруживает гораздо меньшую морфологическую дифференцировку. На участке ареала с 52° до 67°5′ с. ш. удалось выявить только две группы популяций, отличающиеся направлением изменчивости некоторых морфологических признаков. Между 52 и 57° с. ш. обитают популяции с выраженной клинальной изменчивостью относительной длины головы, бедра и индекса длинноногости (см. рисунок). В популяциях между 57 и 67° с. ш. эти признаки стабилизируются и травяные лягушки из лесной зоны и зоны тундр, разделенные многими сотнями километров, морфологически друг от друга не отличаются. Они характеризуются средними размерами головы ($L/L.C. = 3{,}22$—$3{,}34$), бедро меньше голени ($F/T = 0{,}91$—$0{,}95$).

Относительная длина голени по сравнению с южными популяциями значительна ($L / T = 1{,}80—1{,}96$), индекс длинноногости высок (2,7—3). Окраска спины бурая с мелкими темными пятнами. Животные со светлой полосой на спине встречаются весьма редко.

Самая южная популяция травяных лягушек с 52°15′ с. ш. несколько отличается по морфологии от других популяций. Животные этой популяции имеют небольшую голову ($L/L.\ C. = 3{,}47$), хотя темп аллометрического роста довольно высок ($\alpha = 0,\ 99$). Бедро и голень у них почти равны ($F / T = 1{,}0$), голень короткая ($L / T = 2{,}04$), индекс длинноногости 2. Большинство особей имеет бурую спину с мелкими темными пятнами, как и в других популяциях, но здесь значительный процент падает на животных с намечающейся светлой полосой на спине. Экология этой популяции не отличается от экологии популяций, обитающих на Среднем Урале (см. таблицу.).

Таблица

Экологическая характеристика популяций *Rana temporaria* с разных широт

Характеристика	Южный Урал 52° 15′ с. ш.	Средний Урал 50° 30′ с. ш.	Полярный Урал 67° 5′ с. ш.
Пробуждение после зимовки	20—25/IV	22—27/IV	5—12/VI
Начало икрометания	25/IV—1/V	26/IV—3/V	14—15/VI
Место икрометания	Замкнутые и проточные водоемы, глубина 1,5 — 2*м*	Замкнутые и проточные водоемы, глубина 1—1,5 *м*	Чаще замкнутые водоемы, глубина от 20 *см* до 1 *м*
Длительность эмбрионального развития, дни	18—25	13—26	5—15
Длительность личиночного развития до появления задних конечностей, дни	—	18—35	21—32
Общий срок развития, дни	60—65	70—75	43—50
Длительность активной жизни, дни	140—150	140—150	80—95
Наибольшая суточная активность	Между 20 и 2 час. ночи	Между 20 и 2 час. ночи	Ритм суточной активности не выражен
Питание	Наземные беспозвоночные	Наземные беспозвоночные	Наземные и водные беспозвоночные; вегетативные части растений

Травяные лягушки из Заполярья имеют общую с лесными популяциями морфологическую характеристику, а по экологии они сильно отличаются от других изученных популяций. Материалы, приведенные в таблице, свидетельствуют об экологической специфике тундровых лягушек, которая заключается в ускоренном развитии, отсутствии суточного цикла активности, питании не только наземными, но и водными беспозвоночными (Топоркова, Зубарева, 1965). Таким образом, можно говорить, что дифференцировка затронула экологию тундровых травяных лягушек, но не коснулась их морфологии, в противоположность остромордым лягушкам Заполярья, где налицо экологическая и морфологическая дифференциация.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании вышеизложенного материала мы приходим к заключению, что в пределах Урала у некоторых видов амфибий наблюдается внутривидовая дивергенция по морфологическим и экологическим признакам.

Степень морфологической и экологической дифференциации у близкородственных видов амфибий, обитающих в одних географических преде-

лах, может быть неодинакова. В этом мы видим проявление видовой специфики.

Не всегда морфологические изменения популяций, соответствующие по масштабам подвидовым, сопровождаются значительными изменениями в экологии и наоборот. Популяции могут характеризоваться специфической экологией, но не отличаться морфологически.

В том случае, когда популяция или группа популяций амфибий отличается комплексом морфологических и экологических признаков, можно говорить о подвидах.

ON THE RELATION BETWEEN MORPHOLOGICAL AND BIOLOGICAL DIFFERENTIATION OF POPULATIONS

L. Ya. Toporkova

Summary

The variatin of *Rana terrestris* and *Rana temporaria* was studied on a stretch of their habitat between 50°51′—67°20′ N and 57°30′—67°E.

Zones of distinct clinal variation of several characters were recognised for *R. terrestris*. The boundaries of these zones coincide approximately with the boundaries of landscape zones. The groups of steppe, forrest-steppe and forest populations do not differ from one another in respect to the absolute value of the characters, but the opposite trend of the variation is indicative of early stages of morphological differentiation. No essential differences were observed on the ecology of the investigated groups of populations. In *R. temporaria* morphological divergence is far less expressed. Observations show that morphological changes in populations, corresponding in scale to subspecific changes, are not necessarily accompanied by significant ecological changes and vice versa. Populations may be characterised by a specific ecology without being morphologically different.

ЛИТЕРАТУРА

Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., изд-во «Советская наука».

Топоркова Л. Я. 1964. Изучение закономерностей географической изменчивости остромордых лягушек. Вопросы герпетологии. Изд-во ЛГУ.

Топоркова Л. Я. 1964а. Географическая изменчивость аллометрического роста у двух видов рода *Rana*. Вопросы внутривидовой изменчивости позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы докладов. Свердловск.

Топоркова Л. Я. 1965. О географической изменчивости морфологических признаков у амфибий.— Научные доклады высш. школы, биол. науки, № 1.

Топоркова Л. Я., Зубарева Э. М. 1965. Материалы по экологии травяных лягушек на Полярном Урале.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 1.

Lidicker N. 1960. An analysis of interspecific variation in the hangoroo rat *Dipodomys merrianii*.— Univ. Calif. Publs Zool., 64, N 2.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ У ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ И ИХ ГРАНИЦЫ

В. Е. Береговой, Ю. И. Новоженов

В связи с успешным соединением классического дарвинизма с достижениями экспериментальной и теоретической генетики в начале XX в. появилась возможность не только констатировать конечные результаты эволюции, но и наблюдать непосредственно конкретные эволюционные преобразования, происходящие в популяциях (Четвериков, 1926, 1928; Шмальгаузен, 1946; Тимофеев-Ресовский, 1958, 1959; Fisher, 1930, 1931; Haldane, 1932; Wright, 1931, 1949; Timofeeff-Ressovsky, 1940; Huxley, 1945; Dobzhansky, 1951; Mayr, 1963). С этим связано появление экспериментальных и полевых исследований и теоретических обобщений, раскрывающих и конкретизирующих основные пути различных генетических преобразований, ведущих к формированию внутривидовых систематических категорий. Становится ясным, что эволюционные изменения происходят на популяционном уровне. Концепция популяции как сообщества индивидуумов с общим интегрированным генофондом и стабильной генетической конституцией (Тимофеев-Ресовский, 1958; Wright, 1931; Dobzhansky, 1950, 1957) стимулирует интерес к поискам и изучению популяций в полевых условиях. При этом прежде всего возникает вопрос о границах и размерах элементарных популяций у различных видов.

