
ТРУДЫ ЛЕНИНГРАДСКОГО ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

РЕДАКЦИОННЫЙ КОМИТЕТ:

В. А. Догель (отв. редактор), Г. Е. Владимиров, Е. Н. Дьяконова,
С. Д. Львов, А. А. Полканов, Б. Н. Шванвич

ТОМ LXX, ВЫПУСК 4

ОТДЕЛЕНИЕ ЗООЛОГИИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ ПРОФ. Б. Н. ШВАНВИЧА



ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
ОРДЕНА ЛЕНИНА УНИВЕРСИТЕТА
ИМ. А. А. ЖДАНОВА
1950

ЭФФЕКТИВНОСТЬ КРИПТИЧЕСКОЙ ОКРАСКИ

С. С. Шварц

Кафедра зоологии позвоночных Ленинградского Государственного университета имени А. А. Жданова

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о биологическом значении окраски ставился уже первыми натурфилософами. Он получил свое блестящее разрешение в учении о так называемой „покровительственной окраске“, и, казалось бы, нет необходимости в его дальнейшей разработке. В действительности имеет место обратное. Созданное трудами многих видных зоологов учение о визуальных приспособлениях сделалось одним из серьезнейших доказательств справедливости дарвиновской теории эволюции. Естественно поэтому, что антидарвинисты зачастую стремились и стремятся подорвать учение Дарвина критикой теории криптизма. Трудно назвать хотя бы одного крупного антидарвиниста, который среди своих аргументов не выставил бы ряда соображений против реальности защитного действия криптической окраски. Критика теории основывает свои взгляды на утверждении, что прямых доказательств реальности защитной функции окраски нет.

В предлагаемой работе автор ставит своей задачей дать прямые доказательства в пользу теории криптизма, пытаясь тем самым снять одно из популярнейших возражений против дарвинизма.

Автор с удовлетворением приносит искреннюю благодарность за ценные советы и помощь в работе проф. Б. Н. Шванвичу, проф. П. В. Терентьеву и доц. А. С. Данилевскому.

1. ЭФФЕКТИВНОСТЬ КРИПТИЗМА В УСЛОВИЯХ ОТКРЫТЫХ ЛАНДШАФТОВ

Начало настоящей работы положили наблюдения над поедаемостью саранчевых птицами и полупустынными рептилиями. Выбор пал на саранчевых отнюдь не случайно. Огромному большинству их в той или иной мере свойственна криптическая окраска. Такая распространенность криптизма у представителей этой группы давно отмечена в литературе.

Криптизм в одинаковой мере свойственен обоим экологическим группам — фитофилам и геофилам. У последних он обычно усиливается дорзовентральной сплюсненностью тела. Фитофилы, как правило, окрашены в зеленые тона, часто с более или менее развитой продольной полосатостью, усиливающей их сходство со стеблями и листьями злаков. Индивидуальная изменчивость окраски идет обычно в соответствии с изменением окраски злаков при высыхании. Саранчевыс поедаются многочисленными видами всех классов наземных позвоночных. Там, где они встречаются, их едят все насекомоядные птицы, для многих они — основной корм. По данным U. S. A. Biological Survey, десятая часть насекомых, обнаруженных в желудках североамериканских птиц, принадлежала саранчевым. Такое обилие врагов естественно заставляет задуматься о том значении, которое может иметь для саранчевых их окраска. С другой стороны, это показывает, что саранчевые вполне съедобны, что они — излюбленный привычный корм¹ птиц, а следовательно, если окажется, что они поедаются меньше, чем если бы они поедались пропорционально встречаемости, то это нельзя будет объяснить их относительно малой съедобностью. Большая поедаемость саранчевых (вторая причина) делает их особенно удобным объектом для изучения эффективности криптического действия окраски.

В настоящей работе эффективность криптизма саранчевых изучалась путем анализа питания сизоворонки, малого жаворонка, большого степного жаворонка и ящурки *Eremias arguta*; здесь также используются данные по питанию и некоторых других насекомыхоядных животных.

1. Питание сизоворонки

Работа над питанием сизоворонки (*Cotacias garrulus* L.) проводилась в Чиназском районе Ташкентской обл. вдоль

¹ Один из виднейших противников теории — Гейкертингер — неоднократно подчеркивал, что для птиц не существует съедобного и несъедобного, а есть добыча привычная и непривычная.

берега р. Чирчик в июне и первой половине августа 1939 г.

Лесной берег реки Чирчик представляет собой высокий (до 20 м) лёссовый обрыв, местами пересеченный оврагами. Как сам обрыв, так и овраги очень богаты гнездами различных гнездящихся в норах птиц и, прежде всего, сизоворонки. Ночь и, повидимому, самую жаркую часть дня сизоворонки проводят в норах, остальное время охотятся за насекомыми на равнинах, расположенных по соседству с местом их гнездовья. Изучаемая популяция сизоворонок охотилась или на лёссовых буграх, расположенных по берегу обрыва, или под обрывом в местах с почти обнаженной почвой с разбросанными на ней кустиками пустынных растений, к моменту начала работы по большей части уже высохших.

Способ охоты сизоворонки заключается в следующем. Птица медленно летит на небольшой высоте; заметив насекомое, она „ныряет“ вниз и снова продолжает свой охотничий полет. Берет насекомое сизоворонка только с земли, редко со стелющихся по земле частей растений или с их отломанных частей. Наблюдая за сизоворонкой издали, невольно вспоминаешь охоту чайки. По наблюдениям Хамлинга (J. Hammling, 1917), сизоворонка иногда берет добычу в воздухе. Мне лично этого наблюдать не приходилось. При отыскивании добычи, птица пользуется исключительно зрением, и притом зрением с высоты, с полета. Это для нас особенно интересно, так как при таком способе охоты защитное действие криптической окраски должно быть наибольшим.

Анализ желудков сизоворонки показал, что добычей их служат, в первую очередь, различные саранчевые и ползающие на поверхности почвы средние и крупные жуки. Остановимся поэтому на характере распространения этих насекомых в местах охоты сизоворонки.

Одним из часто встречающихся насекомых в районе работы является *Acrida turrita* L.—вид очень интересный благодаря совершенству своего криптизма. Вытянутая форма тела с очень длинной, с короткими усиками головой уже сама по себе делает ее мало заметной среди густой растительности, где она наиболее многочисленна. Окраска полиморфная: встречаются зеленые, бурые и буровато-зеленые особи. Параллелизм в окраске насекомого с цветом растения-субстрата наблюдается во всех случаях. В местах охоты сизоворонки в большом числе обитают на кустарничках (в частности верблюжьей колючке), разбросанных по обнаженным лёссовым холмам—остатках пустыни, еще не

подвергнутым сельскохозяйственной обработке. На земле *A. turgita* встречается очень редко, но часто на лежащих или обломанных частях растений, и в этом случае она доступна сизоворонке.

