

ВЕСТНИК

ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ГОД ИЗДАНИЯ ПЕРВЫЙ

№ 4—5

НОЯБРЬ — ДЕКАБРЬ 1946

Отв. редактор проф. А. А. Вознесенский

Редакционная коллегия: акад. Л. С. Берг, проф. Л. Л. Васильев, з. д. н. проф. А. В. Венедиктов, проф. Л. Э. Гуревич, чл.-корр. АН СССР проф. В. А. Догель, чл.-корр. АН СССР проф. В. М. Жирмунский, проф. С. В. Калесник, акад. И. Ю. Крачковский, проф. С. С. Кузнецов, проф. А. И. Молок, акад. В. И. Смирнов, проф. Б. А. Чагин (зам. отв. редактора), проф. В. В. Шаронов, проф. С. А. Щукарев

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
ОРДЕНА ЛЕНИНА УНИВЕРСИТЕТА
ЛЕНИНГРАД
1946

АВТОРЕФЕРАТЫ

С. С. Шварц

ЭФФЕКТИВНОСТЬ КРИПТИЧЕСКОЙ ОКРАСКИ

(Кандидатская диссертация)

В реферируемой работе автор ставит своей задачей дать прямые доказательства в пользу теории покровительственной (криптической) окраски, пытаясь тем самым снять одно из популярнейших возражений против теории Дарвина. С другой стороны, изучая поедаемость криптических форм, автор освещает некоторые малоисследованные стороны важного биоценологического отношения «добыча — хищник». При выборе методики автор исходит из следующих принципиальных соображений.

В настоящее время вопрос об экологическом значении криптической окраски можно ставить только диалектически, учитывая возможно большее число деталей в условиях ее проявления. Эффективность криптической окраски должна выражаться в объективных, количественных терминах. В идее методика сводится к сравнению степени поедаемости различных форм насекомых и пауков с частотой их встречаемости в охотничьих ареалах изучаемых «хищников» (птиц, рептилий и амфибий). О первой дает представление анализ содержимого желудков изучаемых видов. Для каждого вида насекомых высчитывается процент поедаемости (отношение числа обнаруженных в желудке особей данного вида ко всем особям). Отстрел и отлов хищников — агентов отбора — производился на минимальных площадях (порядка нескольких гектаров), на которых проводились регулярные количественные учеты насекомых; учитывались только те виды, которые по характеру своего распределения по биотопу могли быть доступны хищнику. Их относительное обилие выражалось в процентах встречаемости. Если в природе существует пропорциональная поедаемость, как на этом настаивают антидарвинисты, то в желудках врага различные виды насекомых должны быть представлены примерно в тех же отношениях, что в природе, т. е. $\frac{\text{процент поедаемости}}{\text{процент встречаемости}} = 1$. Если этого не наблюдается, то мы вправе говорить, что определенное защитное приспособление снижает степень поедаемости данного вида. В нашей работе единственным защитным приспособлением изучаемых насекомых являлась криптическая окраска. Следовательно, отношение $\frac{\text{процент поедаемости}}{\text{процент встречаемости}}$, которое мы называем показателем относительной поедаемости, дает нам объективное выражение защитной функции криптизма, так как оно показывает во сколько раз меньше поедается данная криптическая форма, чем если бы она подалась пропорционально встречаемости в природе. Ясно, что чем ниже показатель относительной поедаемости, тем выше эффективность защитного действия криптизма.

Работа проводилась на лёссовых буграх (останках пустыни) близ Ташкента, в полупустыне Заволжья, в лесу Курской области, на островах Сиваша и в волжско-уральских песках. Изучено питание 11 видов птиц, 2 видов ящериц и 1 вида амфибий. Всего было проанализировано 1174 желудка и несколько сотен погадок.

Учитывая экологию как добычи, так и хищника, проведенная по изложенной методике работа дала возможность сделать следующие выводы.

В природе не существует пропорциональной поедаемости. Показатель относительной поедаемости колеблется от 0,05 до 20,1. Это значит, что некоторые открыто живущие формы встречаются в желудке врага в десятки раз реже, чем в природе, другие, наоборот, в десятки раз чаще. Таким образом избирательность в выборе корма — эмпирически наблюдаемый факт, а не домыслы теоретиков, как это пытаются доказать противники учения Дарвина. Она резче всего выражена у птиц, но отчетливо обнаруживается и при анализе питания рептилий и амфибий. Защитное действие криптизма может быть продемонстрировано при анализе питания любого из изученных видов. Показатель поедаемости криптом (защитно окрашенных форм) почти во всех случаях меньше

ТАБЛИЦА 1

Хищник	Показатель поедаемости	
	гусениц совок	гусениц пядениц
<i>Fringilla coelebs</i>	1,6	0,6
<i>Sitta europaea</i>	2,0	1,2
<i>Parus major</i>	1,8	1,7
<i>Rana terrestris</i>	1,0	0,8

единицы. Для примера привожу сравнение поедаемости гусениц совок и пядениц различными хищниками (табл. 1).

Как показывает таблица, более совершенный криптизм гусениц-пядениц резко снижает их поедаемость. Подобных примеров можно было бы привести большое число. Формы, обладающие высокосовершенным криптизмом встречаются в желудках врагов в десятки раз реже, чем в природе (некоторые саранчевые, пауки).