Несмотря на то, что в настоящее время популяции изучаются по разнообразнейшим признакам и различным методам, по-прежнему самыми удобными объектами для этой цели остаются полиморфные виды. На полиморфных видах различной систематической принадлежности установлено, что популяции различаются весьма постоянным соотношением частот генов и проявляют существенную стабильность во времени (Dobzhansky, 1924, 1933; Diver, 1929; Timofeeff-Ressovsky, 1932, 1945; Goldschmidt, 1944; H. a. M. Gordon, 1950; Komai, Chino, Hosino, 1950, 1951; Hovanitz, 1953; Komai, 1956; Carson, 1958; Owen, Wiegert, 1962). Фактический материал показывает, что и на сплошном ареале при наличии потока генов могут формироваться достаточно устойчивые популяции и их группировки, причем они могут быть определены не только биотопическими границами и обусловленной этим изоляцией, но и специфическим для них соотношением частот генов. Детальный анализ частот генов в популяциях пецилий (*Platypoecilius maculatus* Pisces, Cyprinodontidae) позволил Гордону (Gordon, 1947) отчетливо разграничить природные популяции и дать ключ к их определению. Значительный материал накоплен по различиям популяций полиморфной улитки *Cepaea nemoralis* L. (Sheppard, 1951; Cain, Sheppard, 1952; Lamotte, 1959; Clarke, 1962; Clarce,

Murrey, 1962; Goodhart, 1962; Cain, Currey, 1963; Currey, Arnold, Carter, 1964), однако до сих пор мнения исследователей относительно роли отбора и дрейфа генов в формировании и устойчивости различий между популяциями этого вида расходятся.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Нами изучались природные популяции двух широко распространенных видов — майского хруща (*Melolontha hippocastani* F. и обыкновенной пенницы (*Philaenus spumarius* L.).

Восточный майский хрущ (*Melolontha hippocastani* F.) в Западной Сибири и в европейской части СССР имеет ряд цветовых аберраций (Медведев, 1951). В обследованных нами популяциях этого вида обнаружена диморфность окраски. В первую группу отнесены жуки, переднеспинка и ноги которых окрашены в черный цвет без всяких оттенков и различий и названы черными. Во вторую — жуки с красными переднеспинкой, головой и ногами, с цветовыми оттенками от ярко-красного до переходного к черному, они названы красными. Разделение всех жуков в выборке по описанному признаку на две категории не представляет трудности даже в полевых условиях без применения каких-либо измерительных приборов. Жуки обеих групп встречаются в одних и тех же местах обитания.

Сбор жуков проводился в 1963 и 1964 гг. в один и тот же фенологический период — во второй половине мая. К началу взятия проб 19 мая основная масса жуков покинула почву и начался массовый лёт, продолжавшийся до конца июня. Отловами насекомых занимались в дневное время, когда имаго находятся в кронах и питаются листьями берез. Под деревом расстилался полиэтиленовый полог, на который стряхивались жуки. Данные учета жуков этим методом были сопоставлены с данными учета посредством почвенных раскопок.

Сначала пробы были взяты в двух пунктах — в пос. Лесном и в окрестностях г. Заводоуковска, отстоящих друг от друга на 75 *км*. Затем между этими двумя пунктами были взяты выборки в районе дер. Тумашево, отстоящей от г. Заводоуковска на 25 *км* к северо-востоку, и в районе пос. Лебедёвка в 20 *км* северней. Все перечисленные пункты расположены на юго-западе Тюменской обл. Следующий пункт сбора материала отстоит на 200 *км* к северо-северо-западу в районе г. Тавды Свердловской обл. В каждом из этих пунктов (табл. 1) выборки брались в нескольких точках в радиусе около 10 *км*. Собранный материал представлял единую статистическую совокупность и потому суммировался для определения средней взвешенной частоты встречаемости красных и черных жуков, характерных для данного района.

Обыкновенная пенница на Урале представлена 11 формами: typica, populi, trilineata, marginella, lateralis, flavicollis, gibba, leucocephala, quadrimaculata, albomaculata, leucophthalma. Для удобства анализа изменчивости формы flavicollis, gibba, leucocephala объединены в один тип окраски — «leucocephala» (рис. 2, *е*, *ж*, *з*), а формы quadrimaculata, albomaculata, leucophthalma — в тип окраски «leucophthalma» (рис. 2, *и*, *к*, *л*). В пределах каждого из этих объединенных типов окраски встречаются переходы, тогда как между ними имеется резкая разница по цвету головы и переднеспинки.

Сбор пенниц проводился с конца июля до сентября 1964 г. кошением энтомологическим сачком в обычных местах обитания этого вида (влажные луга). Продолжительность сбора не учитывалась, так как установлено отсутствие сезонных изменений в соотношении разных форм в популяциях пенницы (Owen, Wiegert, 1962; Halkka, 1964), что подтвердилось и нашим материалом.

Частота семи типов окраски пенницы изучалась в следующих четырех пунктах Южного и Среднего Урала (рис. 1): Миассово (Ильменский заповедник, Челябинская обл.), через 200 *км* — Ботанический сад (южная

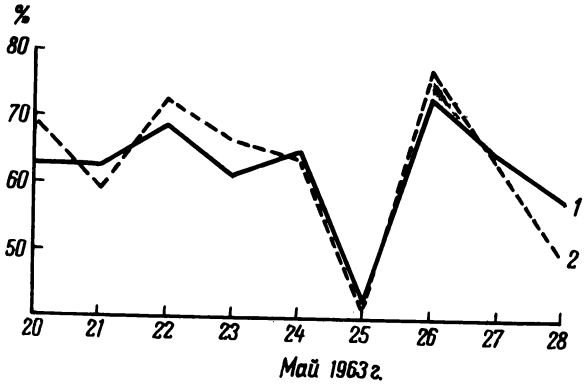

Рис. 1. Соотношение окраски и пола в диморфной популяции майского хруща (самцы, n = 10 000)
1 — черные; *2* — красные жуки

часть г. Свердловска), еще через 20 *км* — Калиновка (I) и через 300 *м* — Калиновка (II) (северная окраина г. Свердловска).