На холмах, помимо *A. turgita*, в изобилии встречается еще ряд других саранчевых. Среди геофилов особенно многочисленна *Oedipoda miniata* Pall.—также явно криптическая форма. Ее бледноохряная окраска великолепно гармонирует с обнаженной почвой холмов. Буровато-коричневые пятна на надкрыльях еще более усиливают криптический эффект, нарушая целостность впечатления от насекомого и не выделяясь сами по себе на покрытой мелкими комочками земли почве. Достижению криптизма способствует и характер покровов насекомого: сильно шероховатая голова и бугорчатая переднеспинка. Живет насекомое непосредственно на почве, предпочитая участки с очень редким растительным покровом. Вместе с *O. miniata* на холмах нередок богарный прус (*Calliptamus turanicus* Tarb.)—довольно крупное саранчовое (28—30 мм 40—48 мм). Окраска одноцветная желтая, часто с темными мелкими пятнами. Переднеспинка несколько сплющена сверху. Поведением, по крайней мере в описанном участке, не отличается от *O. miniata*. Встречается или непосредственно на почве или на кустиках растений. Благодаря своей окраске замечается с трудом. Многочисленные мелкие *Sphingonotus* и *Dociostaurus* до вида определены не были. Так же, как и у предыдущих видов, их земляная окраска прекрасно гармонирует с цветом грунта.

Описанные саранчевые в равной мере многочисленны как на холмах, так и на некоторых участках, расположенных под обрывом, с небольшим процентом покрытия. К этим участкам местами прилегают, местами в них вклиниваются участки, покрытые мелкой разноцветной галькой и почти лишенные растений. На них упомянутые виды саранчевых почти не заходят, но зато здесь обычен очень интересный вид—*Chrotogonus turanicus* Kuthy. Его общая окраска буровато-серая с многочисленными черными точками и пятнышками. Тело сильно сплюснуто дорзовентрально, очень широкое. Переднеспинка сильно бугристая; на теле и на голове много темных и светлых перевязей и пятен. Такая окраска и форма насекомого делают его на пестрой гальке почти совершенно незаметным для человека. На растениях *Ch. turanicus* никогда не встречаются.

Из саранчевых фитофилов для сизоворонки могут иметь значение *Thisocetrinus pterostichus* F. W. и *Thisocetrus lit-*

toralis Kamb. Оба вида живут на гребенчуке (*Tamarix*), верблюжьей колючке (*Alhagi camelorum*) и других кустарниках и полукустарниках. Первый—светлозеленый с черной продольной полосой. На надкрыльях мелкие черные точки. Второй—зеленовато-серый с прерывистыми темными перевязями на надкрыльях (встречается главным образом на верблюжьей колючке). Оба вида среди растений не выделяются. Иногда можно было их видеть на расположенных у самой земли частях растений, и в это время они безусловно доступны сизоворонке.

Кроме саранчевых, пищей сизоворонки являются крупные наземные жуки: *Blaps* sp. и несколько видов подсем. *Naupalinae*. Деятельны они, главным образом, утром и под вечер. Наибольшее число их наблюдалось во время вечерних экскурсий. Ползая по поверхности обнаженной почвы, черные жуки хорошо заметны даже издали. Вместе с саранчевыми они составляют более 95% содержимого желудков сизоворонки.

Для определения относительного обилия этих насекомых в природе был проведен ряд количественных учетов. Саранчевые учитывались методом кошения, которое производилось 2 раза в неделю с 10/VII по 10/VIII в 7 ч. утра и в 5 ч. вечера, т. е. во время наибольшей активности сизоворонки. Кошение проводилось количественным сачком; за показатель брался результат 200 взмахов сачка. В течение всего времени работы, обилие саранчевых держалось примерно на одном уровне. В среднем за 16 учетов 200 ударов сачка на холмах дали около 130 насекомых, из них около 70% падало на долю *Oedipoda miniata*, 7—8% на *Calliptamus turanicus*, а остальные на *Sphingonotus*, *Dociostaurus*, а также немногочисленных жуков (*Chrysomelidae*, *Coccinellidae*) и клопов *Pentatomidae*.

Нас интересовало только обилие саранчевых, так как прочие насекомые, как живущие исключительно на растениях, сизоворонкой не поедаются. В отношении саранчевых-фитофилов учет проводился в зарослях джидды, гребенчука, верблюжьей колючки. 200 ударов сачка дают здесь в среднем 80—90 саранчевых, из них *Acrida turrita* 25%, *Thisoecetrinus* 35% и *Thisoecetrus* 32%, остальное падает на редко встречающиеся виды.

Что касается *Chortogonus turanicus*, то они в сачок не попадают вообще. Для их учета применялась следующая методика: наблюдатель медленно шел по избранному маршруту и подсчитывал всех замеченных насекомых. Подсчет проводился одновременно двумя наблюдателями и результаты их сравнивались. После известной тренировки

их показания отличались не больше, чем на 5—6 насекомых, что дает некоторую уверенность в правильности полученных результатов. В местах, населенных *Ch. turanicus*, было проведено 18 подсчетов. В среднем на 1 км маршрута отмечалось 80—100 насекомых. Тот же метод применялся и для учета наземных жуков.

Одновременно проводился и подсчет вспугнутых непосредственно по ходу маршрута наблюдателя саранчевых-геофилов. Было проведено 24 подобных подсчета, также с помощью второго лица (мальчик 14 лет, коллекционирующий насекомых).

В среднем на 1 км пути на холмах насчитывалось: саранчевых-геофилов 652—680 экз., из них *O. miniata* 440—460, *Ch. turanicus* 51—60 и жуков (главным образом *Narpalinae*) 25—28.

Здесь, как и во многих случаях в дальнейшем, я вынужден приводить данные не для видов, а для групп более или менее близких форм, характеризующихся общим типом окраски, поведения и характером распространения по биотопу. Это обуславливается трудностью, в ряде случаев и невозможностью определения насекомых в желудке птицы до вида. При соответствующем учете экологических особенностей и окраски данного вида всегда можно было отнести его к группе насекомых, обладающих примерно одинаковой степенью совершенства криптической окраски и сходным поведением, а следовательно имеющих более или менее равные шансы быть замеченными сизоворонкой. Данные по отдельным учетам незначительно отклоняются от приведенных средних данных. Это видно из того, что наиболее уклоняющийся от типа результат (учет вечером 12/VII)—*Acrididae* 581 экз. *Oedipoda miniata* 426, *Calliptamus italicus* 56, *Coleoptera* 29 — все же показывает то же, что и средние данные за 16 учетов. Разницы в подсчете жуков у обоих учетчиков не наблюдалось; при подсчете саранчевых разница была на 15—25 насекомых. Заслуживает внимания, что отношение частот встречаемости *O. miniata* и *C. turanicus*, полученных в результате кошения и подсчета на маршруте, примерно одинаково, что говорит в пользу реальности полученных данных.

Вышеизложенные учетные данные не претендуют, конечно, на абсолютную точность и не дают абсолютного числа насекомых на единицу площади, но они дают нам рабочее представление об относительном обилии насекомых, составляющих основной корм сизоворонки, а также тех, распространение которых по биотопам и постоянное нахождение на поверхности почвы делает их ее возможной добычей.

Все указанные виды являются для птиц вполне съедобными. Вопрос этот нашел отражение в обширной литературе по питанию птиц.

Некоторое сомнение вызывала съедобность чернотелок, но в настоящее время может считаться доказанным, что чернотелки охотно поедаются рядом птиц (дрофа, куропатки и др.). Особенно важно, что все здесь упомянутые крипточеские насекомые являются излюбленным кормом всех птиц, в том числе и сизоворонки, как это показали мои опыты с кормлением полувзрослого птенца.