ТАБЛИЦА 2

Добыча	Хищник и показатель поедаемости		
	<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Lacerta agilis</i>	<i>Rana terrestris</i>
Криптические Homoptera	0,5	0,8	1,0
Добыча	<i>Calandrella pispoletta</i>	<i>Lacerta agilis</i>	<i>Rana terrestris</i>
Криптические Orthoptera	0,3—0,4	0,9	3,5

Эффективность криптизма, как защиты от амфибий, ничтожна. Это объясняется тем, что последние берут добычу только во время движения, тогда как основное условие проявления криптизма — неподвиж-

ность. Рептилии берут добычу и непосредственно после движения, что делает понятным, почему криптизм действенное средство защиты от рептилий, хотя его эффективность в данном случае ниже, чем средство защиты от птиц.

Криптизм — более верное средство защиты от молодых птиц, чем от старых. Это значит, что птицы способны совершенствоваться в охоте за мало заметными формами. Молодые *Calandrella piscoletta* поедают в полтора раза меньше криптических форм, чем вполне взрослые. Криптические формы, составляющие более 40% содержимого желудков взрослых *Fringilla coelebs*, в желудках молодых (взятых из общих стай) полностью отсутствуют.

Мысль об образовании у птиц определенных условных рефлексов, облегчающих нахождение криптом, подтверждается тем фактом, что, по мере увеличения последних в числе, эффективность защитного действия их окраски падает.

ТАБЛИЦА 3

Агент отбора	% встречаемости криптических саранчевых	Показатель их относительной поедаемости
<i>Calandrella piscoletta</i> , в июне	38	0,38
<i>C. piscoletta</i> , в июле	86	0,48

Работа показывает, что эффективность криптизма стоит в ясной связи со способом охоты птицы. Это могло бы быть проиллюстрировано на многих примерах. Привожу для иллюстрации (табл. 4) сравнение поедаемости некоторых криптических форм зябликом, высматривающим насекомых, и синицей, дополняющей зрение осязанием (ощупывание веточек, коры и т. д. клювом).

ТАБЛИЦА 4

Хищник	Показатель поедаемости		
	крипт. <i>Aganeina</i>	<i>Aphyophora alni</i>	гусениц <i>geometridae</i>
<i>F. coelebs</i>	0,1	0,6	0,6
<i>P. major</i>	0,7	0,8	1,8

Наиболее эффективным средством защиты является криптизм по отношению к «случайным» врагам, как, например, к птицам, берущим добычу в несколько необычной обстановке. Поползень или дятел, беря насекомых в траве или с почвы, естественно хватают более ярких, пропуская малозаметных. Так как таких случайных врагов у каждого вида очень много, то этой стороной биологического действия криптизма пренебрегать нельзя. Это значит, что криптическая окраска имеет селекционное значение на всех стадиях развития. Несовременный криптизм служит защитой от случайных врагов и молодых птиц; по мере его раз-

вития растет и его биологическое действие, так как он служит защитой от большего числа врагов. Высоко совершенный криптизм возник под контролем специализированных хищников, чьи способы охоты совершенствовались вслед за эволюцией визуальных приспособлений добычи. Это положение может быть подкреплено наблюдениями, почерпнутыми из исследований отношений, имеющих место непосредственно в природе. Так, пользу, оказываемую некоторым лесным клопам из сем. Coreidae их окраской, напоминающей цвет субстрата, можно уловить, только изучая питание их случайных врагов (поползня или дятла). Эффективным средством защиты от синицы является лишь высоко совершенный криптизм пауков, в то время как прокровительственная окраска большинства насекомых, предохраняющая их от других птиц, является в данном случае бесполезной. Вышесказанное приобретает особенное значение, если мы вспомним, что со времен Дарвина и до наших дней антидарвинисты стремятся показать, что начальные и последние стадии развития криптизма биологического значения не имеют.

Работа дает материал против сомнений о биологической значимости апосематических окрасок. Яркие несъедобные виды имеют крайне низкий показатель относительной поедаемости. Выяснилось, однако, что «вкусы» различных насекомоядных животных во многом различны. По нашим данным, вкусы птиц, рептилий и амфибий, имея много общего, имеют и ряд отличий. Сравнивая наши данные с почерпнутыми из литературы, можно установить различие во вкусах и в пределах класса птиц. Понятно, что апосематические виды в большом числе поедаются теми видами, для которых они съедобны. Для примера укажу, что яркая и для птиц и амфибий несъедобная *Lagria hirta* поедается прыткой ящерицей в 20 раз больше, чем если бы она поедалась пропорционально встречаемости. Это значит, что в частных случаях апосематизм может быть вреден. В противоположность криптизму апосематизм — наиболее верное средство защиты от старых, «ученых» птиц, как это может быть показано на сравнении кормового рациона старых и молодых зябликов.

Как криптизм, так и апосематизм возникли как приспособление к конкретным условиям существования, как защита от определенных врагов, и потому они не пугают своих обладателей от поедания, но снижают, и часто очень значительно, их поедаемость.