Таблица 1

Встречаемость красных жуков в трех популяциях майского хруща

Популяция	Пункт взятия проб	Год	Встречаемость красных жуков, %	Учтено жуков, экз.
I	Пос. Лесной (Лесновское лесничество)	1963	15,0±0,43	7000
		1964	16,4±0,57	4180
	Расстояние между пунктами 10—15 км			
II	Пос. Лебедёвка (Лебедевское лесничество)	1964	3,4±0,49	1370
	Дер. Тумашево	1964	2,6±0,42	1460
	Заводоуковск	1963	1,8±0,78	284
		1964	2,8±1,39	140
	Расстояние между пунктами около 200 км			
III	Дер. Крутое (г. Тавда, Свердловской обл.)	1964	73,8±1,06	1720

Обработано 16 154 майских хруща и 1441 обыкновенная пенница. Детальная количественная характеристика материала приведена в таблицах (табл. 1, 2, 3, 4).

Таблица 2

Встречаемость красных жуков в различных выборках в пределах Лесновского лесничества (популяция I)

Пункты взятия пробы	Май 1963 г.	Красные жуки, %	Учтено жуков, экз.	Пункты взятия пробы	Май 1963 г.	Красные жуки, %	Учтено жуков, экз.
А	20	12,1±1,43	519	Е	25	18,1±1,15	1108
Б	21	12,8±1,42	548	Ж	26	17,6±0,95	1588
В	22	17,0±1,12	1117	З	27	14,8±1,87	359
Г	23	16,0±0,94	1512	И	28	11,5±1,91	278
Д	24	14,0±0,89	1518				

Таблица 3

Популяционная изменчивость обыкновенной пенницы по типу окраски (самки)

Популяция	Populi	Typica	Trilineata	Marginella
Миассово	39 7,4±1,15	334 63,3±2,10	29 5,5±0,99	7 1,3±0,50
Ботанический сад	38 82±1,28	391 84,7±1,59	5 1,1±0,48	— —
Калиновка (I)	12 1,5±0,42	693 85,5±1,31	9 1,2±0,37	— —
Калиновка (II)	32 5,3±0,92	454 74,0±1,73	14 2,3±0,60	86 14,1±1,45
Миассово	12 2,3±0,64	104 19,8±1,72	2 0,4±0,28	527
Ботанический сад	2 0,4±0,28	8 1,7±0,60	18 3,9±0,91	462
Калиновка (I)	2 0,2±0,14	88 10,8±0,44	8 0,8±0,30	812
Калиновка (II)	2 0,3±0,22	7 1,2±0,44	14 2,3±0,47	609

Таблица 4

Популяционная изменчивость пенницы обыкновенной по типу окраски (самцы)

Популяция	Populi	Typica	Trilineata	Marginella	Lateralis	Leucocephala	Leucophthalma	Всего исследовано экз.
Миассово	52 7,8±1,18	505 76,5±1,75	21 3,2±0,99	— —	— —	83 12,5±0,38	— —	661
Ботанический сад	9 2±0,64	448 97,8±0,70	1 0,2±0,20	— —	— —	— —	— —	458
Калиновка (I)	10 2±0,63	474 96,3±0,98	7 1,7±1,84	— —	— —	— —	— —	491
Калиновка (II)	13 3,1—0,84	401 95,2±1,01	5 1,2±0,53	— —	— —	2 0,5±0,35	— —	421

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАЙСКОГО ХРУЩА

Сопоставление частоты встречаемости жуков различной окраски и соотношения полов показало, что описанные окрасочные различия жуков не сцеплены с полом (рис. 2), поэтому не было необходимости в разделении материала по признаку пола.

Выборками охвачены три природные популяции, статистически отличающиеся по частоте встречаемости признака (см. табл. 1). Выборки из различных пунктов (г. Заводоуковск, дер. Тумашево и пос. Лебедёвка), расположенных друг от друга через 20—25 *км* с юга на север, свидетель-

ствуют о том, что все они относятся к одной популяции (II) с частотой красных жуков от 1,8 до 3,4%. Через следующие 20 *км* в районе пос. Лесное частота красных жуков резко увеличивается (в 5 раз). В данном пункте был обследован район радиусом в 10 *км*, где частота колебалась в пределах от 11,5 до 18,1%, характерных для популяции I (см. табл. 2).

В районе г. Тавды Свердловской обл., удаленном от двух первых пунктов на 200 *км*, преобладают красные жуки (см. табл. 1). В этом пункте обследован район радиусом 30 *км*.

Сбор материала в одних и тех же стациях и районах в течение двух лет позволил выявить устойчивость частоты встречаемости признака в обнаруженных популяциях, т. е. сбалансированный полиморфизм. Это особенно интересно в связи с особенностями биологии данного вида. В обследованных районах Западной Сибири майский хрущ имеет пятилетнюю генерацию развития. Следовательно, каждое из пяти его поколений представляет собой сообщество индивидуумов, изолированное временем. Однако задержка в развитии некоторого количества личинок хруща не исключена, и поэтому возможен поток генов между генерациями одной местности. Если частота признака одинакова в двух генерациях, то это говорит

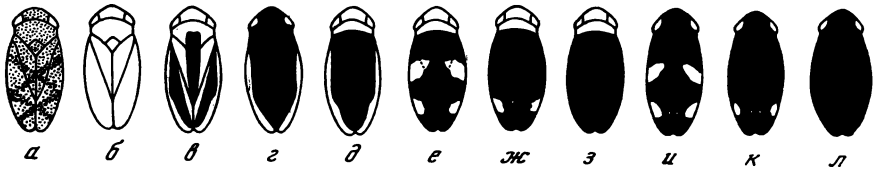

Рис. 2. Типы окраски, обнаруженные в изученных популяциях обыкновенной пенницы

а — typica; *б* — populi; *в* — trilineata; *г* — lateralis; *д* — marginella; *е* — flavicollis; *ж* — gibba; *з* — leucocephala; *и* — quadrimaculata; *к* — albomaculata; *л* — leucophthalma

о приуроченности различий к местообитанию популяций, что подтверждается и результатами учета красных и черных жуков, полученными 5-й Московской экспедицией «Леспроект» при лесопатологическом обследовании Заводоуковского лесхоза. На обследуемой территории ими было выкопано 449 ям и добыто 4665 жуков, из которых красные составляли 4,3%. Раскопки велись в июле-августе 1963 г., когда жуки поколения 1964 г. вывелись из куколок и находились в верхних горизонтах почвы. Таким образом, несмотря на разницу методов учета и времени взятия проб, частота встречаемости жуков различной окраски оказалась того же порядка.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННОЙ ПЕННИЦЫ

Среди самцов обыкновенной пенницы в Финляндии и США (штат Мичиган) не встречаются типы окраски lateralis, flavicollis, gibba, leucocephala. Высказано предположение о сцеплении их с полом (Halkka, 1962). Это подтверждается и нашим материалом на Урале, за исключением окраски типа leucocephala, которая особенно характерна для самцов пенницы из Ильменского заповедника.