Исходя из изложенного, можно ожидать, что если сизоворонка берет насекомых пропорционально встречаемости, как этого требует принцип пропорциональной поедаемости, то в желудках птицы они должны быть представлены в тех же отношениях, что и в природе. Анализ содержимого 109 желудков сизоворонок показал иное (сизоворонки отстреливались в местах, где проводился учет насекомых, утром и вечером, т. е. в то время, когда проводились учетные работы). В желудках было обнаружено 773 насекомых. Из них:

Криптически окрашенных геофильных саранчевых . . .	574 экз.
<i>Oedipoda miniata</i>	402 „
<i>Calliptamus turanicus</i>	11 „
<i>Chrotogonus turanicus</i>	1 „
<i>Sphingonotus</i> sp., <i>Dociostaurus</i> sp.	62 „
Неопределенных геофилов	91 „
Фитофилов	5 „
<i>Thisoecetrinus</i>	4 „
<i>Thisoecetrus</i>	1 „
Blaps, Harpalinae	161 „
Прочих (<i>Gryllotalpa</i> , <i>Odonata</i> , <i>Sphingidae</i>)	61 „

В этой табличке прежде всего заслуживает внимания практически почти полное отсутствие в желудках сизоворонки *Chrotogonus turanicus* — вида, который содержащиеся в неволе птицы поедают с большой охотой.¹ Сизоворонка ежедневно облетает обнаженную почву с галькой, где эти саранчевые столь многочисленны. Эта площадь находится под контролем сизоворонки не в меньшей степени, чем прилежащие лёссовые участки. Итак, вполне съедобные, многочисленные и открыто живущие насекомые не поедаются птицей, для которой саранчевые — основной корм. Для меня не подлежит сомнению, что *Ch.*

¹ *Ch. turanicus* — настолько характерная форма, что пропуски ее при анализе содержимого желудка возможны лишь в исключительных случаях.

turanicus защищен от сизоворонки исключительно своей окраской. Как указывалось, *Ch. turanicus* на гальке для человеческого глаза почти неуловим. Отсутствие их в желудках сизоворонки говорит о том, что окраска насекомого действительно играет ту роль, которая ей приписывается. В данном случае эффективность криптической окраски максимальна и может быть оценена в 100%. Это не значит, конечно, что ее обладатель застрахован от всех врагов. О них мы просто очень мало знаем. Достаточно сказать, что в нескольких желудках обитающих здесь ящурок *Eremias arguta* *Ch. turanicus* встречается в большом числе.

Не менее интересно отсутствие в желудках сизоворонки и *Acrida turrata*. Она не всегда доступна сизоворонке, так как большую часть времени проводит на растениях. Тем не менее, временами находясь на стелющихся частях растений, что случается не редко, она доступна птице. Отсутствие ее в желудках сизоворонки частично объясняется ее образом жизни, частично же совершенством ее криптизма. Интересно, что даже типичные фитофилы (*Thisoecetrus*, *Thisoecetrinus*) поедаются в небольшом количестве, остатков же *Acrida turrata* не встречено ни в одном из 102 желудков.

Обратимся теперь к насекомым, составляющим основной корм сизоворонки. Сравним поедаемость двух групп насекомых: обитающих на лесе саранчевых геофилов и вышеупомянутых жуков. Как указывалось, в желудке мы находили их в следующем количестве: Саранчевых геофилов (*Oedipoda miniata*, *Chrotogonus turanicus*, *Sphingonotus* sp., *Dociostaurus*) 574 экз., жуков 261. Примем их общее количество за 100% (случайно съеденных насекомых можно не учитывать), тогда получим, что саранчевые составляют 79% всех съеденных сизоворонкой насекомых, а жуки 21%. Это будут проценты поедаемости.

Как показали учетные работы в охотничьих участках сизоворонки, саранчевые составляют более 96% всех насекомых, являющихся добычей сизоворонки, а жуки около 4%. Это будут проценты встречаемости.

Итак:

	% встречаемо- сти (B)	% поедаемости (A)	Относитель- ная поедаемость (C)
Саранчевые .	96	79	0,82
Жуки	4	21	5,2

Если бы представители обеих групп поедались пропорционально их встречаемости в природе, то A было бы равно B , т. е. в желудках наблюдались бы те же отношения, что и в природе, т. е. $A : B = 1$. Как видно, это не так. Жуки поедаются в 5 раз больше, чем этого требует гипотеза пропорциональной поедаемости, а саранчевые в 1,2 раза меньше.

Относительная поедаемость насекомых определенной группы зависит от обилия их в природе. Показателем ее является отношение процента поедаемости к проценту встречаемости. Чем выше этот показатель (3), тем больше относительная поедаемость представителей группы.

В данном случае показатель относительной поедаемости C для Acrididae ($A : B = 79 : 96$) = 0,8, для наземных жуков ($A : B = 21 : 4$) = 5,2. Другими словами, относительная поедаемость хорошо заметных жуков более чем в 6 раз превышает поедаемость саранчевых.

Применяемая методика дает возможность оценивать действие криптизма в количественных терминах, а вместе с тем и возможность сравнивать эффективность криптизма различных животных, в различных обстановках и, главное, как защиту от различных врагов.

Забегая вперед, укажу, что дальнейшие исследования показали: C саранчевых в данном случае больше, чем в других случаях, хотя реальность его не вызывает у меня сомнения ($B : A = 17$). Такого результата следовало ожидать. Для сизоворонки саранчевые — основной корм, и неудивительно, что она находит их с большей легкостью, чем другие птицы. Это тем более понятно, что, острота зрения и способность различать цвета у различных, даже родственных видов птиц, различна.

Суммируя, мы получаем следующее.

Анализ желудков сизоворонки показывает:

- 1) при способе охоты сизоворонки виды с особо совершенным криптизмом (*Chrotogonus turanicus*, *Acrida turrata*) выпадают из поля зрения птицы и, несмотря на совершенно открытый образ жизни, не обнаруживаются ею;
- 2) виды криптически менее совершенные поедаются в меньшей мере, чем этого требует принцип пропорциональной поедаемости: их относительная поедаемость в 6 раз меньше, чем хорошо заметных жуков.

Вскрытие нескольких желудков *Eremias arguta* Pall. и *Eumeces schneideri* Daudin из мест охоты сизоворонки показало, что членистоногие, ускользающие от сизоворонки, становятся постоянной добычей этих ящериц; следова-

тельно, не может ставиться вопрос об абсолютности их защитных приспособлений. Например, в 8 желудках длинноногого спинка было обнаружено: 15 экземпляров *Oedipoda minlata*, 1 экз. *Sphingonotus*, 3 экз. *Chrotogonus*, 4 экз. *C. turanicus*, 4 экз. *Acrida turrita*, 2 экз. *Mantis religiosa*, 1 экз. *Galeodes* sp., 1 экз. *Buthus*.

2. Питание *Calandrella pispoletta pispoletta* Pall. и *Melanocorypha calandra calandra* L.

Эффективность криптической окраски саранчевых, как и любых животных, зависит не только от ее совершенства. Ясно, что не меньшее значение имеет и то, от кого она должна служить защитой, кто является агентом отбора.

От сизоворонки—птицы, руководствующейся при охоте зрением с высоты, птицы исключительно насекомоядной, птицы, для которой саранчевые составляют около 80% корма, — переходим к формам менее специализированным в смысле выбора пищи и отыскивающим насекомых путем детального осмотра как кустиков степных растений, так и самой почвы между ними. Объектом исследования явились степные жаворонки *Calandrella pispoletta* и *Melanocorypha calandra*.