Для сравнения популяций более удобно использовать самок, так как их полиморфизм выражен полнее. Материал, представленный в табл. 3, 4 и на рис. 3, показывает, что для каждого из взятых пунктов характерна своя популяция. Все изученные популяции отличаются определенным со-

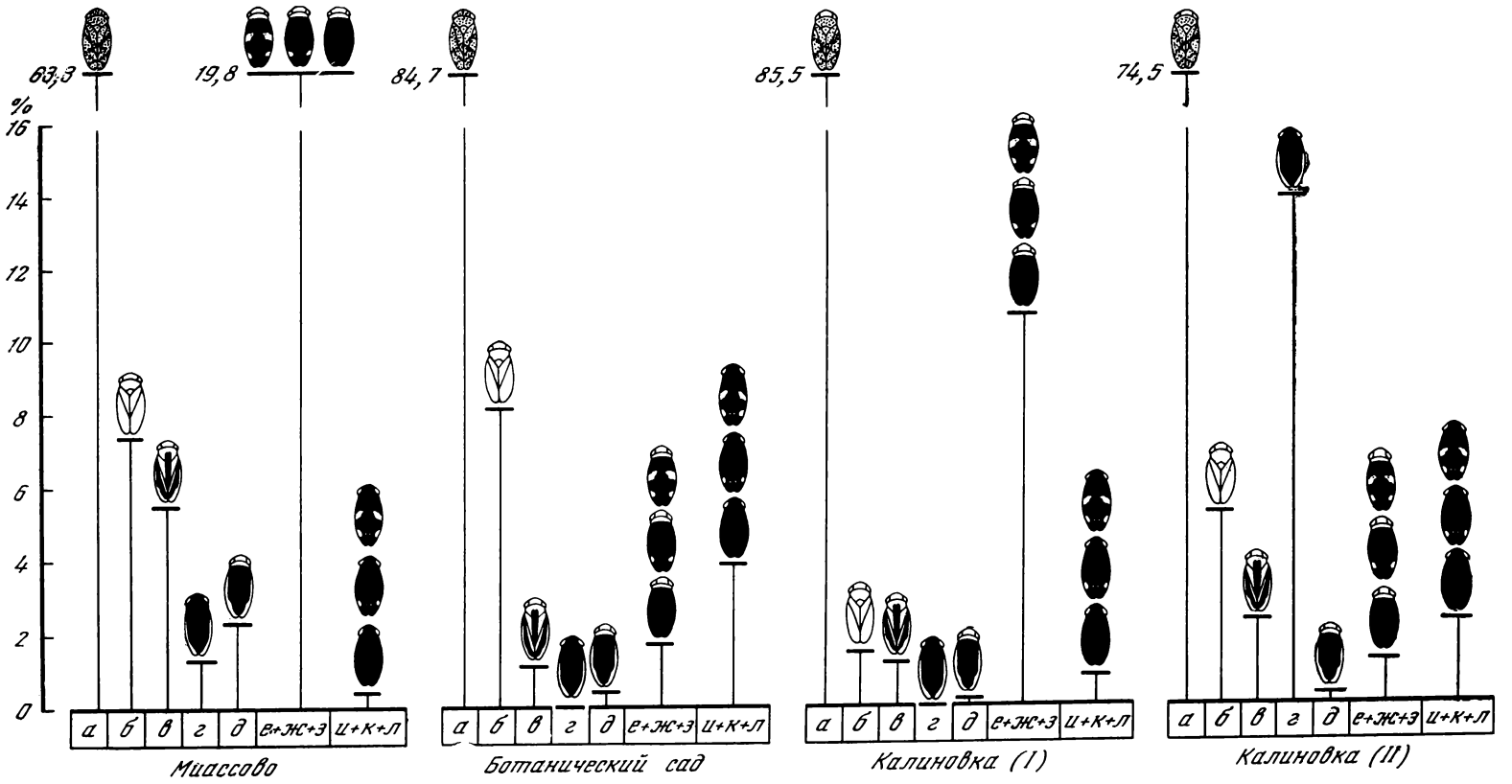

Рис. 3. Встречаемость разных типов окраски самок в четырех популяциях обыкновенной пенницы

(е+ж+з) — leucocephala, *(и+к+л)*—leucophthalma; остальные обозначения те же, что и на рис. 2

отношением частот разных составляющих их форм. Различия статистически существенны:

Миассово и Ботсад	$X^2 = 71,9$	$P < 0,001$
Миассово и Калиновка I	$X^2 = 43,7$	$P < 0,001$
Ботсад и Калиновка II	$X^2 = 45,1$	$P < 0,001$
Ботсад и Калиновка I	$X^2 = 54,9$	$P < 0,001$
Миассово и Калиновка II	$X^2 = 82,9$	$P < 0,001$
Калиновка I и Калиновка II . . .	$X^2 = 82,7$	$P < 0,001$

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

Изменчивость майского хруща и пенницы показывает, что возможность разграничения популяций в природных условиях на основании анализа соотношения частот признаков вполне реальна. Удалось обнаружить четкие различия в соотношении красных и черных жуков, населяющих относительно однородную территорию, лишенную каких-либо заметных физических преград. Насаждения обследованной части территории в Лебедёвском и Лесновском лесничествах представляют собой сосново-березовые молодняки естественного происхождения I—II классов возраста на песчаных и супесчаных почвах. При этом необходимо заметить, что плотность популяций майских хрущей на этих территориях в годы исследований была необычайно высокой. По данным лесопатологического обследования, проводившегося в Тюменской обл. в 1936 г. 5-й Московской экспедицией «Леспроект», средняя плотность хрущей в Лебедёвском лесничестве Заводоуковского лесхоза (популяция II) составляла 16,4 *экз/м*^{2}, а в соседнем Лесновском лесничестве Юргинского лесхоза (популяция I) — 7,12 *экз/м*^{2}. Материал собран в период наибольшей подвижности жуков — во время лёта и спаривания имаго. Несмотря на высокую плотность популяций и массовое размножение хрущей в годы проводимых исследований, а также при отсутствии заметных естественных преград, легко обнаруживается резкая смена частоты красных жуков с 3,4 до 16,4% на пространстве в 10—15 *км*. В то же время соотношение частот красных и черных жуков на территориях весьма постоянно на расстоянии до 50 *км* (от г. Заводоуковска до пос. Лебедёвки, см. табл. 1). Вполне возможно, что природные популяции майских хрущей в данных условиях формируются на территориях порядка 2000—3000 *км*^{2} с довольно разными переходами между ними в пределах 10—15 *км*.