Работа проводилась летом (VI—VII) 1940 г. в полупустыне Заволжья, в районе соленого озера Баскунчак, в нескольких километрах от горы Большое Богдо. Почва местности в основном песчаная, местами супесчано-суглинистая, процент покрытия растениями небольшой, так что основной фон составляет желтовато-бурая оголенная почва.

Ландшафтные растения — различные формы белой полыни (*Artemisia maritima* и др.), а также типчак (*Festuca sulcata*) и ковыль группы *Stipa capillata*, местами — кокек (*Atriplex canum*), в понижениях — тал, лох, ива.

Из птиц основная роль в контроле над степными насекомыми принадлежит очень многочисленному малому степному жаворонку (*Calandrella pispoletta* Pall.). В период работы насекомые составляли около 80% питания жаворонка; в это время он насекомояден. Среди насекомых преобладают прямокрылые и жуки, главным образом из семейств *Carabidae*, *Scarabaeidae*, *Curculionidae* а также клопы *Trigonosoma halophilum*, *Aelia* sp. Около 70% животной пищи составляют жуки *Harpalus*, *Anisoplia segetum* и прямокрылые *Calliptamus italicus*, *Chorthippus*, *Decticus* и др., что дает возможность разделить добычу жаворонка на две группы: 1) бросающиеся в глаза, хорошо заметные жуки и 2) криптически окрашенные саранчевые.

Из прямокрылых наибольшее значение имеют *Calliptamus italicus*, *Chorthippus*, *Tmethis muricatus*, *Decticus verrucivorus*, *Onconotus* и некоторые другие. Реже встречаются *Stenobothrus*, *Locusta migratoria*, *Dociostaurus albicornis*.

Проводимые в районе работы, периодические учеты саранчевых (кошения), показали, что частота их встречаемости в природе в течение лета изменялась. Она держалась примерно на одном уровне в течение всего июня. В начале июля саранчевые резко увеличились в числе, изменив тем самым относительное обилие различных групп насекомых „степи“.

Так как определение содержащихся в желудках насекомых с точностью до вида очень затруднено, а во многих случаях просто невозможно (для примера укажу, что из 291 экз. саранчевых, находившихся в желудках птиц, 170 не могли быть определены специалистом энтомологом с большой практикой определения насекомых в желудках), то я здесь соединяю насекомых в две группы: 1) бросающиеся в глаза жуки (*Harpalus*, мелкие *Tenebrionidae*, *Anisoplia segetum*, *Platysma cuprea*, *Copris lunaris* и др.) и 2) крипточески окрашенные прямокрылые (главным образом *Acrididae*). Сравнение частоты встречаемости представителей этих групп в природе и в желудках должно дать понятие об эффективности крипточеской окраски последних.

Количественный учет насекомых проводился по методу кошения и подсчета по маршруту 2 раза в неделю утром и вечером, т. е. в то же время, когда проводился отстрел жаворонков. Всего было проведено 17 учетов кошением (16 000 ударов сачка) и 14 маршрутных учетов (28 км). При анализе полученных данных я обращал внимание только на две указанные группы насекомых, поедаемость которых сравнивалась. Их общее количество принималось за 100%.

В среднем за июнь процент встречаемости прямокрылых был 38; за июль (1—29 VII) — 86. Как при анализе учетных данных, так и при анализе содержимого желудков я считал возможным не учитывать других насекомых: жуков из сем. *Curculinidae* (*Psallidium maxillorum*, *Sitona callosus*, *Thylacites pilosus*) клопов (главным образом *Trigonosoma halophilum*, *Aelia*), муравьев (*Formica*, *Lasius*, *Myrmica*) и др., сравнение поедаемости которых с поедаемостью саранчевых представляет известные затруднения. Для того, чтобы на основании поедаемости различно окрашенных насекомых получить суждение об эффективности

криптизма, надо быть уверенным, что на степень поедаемости их не влияют, кроме окраски, другие свойства насекомых.

Сравнивать поедаемость саранчевых и жуков *Narpalus* и *Scarabaeidae* вполне возможно: их размеры примерно одинаковы, распределение по биотопу тоже, и те и другие вполне съедобны. Но сравнивать, например, поедаемость долгоносиков и саранчевых трудно из-за слишком большой разницы в размерах, которая безусловно может отразиться на поедаемости. С другой стороны, неучтенные насекомые, хотя и поедаются жаворонком, но, в отличие от изучаемых групп, не составляют основы его кормового рациона. Все это заставило меня ограничиться сравнением поедаемости, с одной стороны, жуков *Narpalus*, *Anisoplia segetum* и др., доступных жаворонку по своим размерам (в дальнейшем обозначаются „жуки“), а с другой—прямокрылых (главным образом *Acrididae*).

Всего было проанализировано 182 желудка *Calandrella pispoletta*.

Как указывалось выше, количество саранчевых в июле резко возросло. Поэтому анализ желудков жаворонков привожу отдельно за июнь и июль:

Желудки *Calandrella pispoletta*, убитых 2 VI—6 VII 1940

Проанализирован 121 желудок, где обнаружено 252 экземпляра интересующих нас насекомых. Из них: прямокрылых 28 экз., жуков 224 экз.

Процент поедаемости прямокрылых равен, следовательно, 11,1.

Зная, что в это время процент их встречаемости равен 38, получаем показатель их относительной поедаемости

$$C = \frac{11,1}{38} = 0,3.$$

Анализируемые желудки принадлежали как старым, так и молодым (в юношеском пере), но уже самостоятельным особям. Метод охоты тех и других одинаков: птица бегаёт по земле, внимательно осматривая почву и растения; иногда взлетает и, держась некоторое время в воздухе, осматривает вершину более высоких кустиков. А priori можно предположить, что старые птицы, как более опытные, будут находить насекомых легче, чем молодые, что может обусловить несколько иной характер их питания.

За указанный период работы было добыто 75 взрослых жаворонков. Их желудки содержали саранчевых 24 экз., жуков 148 экз., т. е. процент поедаемости саранчевых взрослым жаворонком равен 14 и, следовательно,

$$C = \frac{14}{38} = 0,38.$$

Молодых птиц было добыто 46 шт. В их желудках обнаружено: саранчевых 11 экз., жуков 97 экз., т. е. процент поедаемости саранчевых молодыми равен 10, откуда

$$C = \frac{10}{38} = 0,26.$$

Из сказанного видно, что покровительственная окраска саранчевых защищает их от молодых птиц со значительно большей степенью эффективности, чем от старых, и что относительная поедаемость саранчевых взрослыми птицами в 1½ раза больше, чем молодыми. Это значит, что птицы способны научиться лучше находить криптических насекомых, что лишний раз подчеркивает относительность действия покровительственной окраски.

Желудки *Calandrella pispoletta*, добытых
6 VII—20 VII 1940

Проанализирован 61 желудок, где обнаружено: саранчевых 45 экз., жуков 61 экз., т. е. процент поедаемости саранчевых жаворонком в июле равен 41,4.

$C = \frac{41,4}{86} = 0,48$. Из этих цифр видно, что показатель относительной поедаемости саранчевых в июле значительно больше, чем в июне.

Мне кажется, что объяснение этому следует искать опять-таки в способности птицы после известной тренировки быстрее находить криптически окрашенных насекомых [в условиях опыта это показал Айзели (Jsely, 1938) на домашних курах]. В июле количество саранчевых резко увеличивается, и, следовательно, они чаще попадают жаворонкам, что влечет за собой приспособленность последних к более быстрому отыскиванию саранчевых, а это в свою очередь снижает эффективность криптической окраски насекомых.

3. Анализ желудков *Melanocorypha calandra* L.

В июне параллельно с отстрелом малого жаворонка проводился отстрел обитающего рядом с ним большого степного жаворонка (*M. calandra*), вида менее многочислен-

ного, чем предыдущий, но встречающегося все же в количестве достаточном, чтобы считать его влиятельным членом изучаемого биоценоза. Подобно малому жаворонку (но только в еще большей степени), *M. calandra* переходит летом на животный корм. В это время растительные остатки составляют не более 10% содержимого его желудков. Метод его охоты существенно не отличается от такового *C. rispoletta*. То же можно сказать и относительно кормового режима обоих видов. Как птица более крупная, *M. calandra* чаще поедает крупных жуков вроде *Blaps*, *Copris lunaris* и др.

Всего был проанализирован 41 желудок *M. calandra*. В этих желудках было обнаружено: саранчевых 26 экз., жуков 181 экз., т. е. процент поедаемости саранчевых большим степным жаворонком в июне равен 12,5 и, следовательно, $C = \frac{12,5}{38} = 0,32$, т. е. несколько меньше, чем в случае *C. rispoletta*, что можно объяснить несколько большим разнообразием кормового рациона этого вида, поедающего крупных насекомых, которых малый жаворонек брать не может.

4. Анализ желудков разноцветной ящурки *Eremias arguta* Pall.

Несомненно, что очень большую роль в изучаемом биоценозе играет *E. arguta*. В районе работы она очень многочисленна. Отлов ящурок проводился параллельно с отстрелом жаворонков. Всего было просмотрено 142 желудка. Для удобства сравнения результатов данных анализов с таковыми *C. rispoletta* желудки ящурки также разбиваются на две группы.

Желудки *E. arguta*, добытых 2 VI—6 VII 1940

Проанализировано 80 желудков, содержащих саранчевых 41 экз., жуков 122 экз., т. е. процент поедаемости равен 25, и, следовательно, $C = \frac{25}{38} = 0,6$.

Желудки *E. arguta*, добытых 6 VII—29 VII 1940

Проанализировано 62 желудка, содержавших саранчевых 81 экз., жуков 52 экз., т. е. процент поедаемости саранчевых равен 62, и, следовательно, $C = \frac{62}{86} = 0,7$.

Таким образом, покровительственная окраска саранчевых сохраняет свою защитную функцию и в том случае, если агентом отбора служит ящерица. Однако эффективность действия окраски в данном случае меньше, чем в разобранным выше случае с жаворонками. Объяснение этому следует искать в том, что, подобно огромному большинству рептилий, ящурка берет только движущуюся добычу. Ясно, что в этом случае эффективность криптической окраски должна резко снижаться, что полностью подтверждается сравнением относительной поедаемости саранчевых жаворонками и разноцветной ящуркой. Очень важно, однако, что покровительственная окраска сохраняет, хотя и в меньшей степени, свое защитное значение и во время движения (вероятно небольшого) животных. Заслуживает внимания также то, что эффективность криптизма саранчевых по отношению к ящерицам не падает заметно по мере увеличения саранчевых в числе. Это легко может быть понято, так как относительно большая поедаемость птицами саранчевых при большей частоте их встречаемости основывается на способности их к научению, которое, как известно, развито у рептилий в значительно меньшей степени, чем у птиц.

Подведем итог работы по изучению эффективности криптической окраски саранчевых. Сущность метода ее изучения сводится к сравнению поедаемости саранчевых с поедаемостью средних и крупных с бросающейся в глаза окраской жесткокрылых. Кроме высказанных ранее соображений, в пользу допустимости такого сравнения говорит тот факт, что весь огромный литературный материал по питанию птиц и рептилий, как экспериментальный, так и полученный в результате анализов желудков, говорит о большей привлекательности для них саранчевых. Долгое время считалось, что представители *Carabidae* и *Tenebrionidae* мало съедобны. Так, на основании уже упомянутых исследований Маршала (A. G. Marshall, 1902), Пултон считает семейства *Scarabaeidae* и *Tenebrionidae* по крайней мере „частично несъедобными“ Биологическое действие секрета, выделяемого анальными железами жуужелиц сравнивалось с действием выделений скусса. Жуужелицы считались малопоедаемыми формами. Форбс (S. A. Forbes, 1883) указывал на ничтожную поедаемость жуужелиц дроздами и синей птицей. Пултон (E. O. Poulton, 1900) считает *Carabidae* особо хорошо защищенной группой (твердость покровов, секрет анальных желез). Окраска многих черных жуужелиц, в том числе и *Naupalus*, часто трактовалась как предохраняющая. В настоящее время может

считаться твердо установленным, что взгляд на малую съедобность указанных семейств жуков по меньшей мере сильно преувеличен. Они поедаются в большом количестве значительным числом видов. Тем не менее ясно, что на „шкале съедобности“ они должны быть поставлены ниже саранчевых. Это значит, что их относительно большая поедаемость не может быть следствием их большей привлекательности. Надо еще раз отметить, что саранчевые и указанные семейства жуков составляют основу питания изученных видов (по крайней мере в районе работы). Это значит, что их бóльшая или меньшая поедаемость имеет для них не случайное, а первостепенное значение.

Вывод о пропорционально меньшей поедаемости саранчевых в условиях открытых биотопов основан на анализах 467 желудков пяти видов птиц и одного вида ящериц. Защитное значение их окраски проявляется при рассмотрении любого вида, но, как показано, эффективность ее различна и зависит от вида „хищника“, его возраста, обилия саранчевых в охотничьих ареалах изучаемого вида и методов охоты.

Сказанное может быть проиллюстрировано табл. 1.

Таблица 1

„Хищник“	Процент встречаемости саранчевых	C (показатель относительной поедаемости)
<i>Coracias garrulus</i>	96	0,82
<i>Calandrella pispoletta</i> (июнь)	38	0,38
<i>C. pispoletta</i> (июль)	86	0,48
<i>C. pispoletta</i> (июнь) молодые	38	0,26
<i>Melanocorypha calandra</i>	38	0,32
<i>Eremias arguta</i> (июнь)	38	0,60
<i>E. arguta</i> (июль)	86	0,70

Как видно из этой таблицы, относительная поедаемость саранчевых жаворонками во всех случаях меньше 0,5. Это значит, что они поедаются в 2 раза меньше, чем если бы они поедались пропорционально их встречаемости. Если учесть, что жаворонки являются одними из влиятельнейших членов биоценоза, то следует признать, что биологическое значение окраски саранчевых огромно. Это значение сохраняется, хотя и в меньшей мере, как защита от сизоворонки и ящурки. Совершенный криптизм са-

ранчевых, подобных *Chrotogonus turanicus*, очевидно вообще боится их от поедания птицами (но не рептилиями).

II. ЭФФЕКТИВНОСТЬ КРИПТИЗМА В ЛЕСНЫХ УСЛОВИЯХ

Изучение эффективности криптизма в условиях открытых ландшафтов явилось до некоторой степени пробным камнем примененной в работе методики. В предыдущем изложении сравнивалась поедаемость двух групп насекомых, что оправдывалось сравнительно простыми биологическими условиями. Мы видели, что изученные две группы насекомых составляли основу питания изучаемых видов. В лесу для такого выделения нет достаточных оснований, так как кормовой режим лесных насекомоядных животных более разнообразен. Отсюда вытекает необходимость анализировать относительную поедаемость большого числа видов насекомых. Такое расширение применения методики по существу означает проектирование поедаемости определенных групп на их встречаемость и наглядно показывает, существует ли в природе пропорциональная поедаемость и, если нет, то в каких случаях отступления от нее достигают наибольшей величины.