У обыкновенной пенницы смежными являются только две из четырех изученных популяций — Калиновка I и Калиновка II; каждая из них занимает площадь около 3 *км*^{2}. Эти территории разделяет полоса около 300 *м* шириной, где проходит железная дорога. По обе стороны железной дороги участки суходольных лугов, чередующихся с сосновыми молодняками, посадками картофеля и водоемами (места, непригодные для обитания пенницы). Однако полной изоляции между этими двумя популяциями нет: в небольших понижениях возле водоемов и вдоль насыпи железной дороги пенницы встречаются, но в столь ограниченном количестве, что трудно собрать достаточный для анализа материал. Возможен перенос пенниц через пространство ветром (King, 1958). Все это позволяет считать такие две популяции смежными. Несмотря на наличие потока генов между этими популяциями, они различаются так же хорошо, как популяции, разделенные 200 *км* (см. табл. 3). Пенница представляет более сложный случай, чем майский хрущ; ее популяции по внешнему фенотипу различаются комплексом признаков. Для выявления статистически достоверных различий, а следовательно, и границ между любыми двумя популяциями

недостаточно отдельных форм, необходим весь комплекс форм. Но при сравнении отдельных пар популяций их индивидуальность могут определить всякий раз разные и немногие формы. Популяция Миассово резко отличается высоким процентом самок и самцов типа leucocephala. Популяция Калиновка I — большим содержанием самок типа leucocephala (10,8%), а для смежной с ней популяции Калиновка II характерны особи типа lateralis (14,1%). Таким образом, популяции как бы маркированы (рис. 5; табл. 3, 4), что обеспечивает возможность их различения. Несмотря на то, что популяции могут быть полнее охарактеризованы и точнее разграничены лишь по комплексу признаков, в случаях, когда варьирует только один признак (как у майского хруща), мы имеем дело с границами если не между элементарными популяциями, то между их группами, объединенными одним признаком.

Использование новых признаков у майского хруща, возможно, позволило бы увеличить число выделенных популяций и точнее определить на тех же территориях их границы, но не изменило бы четкости границ, уже установленных по одному признаку. Популяции майского хруща и обыкновенной пенницы различаются в большей степени и резче, чем можно ожидать при столь незначительной изоляции и большом сходстве в условиях мест обитания. Такие факторы, ограничивающие поток генов майского хруща и пенницы, как короткий период спаривания, относительно длинный период развития личинок и нимф и мобильность половозрелых особей, необходимы лишь как условие, определяющее размеры территорий, на которых формируются популяции. У малоподвижной улитки *Cepaea nemoralis,* дисперсия особей которой определяется 5 *м* в год (Coodhart, 1962), популяции различаются уже через десятки метров, формируясь на пространствах порядка сотен квадратных метров (Goodhart, 1962). Популяции божьей коровки *Epilachna chrisomelina* F., подвижной и размножающейся в течение длительного времени в году, различаются также определенными частотами разных генов и их комбинациями (Timofeeff-Ressovsky, 1932) и имеют настолько обширные размеры занимаемых территорий, что они закреплены номенклатурно как географические расы.

У многих видов птиц подвиды представляют собой популяции, различающиеся константными перекомбинациями независимо варьирующих признаков: у серебристой чайки *Larus argentatus* Pontopp. (Тимофеев-Ресовский, Штреземанн, 1959), варакушки *Luscinia svecica* (Козлова, 1945), черноголового чекана *Saxicola torquata* Pall (Штегман, 1935) и белой и желтой трясогузок *Motacilla alba* L., *M. flava* L. (Береговой, Данилов, 1966). Внутри популяций могут быть обнаружены более мелкие различающиеся сообщества индивидуумов, но они большей частью эфемерны (легко могут быть уничтожены или слиты друг с другом) и являются частью большой стабильной популяции, характеризующейся своей комбинацией признаков. Такие стабильные в пространстве и времени популяции могли сформироваться на сплошном ареале лишь при участии всех составляющих их индивидуумов в общем генофонде, и при этом была достаточна хотя бы частичная защищенность их от перемешивания с соседними смежными популяциями. Постоянство и своеобразие различий между популяциями свидетельствуют о своеобразии и устойчивости их генетической конституции. Это дает нам основание полагать, что популяции, обнаруживаемые в природе как сообщества индивидуумов, различающиеся устойчивыми в пространстве и времени соотношениями частот генов и их комбинациями, есть элементарные, или «менделевские популяции», по терминологии американских авторов (Wright, 1931; Dobzhansky, 1950, 1957).

До настоящего времени нет единого мнения относительно значения отбора и дрейфа генов в формировании популяций в указанном выше смысле. Адаптивность полиморфизма в целом достаточно подробно обсуж-

далась в литературе и хорошо обоснована (Берг, 1942, 1957; Fisher, 1930; Ford, 1940, 1945, 1955; Caspari, 1950; Cain, Sheppard, 1954; Levontin, 1957; Pettencoffer, Stöss, Helmbold, Vogel, 1962; Mayr, 1963). Исследованиями популяционных генетиков экспериментально доказано, что отбор, воздействуя в одном направлении на популяцию разной генетической конституции, которая в исходном виде зависит от ошибки пробы, приводит к разным результатам (Dobzhansky, Spassky, 1962). Наблюдая такие результаты на природных популяциях, исследователи подчас сомневаются в адаптивности различий между популяциями полиморфных видов (Goodhart, 1963). Поскольку отбор имеет дело с генотипами особей и генотипами популяций как целостными системами, адаптивны генотипы в целом, а обсуждение селективной ценности отдельно выхваченных признаков лишено смысла. Следует согласиться с Гудхартом (Goodhart, 1962) в том, что установленные им резкие отличия между смежными популяциями улитки *Cepaea nemoralis* на однородной местности лучше объясняются своеобразием и целостностью их генетической конституции, чем предполагаемым «не зрительным» отбором, редко меняющим направление уже через десятки метров. В этом случае разные популяционные генотипы адаптированы к одним и тем же условиям обитания. В то же время в конкретных случаях отдельные составляющие полиморфизм признаки могут иметь исключительную селективную ценность, что было показано на той же улитке Кэйном, Шеппардом и др. (Sheppard, 1951; Cain, Currey, 1963; Currey, Arnold, Carter, 1964). На двух видах трясогузок было показано, как популяции из разных частей ареала различаются по перекомбинациям независимо варьирующих в ареале признаков (Береговой, Данилов, 1966). В этом случае первичные ареалы отдельных признаков могли зависеть от дрейфа генов. Образуемые ими перекомбинации в популяциях были подхвачены отбором, и таким путем сформировалась фено-географическая мозаика этих видов, образованная популяциями со стабильной генетической конституцией. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1944) классическими исследованиями на непарном шелкопряде (*Limantria dispar* L.) показал, что такие популяции могут различаться генетически вплоть до утраты способности при скрещивании производить полноценное потомство. Все это дает основание полагать, что в подобных случаях мы имеем дело с популяциями, обладающими достаточно интегрированным и коадаптированным генофондом, сохраняющим свою специфику при потоке генов из смежных популяций. Популяции с таким генофондом не изменяются сразу при малейших изменениях в среде обитания. Микроэволюционные преобразования на популяционном уровне, по-видимому, управляются естественным отбором при непрерывном взаимодействии с дрейфом генов.