Работа проводилась с 20 VI по 1 X 1945 в заповеднике Ленинградского Государственного университета „Лес на Ворскле“. Так как ее качество зависело от точности качественной и количественной характеристики энтомофауны охотничьих участков изучаемых птиц, амфибий и рептилий, то ясно, что соответствующие наблюдения и сбор материала должны были производиться на предельно малой площади, размер которой лимитировался только возможностью добыть с нее достаточное количество объектов исследования. Исходя из этого, мною были выбраны небольшие участки в низкоствольном дубняке (в 4-м, 6-м и 7-м кварталах, общей площадью немногим более 3 га).¹

Эти участки, несмотря на свою незначительную площадь, вполне обеспечивали меня необходимым материалом. Учет насекомых и пауков производился методом кошения во всех участках через каждые 10—12 дней. Обкашивалась трава, подсед и нижние ветви деревьев (200—400 ударов в каждом ярусе). Учет энтомофауны производился путем осмотра деревьев до высоты 2 м. Всего было осмотрено более 100 деревьев. Почвенные насекомые учитывались по методу пробных площадок. Впоследствии я от него отказался, так как количество почвен-

¹ Из-за экономии места я опускаю ботаническую характеристику изучаемых участков.

ных насекомых оказалось столь незначительным, что они не могли играть существенной роли в питании изучаемых видов. Исключение представляли различные *Carabidae* и насекомые калло- и трупоеды, учесть которых каким-либо точным методом мне не представлялось возможным. Ввиду этого я ограничился глазомерной оценкой численности указанных жесткокрылых, а от учета остальных насекомых, живущих непосредственно на почве, отказался совсем. В начале работы в разных участках было заложено 6 пробных площадок по 1 кв. м. На трех из них не было обнаружено ни одного членистоногого, на одной — 2 экз. *Staphilinidae*, на одной 1 экз. *Paederus* и на одной 1 экз. *Platysma vulgare*, 1 экз. *Eurygaster* тауга и один паук. Очень бедна также и энтомофауна стволов деревьев. При осмотре 183 стволов дуба и клена (дуба—82 ствола) обнаружено всего несколько десятков насекомых. Нет сомнений, что бедность энтомофауны стволов заставляла таких птиц, как дятел (*Dryobates major*) и поползень (*Sitta еигораеа*), искать корм в необычной для них обстановке.

Энтомофауна травостоя и листвы кустарников и деревьев богата и разнообразна. Обоим ярусам свойственно много общих форм, но есть и ряд отличий. Что касается изменений в составе энтомофауны, то о них можно сказать следующее. В течение июля и августа как ее качественный состав, так и количественное соотношение отдельных компонентов существенно не менялись, по крайней мере настолько, чтобы это могло заметно отразиться на питании насекомоядных птиц. С конца августа ряд влиятельных членов ценоза начинает исчезать, и их место занимают другие. С такого рода изменением необходимо было считаться при определении показателей поедаемости различных групп. Состав энтомофауны листвы и травостоя изменялся синхронно. Качественное различие в составе энтомофауны изучаемых участков леса не велико, количественное же весьма значительно. Чтобы избежать ошибок, вытекающих из некоторой неравномерности распределения отдельных групп насекомых по участкам, материал собирался во всех участках в примерно равном количестве.

Наибольшее значение как кормовой базы птиц имеют гусеницы *Lepidoptera*, главным образом различных *Noctuidae* (среди которых наиболее многочисленны два вида *Polia*) и жуки. Из последних виднейшее место занимают *Chrysomelidae* и в первую очередь *Haltica saliceti*, а также *Curculionidae*. В зарослях сныти долгоносики-се-

мяеды *Arion* встречаются в огромном количестве. Во всех участках очень многочисленны *Lagria hirta*. Различные виды жужелиц (главным образом из подсемейства *Naegralinae*) в утренние и вечерние часы встречаются по лесным тропинкам. Из двукрылых наиболее многочисленны *Sargomyza* sp., *Tachinidae*, *Tipulidae*, главным образом *Limnobia* sp. и *Nephrotoma* и *Muscetophagidae*. Различные формы муравьев в изобилии встречаются во всех участках (*Formica rufa*, *F. rufibarbis*, *Lasius niger*, *Lasius fuliginosus*). Очень многочисленны *Hemiptera*, главным образом *Miridae*, *Coreidae* и *Pentatomidae*. На солнечных просеках в большом количестве скопляются *Pyrrocoris apterus*. Из цикадок наиболее обыкновенна *Aphrophora alni*.

Саранчевые в лесу встречаются в исключительных случаях (*Chorthippus biguttatus*, *Ch. apricarius*) в сырых участках 6-го квартала. Пауки многочисленны во всех участках.

Состав энтомофауны травостоя и листвы всех участков в целом и изменения, происходящие в нем, могут быть проиллюстрированы табл. 2 (стр. 214—215).

Таблица показывает, что изменения, происходившие в составе энтомофауны, настолько значительны, что вполне могли повлечь за собой кардинальные изменения в кормовом режиме птиц и других насекомоядных животных. (К такого рода изменениям нужно прежде всего отнести резкое увеличение числа гусениц *Lepidoptera*).

Чтобы получить возможно более верное представление об относительной поедаемости различных насекомых, нужно было или анализировать желудки птиц, убитых в разное время отдельно, или же собирать материал таким образом, чтобы отдельные периоды работы, во время которых резких изменений в составе энтомофауны не происходило, были представлены равным количеством желудков. Во избежание чрезмерного расчленения материала я пошел по второму пути.

Как будет видно из дальнейшего, мною был собран материал, характеризующий питание зяблика (*Fringilla coelebs*), большой синицы (*Parus major* L.), поползня (*Sitta europaea*), серой мухоловки (*Muscicapa striata*), певчего дрозда (*Turdus ericetorum*), большого пестрого дятла (*Dryobates major*), прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и остромордой лягушки (*Rana terrestris*). При сопоставлении списка найденных в желудках отдельных видов насекомых с частотой встречаемости этих насекомых в природе учитывался характер распространения изучаемого вида как по биотопу, так и внутри отдельных его участков.

Таблица 2

Состав энтомофауны	Травостой		Листва	
	июль—август	сентябрь	июль—август	сентябрь
	1	2	3	4
ORTHOPTERA 3 вида	1	3	—	
HEMIPTERA				
Miridae (7 видов)	23	13	3	3
Coreidae (3 в.)	3	9	—	1
Tingitidae (1 в.)	1	1	—	—
Pentatomidae (7 в.)	9	19	13	13
Nabidae (1 в.)	—	7	—	2
Pyrrhocoridae (1 в.)	—	—	—	2
HOMOPTERA				
Cercopidae (3 в.)	14	1	8	1
Jassidae (5 в.)	5	2	5	—
COLEOPTERA				
Chrysomelidae (8 в.)	19	17	5	4
Coccinellidae (6 в.)	20	19	5	9
Curculionidae (4 в.)	2	9	—	13
Apion sp.	800	700	700	43
Lagridae (L. hirta)	16	—	10	2
Cerambycidae (Clytus arietis)	1	—	—	—
Staphylinidae (Palorus sp.)	—	4	—	21
NEUROPTERA 2 вида	—	2	2	1

Состав энтомофауны	Травостой		Листва	
	июль-ав-густ	сентябрь	июль-ав-густ	сентябрь
	1	2	3	4
MECOPTERA				
<i>Panorpa communis</i>	1	1	—	—
LEPIDOPTERA взрослые				
Adelidae (1 в.)	2	—	1	—
Tortricidae (2 в.)	2	—	1	—
Pyralidae ad.	1	—	1	—
LEPIDOPTERA гусеницы				
Notodontidae (1 в.)	—	—	—	6
Noctuidae (4 в.)	1	36	—	34
Geometridae (3 в.)	—	5	—	1
DIPTERA				
Stratiomyidae (1 в.)	1	—	—	—
Tachinidae (2 в.)	9	1	—	1
Tabanidae (<i>Chrysops</i> sp.)	1	—	—	—
Chloropidae (1 в.)	3	—	—	1
Sapromyzidae (2 в.)	20	—	13	—
Dolichopodidae (2 в.)	—	—	3	1
Tipulidae (5 в.)	46	—	27	—
Mycetophilidae (1 в.)	13	4	16	—
Culicidae	4	5	7	—
Bibionidae	3	—	—	—
HYMENOPTERA				
	26	1	7	7
<i>Araneina</i>	38	112	26	96

На соблюдение этого правила нужно было обращать сугубое внимание, так как смысл всей работы сводится к сравнению действительно поедаемого, с тем что могло быть съедено. Я подчеркиваю, что этот момент мною всегда учитывался, так как приведение учетных данных по отдельным охотничьим участкам того или иного вида отняло бы слишком много места и повлекло бы за собой неминуемые повторения.

Естественно предполагать, что степень поедаемости данного вида в значительной мере определяется его съедобностью. Хотя в литературе по этому вопросу собран значительный материал, который мог бы быть здесь использован, мне казалось не лишним проверить съедобность некоторых насекомых на местных птицах. Соответствующий эксперимент был поставлен на поляне 4-го квартала, где в сентябре скопилось большое количество зябликов, синиц, отчасти поползней, лесных коньков и других птиц. Под одиноко стоящей на поляне дикой яблоней на белых листах бумаги (25×30 см) раскладывались прикрепленные к бумаге каплей столярного клея наиболее обыкновенные насекомые. Всего было выставлено 14 листов с 855 насекомыми. Листы выставлялись во второй половине дня, примерно на 3 часа. Разложенные листы чаще всего посещались зябликом, реже — поползнем и полевым воробьем. Дважды на листы слетали синицы, один раз лесной конек. К сожалению, точная регистрация посещений листов птицами не могла быть осуществлена, так как нахождение человека на поляне пугало птиц, замаскироваться же не было возможности. Насекомые на листах размещались без определенного порядка. Часто после опыта обнаруживалось, что насекомые со следами ударов клюва были сброшены с листа. Для того чтобы их легче было учитывать, почва вокруг листа была лишена растительности радиусу в 2 м. Насекомые, не обнаруженные ни на листе, ни на окружающей площадке, считались съеденными. Известные ошибки при этом могли быть, но на общую картину поедаемости отдельных форм они безусловно не влияли.

Результат эксперимента сведен в табл. 3.

Анализ данных этой таблицы показывает, что наиболее привлекательными для птиц являются крупные *Brachiocera* и пауки; затем идут охотно поедаемые *Homoptera*, сенокосцы, гусеницы, саранчевые и клопы *Coreidae* и *Pentatomidae*. Жуки *Paederus* являются, очевидно, мало съедобными. То же следует сказать и о листоеде *Haltica saliceti*. Клопы *Miridae*, стоят, повидимому, на грани съедобного и несъедобного. *Coccinellidae* поедаются в исключи-

Таблица 3

Насекомые и паукообразные	Выставлено	Съедено	Съедено в %
Acrididae	83	39	47
Coreidae et Pentatomidae	98	41	42
Miridae	69	8	11,6
Pyrrhocoris apterus	6	6	—
Aphrophora alni	21	11	52,5
Lepidoptera (larvae)	110	49	44,6
Haltica saliceti	103	17	16,8
Lagria hirta	98	1	1
Coccinellidae	66	4	6,1
Paederus sp.	20	4	20
Brachycera	40	28	70
Araneina	105	56	53
Opiliones	36	16	44,5

тельных случаях. *Lagria hirta* и *Pyrrhocoris apterus*, вероятно, правильно будет считать несъедобными.

Имея, таким образом, с одной стороны, материал, характеризующий степень съедобности отдельных форм, с другой стороны, данные количественного учета в различных участках биотопа, я, при анализе содержимого желудков отдельных видов, с известной уверенностью мог объяснить интенсивность поедания тех или иных видов той или иной особенностью их морфологии или экологии.

Как указывалось, для характеристики относительной поедаемости различных лесных насекомых мною проанализировано питание шести видов птиц, одного вида амфибий и одного вида рептилий.

Результат анализа содержимого их желудков сведен в приложении II. Он имеет большое значение для выяснения кормового режима того или иного вида, но для наших целей более важно сопоставление поедаемости определенного насекомого с его встречаемостью в природе. В процессе работы это достигалось путем сопоставления ряда таблиц, характеризующих как встречаемость, так и поедаемость различных форм. Для примера приведу табл. 4, составленную для зяблика (*Fringilla coelebs*).

Из-за экономии места мы не будем давать подобных таблиц для всех видов, а дадим сводную таблицу (приложение I), куда занесен лишь результат сравнения поедаемости вида с его встречаемостью — показатель относительной поедаемости. В таблицу занесены не все виды, а только наиболее для нас интересные и распределение кото-

рых по биотопу давало возможность учитывать их методом кошениа.

Анализируя данные этой таблицы, мы видим, что в отношении поедаемости различных форм разными аген-

Таблица 4

Насекомые и паукообразные	Поедаемость	Встречаемость	Процент поедаемости	Процент встречаемости	С
<i>Haltica saliceti</i>	24	26	24,3	4,8	5,1
<i>Lagria hirta</i>	2	16	2	3	0,7
<i>Apion</i> sp. „А“	134	2000	38	—	0,3
<i>Apion</i> sp. „В“	14	13	14,2	2,4	5,9
Coreidae	9	41	9	7,6	1,3
<i>Mesocercus marginatus</i>	4	8	4	1,5	2,6
<i>Stenosephala agillis</i>	2	4	2	0,8	2,5
<i>Aphrophora alni</i>	2	21	2	3,8	0,5
Гусеницы <i>Polia</i> и некоторых других Noctuidae	32	111	32,5	22	1,6
Гусеницы Geometridae	2	18	2	3,3	0,6
Tachinidae	2	11	2	1,8	1,2
Araneina	26	270	6	51	0,1

тами отбора, наряду с совершенно определенными отличиями, есть много общего.