Популяции, выделяемые на основании их экологического своеобразия (характер динамики численности, возрастная и половая структура, определенная хронографическая изменчивость, морфо-физиологические и поведенческие особенности), представляя собой результат взаимодействия популяционного генотипа со средой обитания, территориально могут иногда не совпадать с популяциями, обладающими интегрированным и коадаптированным генофондом. Являются ли такие несовпадения временными, решается различно в каждом частном случае, но прежде всего необходимо учитывать своеобразие генетической конституции изучаемых популяций.

Анализ литературных и наших собственных материалов дает основание считать, что существует реальная возможность обнаружения элементарных популяций в природных условиях. Изучение популяционной изменчивости по соотношению частот признаков позволяет находить границы элементарных популяций на сплошном ареале вида.

Авторы выражают глубокую признательность Б. Н. Горбачеву и А. А. Рожкову за помощь в сборе материала и А. Н. Скачкову за подготовку рисунков к печати.

ELEMENTARY POPULATIONS IN POLYMORPHOUS SPECIES AND THEIR BOUNDARIES

V. E. Beregovoy, Yu. I. Novozhenov

Summary

The variation of three population of the cockhafer (16154 sp.) and four populations of the meadow spittlebug (1441 sp.) was studied. The analysis of individual and populational variation shows that the populations of these species differ to the proportion of forms out of which polymorphism consists (two forms of the cockcharer and seven forms of the spittlebug). The diversity of the populations are statistically significant. The three populations of cockchafers live in an uniform area and are not isolated by physical barriers. There is no complete isolation between adjacent populations of spittlebug separated by 300 *m*. Despite the presence of a gene flow the populations of cockchafers retain their homogeneity over a distance of about 50 *km* with transitn areas of 10—15 *km*. There is no doubt about the adaptivity of the investigated populations as a whole to their habitats but it is natural to explain the differences between the populations by their formation under the cooperation of natural selection and genetic drift. Elementary populations cannot be adequately defined by the biotipic boundaries between the populations. It is possible to establish more precise boundaries between the populations by using data on the special features of their genetic composition.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Р. Л. 1942. Зависимость между мутабильностью и степенью изоляции популяций *Drosophila melanogaster*.— Докл. АН СССР, т. 36, № 2.

Берг Р. Л. 1957. Типы полиморфизма.— Вестник ЛГУ, № 21, серия биологии, вып. 4.

Береговой В. Е., Данилов Н. Н. 1966. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография.— Труды совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск.

Медведев С. И. 1951. Фауна СССР, жесткокрылые, т. X, вып. 1. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), Melolonthinae, ч. I (Хрущи). Изд-во АН СССР.

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса.— Ботанич. ж., т. 43, № 3.

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1959. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая — хохотунья — клуша.— Бюлл. Уральского отд. МОИП, вып. 2.

Четвериков С. С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Ж. эксперим. биологии, серия А, т. 2, вып. 1.

Четвериков С. С. 1928. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы. Труды III Всерос. съезда зоологов, энтомологов и гистологов. Л.

Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд-во АН СССР.

Штегман Б. К. 1935. К распространению и географической изменчивости черноголового чекана.— Докл. АН СССР, т. III (VIII), № 1 (61).

Cain A. J., Sheppard P. M. 1952. The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis*.— Heredity, 6.

Cain A. J., Sheppard P. M. 1954. The theory of adaptive polymorphism.— Amer. Naturalist, 88.

Cain A. J.. Currey J. D. 1963. The causes of area effects.— Heredity, 18, pt. 4.

Carson H. L. 1958. The population genetics of *Drosophila robusta*.— Advances Genetics, 9. N. Y.

Caspari E. 1950. On the selective value of the alleles Rt and rt in *Ephestia kühniella*.— Amer. Naturalist, 84.

Clarke B. 1962. Natural selection in mixed populations of two polymorphic snails.— Heredity, 17, pt 3.

Clarke B., Murrey J. 1962. Changes of gene frequency in *Cepaea nemoralis* (L.).— Heredity, 17, pt 4.

Currey J. D., Arnold R. W., Carter M. A. 1964. Further examples of variation of populations of *Cepaea nemoralis* with habitat.— Evolution, 18, N 1.

Diver C. 1929. Fossil records of Mendelian mutants.— Nature, 124, 183. London.

Dobzhansky T. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axiridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen.— Biol. Zblr., 44.

Dobzhansky T. 1933. Geographical variation in lady-beetles.— Amer. Naturalist, 67, N 709.
Dobzhansky T. 1950. Mendelian population and their evolution.— Amer. Naturalist, 84, N 819.
Dobzhansky T. 1951. Genetics and the origin of species. N. Y.
Dobzhansky T. 1957. Mendelian populations as genetic systems.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 22.
Dobzhansky T., Spassky N. P. 1962. Genetic drift and natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*.— Proc. Nat. Acad. Sci. N. S. A., 48, N 2.
Fisher R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford.
Fisher R. A. 1931. The evolution of dominance.— Biol. Rev., 6.
Fisher R. A., Ford E. B. 1947. The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula L.*— Heredity, 1, pt 2.
Ford E. B. 1940. Genetic research in the lepidoptera.— Ann. Eugenics, 10. London.
Ford E. B. 1945. Polymorphism.— Biol. Rev., 20.
Ford E B. 1955. Rapid evolution and the conditions which make it possible.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 22.
Gillham N. W. 1956. Geographic variation and subspecies concept in butterflies.— Systematic Zool, 5, N 3.
Goldschmidt R. 1944. The material basis of evolution. Oxford.
Goodhart C. B. 1962. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.).— J. Animal Ecol., 31, N 2.
Goodhart C. B. 1963. «Area effects» and non-adaptive variation between populations of cepaea (molluska).— Heredity, 18, N 4.
Gordon M. 1947. Speciation in fishes. Distribution in time and space of seven dominant multiple alleles in *Platypoecilius maculatus*.— Advances Genetics, 1.
Gordon H., Gordon M. 1950. Colour patterns and gene frequencies in natural populations of platyfish.— Heredity, 4.
Haldane J. B. S. 1932. Can evolution be explained in terms of known genetical facts? — Proc. 6th Internat. Congr. Genetics, 1.
Halkka O. 1962. Polymorphism in populations of *Philaenus spumarius* close to equilibrium.— Ann. Acad. Sci. Fennicae IV, Biol., 59, Ser. A. Helsinki.
Halkka O. 1964. Geographical, spatial and temporal variability in the balanced polymorphism of *Philaenus spumarius*.— Heredity, 19, pt 3.
Hovanitz W. 1953. Polymorphism and evolution.— Evolution, N VII, Sympos. Soc. Exptl. Biol. Cambridge.
Huxley J. 1945. Evolution. The modern synthesis. London.
King D. R. 1958. The ecology of the meadow spittlebug *Philaenus leucophthalmus* (L.), family cercopidae.— Diss. Abstr., 18.
Komai T. 1956. Genetics of lady beetles.— Advances Genetics, 8.
Komai T., Chino M., Hosino Y. 1950. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle. Harmonia, I. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge.— Genetics, 35.
Komai T., Chino M., Hosino Y. 1951. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle. Harmonia, II. Microgeographic variations.— Genetics, 36.
Lamotte M. 1959. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 24.
Levontin R. C. 1957. The adaptations of populations to varying environments.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 22.
Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge, Mass.
Owen D. F., Wiegert R. G. 1962. Balanced polymorphism in the meadow spittlebug *Philaenus spumarius*.— Amer. Naturalist, 96, N 891.
Pettenkoffer H. J., Stöss B., Helmbold W., Vogel F. 1962. Alleged causes of the present-day world distribution of the human ABO blood groups.— Nature, 193, 445—446. London.
Sheppard P. M. 1951. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Sepaea nemoralis*.— Heredity, 6.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1932. The geographic work with *Epilachna chrysomelina* (Coleoptera, Coccinellidae).— Proc. 6th Internat. Genet. Congr., 2.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940. Mutations and geographical variation.— In: «The new systematics». Oxford.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1945. Zur Analyse des Polymorphismus bei Adahlia bipunctata.— Biol. Zbl., 60.
Wright S. 1931. Evolution in a Mendelian populations.— Genetics, 16.
Wright S. 1949. Adaptations and selection.— Genetics, Paleontol. and Evolution.— Princeton, New Jersey.

Том XXV | Труды Московского общества испытателей природы | 1967
Vol. XXV | Transactions of the Moscow Society of Naturalists

МАССОВЫЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННОГО ОЗЕРА КАРАЧИ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ И ИХ РОЛЬ В ОБРАЗОВАНИИ ЛЕЧЕБНОЙ ГРЯЗИ

Н. К. Дексбах, Л. В. Анферова

Разнообразна и богата жизнь озер разного типа — от уникального ультраолиготрофного оз. Байкал (1200 видов) до мелководных сапропелевых водоемов и слабосоленых вод. В водоемах с высокой концентрацией солей (от 160 до 200‰ и выше) жизнь становится монотонной, специфической, причем немногие обитающие здесь виды представлены в колоссальном количестве (Ермаков, 1928; Дексбах, 1956, 1962; Жадин, Герд, 1961). В курортном оз. Карачи, относящемся в одни годы к водоемам со средней концентрацией солей, а в другие — с высокой концентрацией (соленость доходит до 205—210 *г/л*)[1], в массовом количестве обитают лишь два вида многоклеточных животных — типичных соленоводных организмов (галобиев): рачок артемия (*Artemia salina* var. *milhausenii*) и муха эфидра. Рачка здесь образно называют «хозяином озера», муху — «хозяйкой берега». На 1 $м^2$ поверхности озера приходилось летом до 1500 артемий, или в пересчете на все озеро (325 *га*) до 5875 млн. рачков. От такого колоссального количества артемий рапа озера кажется окрашенной временами в густо-красный, а иногда и кирпично-коричневый цвет. Величина рачка до 11 *мм*, средний сырой вес одного взрослого рачка — 3 *мг*, биомасса на 1 $м^2$ — 4,5 *г*, во всем озере — 146,25 *т*.

Самцы и самки рачка легко отличаются друг от друга по окраске даже невооруженным глазом: самцы зеленоватые, концы ножек ярко-оранжевые, цвет самок меняется от розового до ярко-красного, оранжевая окраска конечностей несколько слабее, чем у самцов. Окраска тела рачков обусловлена большим количеством жировых капелек различной величины и оттенков от слабо-желтого до красного. Эта окраска создается за счет пищи: кроме водорослей и бактерий[2] они заглатывают взвешенные в воде глинистые частицы и песчинки. Артемии быстро просветляют рапу, пропуская взвешенный в ней органический и неорганический материал через пищеварительный канал. Можно поставить в прямую зависимость массовое развитие рачка и сравнительную чистоту и прозрачность рапы. Благодаря последней лучи солнца легче проникают до дна и способствуют развитию водорослей в поверхностном грязеобразующем слое; в результате появляется органическое вещество, столь необходимое для грязеобразования, и кислород, нужный для серобактерий и пурпурных бактерий.

---

[1] По классификации В. И. Жадина и С. В. Герда (1961), оз. Карачи надо отнести к полигалинным (S выше 47—300 *г/л*).

[2] 5—6 видов из 31 вида микроорганизмов, указываемых для оз. Карачи С. Г. Силаенковым (1926).

Рачки плавают густыми скоплениями около поверхности рапы, опускаются также на дно, разбрасывая частицы поверхностного слоя грязи, поднимая при этом в толщу рапы трупы ранее погибших рачков и водоросли. Ветер перемешивает рапу; трупы и яйца рачков много раз падают на дно и вновь поднимаются в толщу рапы.

Для грязеобразования важны также массы фекалий рачка на дне. Последние имеют вид продолговатых, заостренных к концам черных крупинок довольно плотной консистенции.

В течение года артемия лечебного оз. Карачи дает четыре поколения. Первое поколение появляется из перезимовавшей икры во второй половине мая и живет до начала июля; второе — в первой половине июля; третье — в начале августа и четвертое — в конце августа — начале сентября. Последнее поколение откладывает яйца на зиму, а само погибает. Масса икры рачка перезимовывает на берегу, образуя местами целые валы толщиной до 10—20 *см* (Силаенков, 1926), а часть падает на дно, входя в состав грязи.

Химический состав артемии показал следующее: в 100 *г* массы рачка содержится 83,75% воды и 16,25% сухого вещества. При сжигании последнего на потерю при прокаливании приходится 79,06% и на золу 20,94%. Зола, растворимая в соляной кислоте, состояла из окиси кальция — 0,52, окиси магния — 0,76, окиси кремния — 1,07, соединений алюминия (Al_2O_3) — 1,86, фосфора (P_2O_5) — 1,65, и железа ($Fe^{\cdot\cdot}$) — 0,30 *г*. Содержание органического фосфора в четыре-пять раз больше содержания органического железа. Содержание фосфора и железа у летних рачков значительно выше, чем у осенних.

Параллельно проводимые химические анализы всех четырех слоев грязи лечебного озера показали, что в самой грязи органического фосфора и железа содержится в несколько раз меньше, чем в телах артемии, т. е. рачок является значительным источником обогащения лечебной грязи важным органическим соединением, участвующим в грязеобразовании.

В рапе соленых водоемов обитают также миллионы личинок мухи эфидры. В оз. Карачи на весь водоем их было до 325 млн. Личинка эфидры — «грязноватый буро-зеленый червячок» величиной до 1,5—2 *см*. По С. Г. Силаенкову (1926), на 50—100 *см*^{2} дна в среднем приходится одна личинка эфедры. Количественные пробы, взятые нами 14 августа 1955 г. на южном берегу озера (Дексбах, 1960), показали, что на площади 1 *м*^{2} было захоронено или полузахоронено 1265 личинок и куколок эфидры из общего числа 1580 организмов (т. е. свыше 80%).

Куколки эфидры густо покрывают все торчащие из воды предметы и массами лежат на дне водоема. На берегу слоем в несколько сантиметров лежат выбросы, состоящие из шкурок куколки, личинок и испражнений этой мухи. Дождевыми потоками они смываются обратно в озеро и также являются источником грязеобразования. Вдоль берегов водоема много сплошных черных пятен, состоящих из огромного количества сидящих на рапе мух. Взрослые эфидры немногим меньше комнатной мухи, они появляются на озере в начале мая (по нашим данным, 8—10 мая 1952 и 1954 гг.).

MULTICELLULAR MASS ANIMALS OF THE HIGHLY MINERALISED LAKE KARACHI (NOVOSIBIRSK REGION) AND THEIR ROLE IN THE FORMATION OF THE RAPEUTIC MUD

N. K. Deksbakh, L. V. Anferova

Summary

The polyhaline lake Karachi (S in come years reachiag up to 210 *g/l*) is inhabited by two mass species of multicellular animals, both typical

halobia: the crustacean *Artemia salina* v. milhausenii, and the fly Ephydra. A description is given of these species, their distribution, biomass and stocks in the lake Karachi. The chemical composition of the crustaceans and the flies Ephydra and their role in the formation of the therapeutic mud of the lake are discussed.

ЛИТЕРАТУРА

Дексбах Н. К. 1956. Биология растительных и животных организмов, участвующих в грязеобразовании. В кн.: «Основы курортологии», изд. 2, т. 1.

Дексбах Н. К. 1960. О массовой гибели животных на минерализованных и самоосадочных озерах Западной Сибири и Северного Казахстана.— Зоол. ж., т. 39, вып. 7.

Дексбах Н. К. 1962. *Artemia salina* (L.) var. *milhausenii* (Fischer) в лечебном озере грязевого курорта Карачи, Западная Сибирь.— Научные доклады высш. школы, биол. науки, № 1.

Ермаков Н. В. 1928. Жизнь соляных водоемов (Эльтон и Баскунчак). Наши водоемы. Популярные очерки о водоемах СССР и их жизни, № 2. Саратов.

Жадин В. И., Герд С. В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора.— М., Учпедгиз.

Силаенков С. Г. 1926. О микробиологии оз. Карачи в связи с грязеобразованием.— В кн.: «Курорт озера Карачи». Томск, изд. Бальнеофизиотерапевтического ин-та.

СОДЕРЖАНИЕ

С. С. Шварц. О путях внедрения экспериментальных методов исследования в экологию животных 5
В. С. Смирнов. О механизмах, регулирующих численность естественных популяций животных 13
К. И. Копеин. Анализ возрастной структуры популяций горностая 33
К. И. Копеин. Морфо-физиологические особенности северных популяций горностая 40
В. Н. Большаков. Изучение внутривидовой изменчивости красной полевки методом колориметрической оценки окраски меха 49
В. Н. Павлинин. Материалы по морфо-физиологической характеристике уральского обыкновенного крота 56
В. Г. Оленев. Сезонные и возрастные изменения веса зобной железы у грызунов 67
А. В. Покровский. Сезонные изменения скорости полового созревания самок степной пеструшки и некоторых других видов полевок 78
А. В. Покровский. О возрастных пределах сохранения половой потенции у мелких грызунов 82
А. В. Покровский. Скорость роста молодняка полевок в зависимости от времени рождения 85
А. В. Покровский, А. Н. Овчинникова. Влияние освещения и рациона на проявление некоторых биологических циклов у полевок 87
В. Г. Ищенко. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки 91
Л. М. Сюзюмова. О применении метода гомотрансплантации кожи и реакции гемагглютинации для определения внутривидовой антигенной дифференциации у млекопитающих 98
Л. Н. Добринский. Опыт использования относительного веса надпочечников при изучении экологии птиц 102
Н. Н. Данилов. Сезонность размножения птиц в Субарктике 111
Л. Я. Топоркова. О соотношении морфологической и экологической дифференцировки популяций 119
В. Е. Береговой, Ю. И. Новоженов. Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы 124
Н. К. Дексбах, Л. В. Анферова. Массовые многоклеточные животные высокоминерализованного озера Карачи Новосибирской области и их роль в образовании лечебной грязи 135

CONTENTS

S. S. Schwarz. On the introduction of experimental methods in animal ecology 11
V. S. Smirnov. Mechanisms controlling the size of natural animal populations 31
K. I. Kopein. Analysis of the age structure of ermine populations 38
K. I. Kopein. Morpho-physiological features of northern ermine populations 47
V. N. Bolshakov. Investigations of intraspecific variability in red voles using the method of colorimetric estimation of fur color 55
V. N. Pavlinin. Some data on the morpho-physiological characteristics of the Ural common mole 65
V. G. Olenev. Seasonal and age changes of the weight of the thymus in rodents 77
A. V. Pokrovsky. Seasonal variations of the rate of sexual maturation in female meadow vole and some other species of voles 81
A. V. Pokrovsky. On age limits of reproductive capacity in small rodents . . 84
A. V. Pokrovsky. Rate of growth of young voles depending on time of birth 86
A. V. Pokrovsky, I. A. Ovchinnikova. Effect of light and diet on some biological cycles in voles 89
V. G. Ischchenko. Intrapopulational variation of allometric exponents in water voles 96
L. M. Syuzyumova. On the use of the method of skin homotransplantation and hemagglutination reaction for the determination of specific antigenic differentiation in mammals 101
L. N. Dobrinsky. An experience of using of the relative weigth of adrenals in the study of birds ecology 109
N. N. Danilov. Seasonal fluctuations in the breeding of birds in the Subarctic 117
L. Ya. Toporkova. On the relation between morphological and biological differentiation of populations 123
V. E. Beregovoy, Yu. I. Novozhenov. Elementary populations in polymorphous species and their boundaries 133
N. K. Dek'sbakh, L. V. Anferova. Multicellular mass animals of the highly mineralised lake Karachi (Novosibirsk region) and their role in the formation of the rapeutic mud 136

Экологические основы адаптации животных

(Труды МОИП, т. XXV)

Утверждено к печати
Московским обществом
испытателей природы

Редактор Издательства *Г. М. Орлова*
Технический редактор *Л. И. Куприянова*
Корректор *Е. А. Хайтс*

Сдано в набор 2/II-1967 г. Подписано к печати 23/V-1967 г.
Формат 70×108¹/₁₆ Бумага № 1. Усл. печ. л. 12,25 Уч.-изд. л. 10,8
Тираж 2100 экз. Т-07645.

Цена 95 коп.

Издательство «Наука».
Москва, К-62, Подсосенский пер., 10

2-я типография издательства «Наука».
Москва, Шубинский пер., 10