Это выражается, прежде всего, в ничтожной поедаемости мало привлекательных форм. Показатель поедаемости птицами таких насекомых, как *Lagria hirta*, Coccinellidae, Paederus, Miridae, колеблется от 0,0 до 2,2, в среднем меньше 0,5. Другими словами, данные эксперимента и анализа желудков здесь полностью совпадают. Апосематические формы *Lagria hirta* (ее рыжеватая окраска на фоне зеленых листьев прекрасно заметна) и Coccinellidae поедаются поползнем, дятлом и певчим дроздом несколько интенсивнее, чем другими птицами. Этому может быть дано следующее объяснение. Поползень и дятел редко берут добычу с травы и листвы; дрозд, охотящийся на земле, берет, главным образом, наземных насекомых (Hemiptera, Geotrupes и другие крупные формы); следовательно, все три вида птиц являются для насекомых—обитателей травы и листвы, „случайными врагами“. Ясно, что в этом случае защитная функция апосематической окраски несколько снижается, так как „предупредить“ яркая окраска может только опытного врага. С этим интересно сопоста-

вить тот факт, что апосематические клопы-солдатики (*Pyrrhocoris apterus*), в огромном числе встречающиеся на стволах, в желудках поползней и дятлов, отсутствуют. С солдатиками древолазы сталкиваются чаще, чем с *Coccinellidae*, а поедаются они несравненно реже. Это трудно истолковать иначе, чем в духе классической теории защитных окрасок.

Что касается амфибий и рептилий, то таблица показывает, что большинство мало привлекательных для птиц насекомых поедаются ими в ничтожном количестве. Два интересных исключения: показатель поедаемости кокциnellид остромордой лягушкой равен 3,7, а *Lagria hirta* прыткой ящерицей даже 20,0. Это значит, что вкусы амфибий и рептилий несколько отличаются от вкусов птиц. Совершенно естественно, что яркая форма будет в большом числе поедаться теми видами, для которых она съедобна. *L. hirta* поедаются ящерицей в 20 раз больше, чем если бы они поедались пропорционально встречаемости. В частных случаях апосематизм может быть вреден, а следовательно, его защитная функция не абсолютна, а относительна. Из изложенного видно, что „предупреждающие“ окраски не вымысел кабинетных ученых (как это пытаются доказать антидарвинисты), а факт, непосредственно наблюдающийся в природе и притом поддающийся количественному выражению. Обратимся теперь к криптическим формам.

В приводимой таблице к ним относятся *Aganeina*, *Argophora alni*, гусеницы *Noctuidae* и *Geometridae* и саранчевые. Криптизм некоторых клопов *Coreidae* нарушается тем, что в солнечную погоду они выползают на зеленую поверхность листьев, где хорошо заметны.

Сравнивая показатели поедаемости криптических форм с таковыми форм хорошо заметных (напр. *Naltica*), мы видим, что защитная роль криптизма в той или иной мере проявляется во всех случаях. Эффективность криптизма зависит, в первую очередь, от степени его совершенства. Это прекрасно иллюстрируется сравнением поедаемости гусениц пядениц и совок. Как видно из таблицы, более совершенный криптизм первых значительно снижает показатель их поедаемости почти во всех разобраных случаях (за исключением синицы). Пауки, криптизм которых достигает наибольшего совершенства, имеют наименьший показатель поедаемости.

Кроме совершенства криптизма — фактора внутреннего, на его эффективность резко влияет и внешний фактор — специфика агента отбора. Если мы сравним поедаемость

криптических форм зябликом, руководствующимся при охоте зрением, и синицей, дополняющей зрение осязанием, то значение способа охоты „хищника“ в разбираемом вопросе станет совершенно очевидным. Показатель поедаемости криптических форм синицей во всех случаях значительно выше. Только криптизм пауков в значительной степени снижает их поедаемость (показатель поедаемости равен 0,6).

Очень интересно отсутствие различий в относительной поедаемости гусениц пядениц и остальных бабочек. Более совершенный криптизм гусениц Geometridae не защищает их от синиц с большей эффективностью, чем менее совершенный криптизм других гусениц. Как указывалось, зябликами они поедаются относительно меньше прочих. В литературе имеются данные, говорящие о том, что гусеницы пядениц не встречаются в желудках тех всеядных птиц, которые поедают других гусениц. Так, среди 1948 насекомых, обнаруженных Реригом (Rorig, 1909), в желудках различных Corvidae оказалось 145 гусениц Noctuidae, 550 гусениц Piralidae и ни одной гусеницы Geometridae. Требуемая степень совершенства криптизма зависит от того, против какого врага он служит защитой, т. е. от конкретной биоценотической обстановки, в которой развивается криптизм. Это наводит нас на мысль, что такой высоко совершенный криптизм, как у знаменитой *Kallima palaelecta*, возник под контролем специализированных агентов отбора, чьи способы охоты совершенствовались вслед за эволюцией визуальных приспособлений добычи.

Наиболее эффективным средством защиты криптизм является в отношении поползня, дятла и дрозда, т. е. как раз тех птиц, которые для приводимых в таблице насекомых являются врагами случайными. Такие формы, как пауки и гусеницы Geometridae, в желудках этих птиц вовсе не обнаружены. Показатель поедаемости гусениц Noctuidae дроздом равен 0,4, т. е. в 4 раза меньше, чем зябликом. Даже мало совершенный криптизм клопов из сем. Coreidae заметно снижает их поедаемость этими видами птиц. Несмотря на отдельные исключения (напр. высокий показатель поедаемости гусениц Noctuidae поползнем), мы можем считать доказанным фактом, что криптизм (в противоположность апосематизму) — наиболее верное средство защиты от случайных врагов. Птица, беря насекомых в несколько необычной обстановке (напр. поползень или дятел в траве), естественно хватается наиболее бросающихся в глаза, пропуская мало заметных.

Несколько слов о значении возраста птицы.

В июле, наряду со взрослыми зяблями, была отстрелена 31 молодая птица. Молодые вели уже вполне самостоятельный образ жизни в тех же местах, где и взрослые, и взяты из тех же самых участков леса. При вскрытии их желудков бросалось в глаза большое количество растительных остатков. Из 31 желудка, 14 не содержали остатков насекомых, а в остальных они встречались в небольшом количестве.

Остатки насекомых, содержащихся в 31 желудке, приведены в табл. 5.

Таблица 5

Насекомые	Число встреч	%
Apion sp. „A“	60	57,6
Apion sp. „B“	7	6,7
Lagria hirta	5	4,8
Otiorrhynchus sp.	2	1,9
Neococcinella quatuordecem-pustulata	1	0,9
Неопред. Coleoptera	17	16,4
" Tipulidae	1	0,9
" Tachinidae	2	1,9
Formica rufa L.	9	8,7

При анализе содержимого их желудков обращает на себя внимание полное отсутствие в них криптических форм: все съеденные ими насекомые принадлежат ярким или черным видам. Заслуживает особого внимания наличие в 31 желудке молодого зяблика 5 *Lagria hirta*, в то время, как в 100 желудках взрослых их было только 2.

Молодые птицы в начале своей самостоятельной жизни берут преимущественно или исключительно бросающихся в глаза насекомых, причем поедаются и мало съедобные виды (*Lagria hirta*, *Neococcinella quatuordecem-pustulata*, отчасти *Formicidae*). Следовательно, на зябляках подтверждается вывод, сделанный ранее при анализе желудков *Calandrella pispoletta*: криптизм — более верное средство защиты от молодых птиц, чем от птиц старших возрастов; искусство находить криптических насекомых приобретает птицами путем соответствующего опыта. Как указывалось, ко второй половине августа зяблики сбиваются в стаи, одновременно переходя на растительный корм. Незначительная примесь насекомых в это время состоит исключительно из бросающихся в глаза видов. Так, 9 же-

лудков ябликов, взятых из стай в первой половине сентября, содержали: *Haltica saliceti* 6 экз., *Apion* sp. „А“ 8 экз., *Apion* sp. „В“ 2 экз.

Другими словами, осенний яблик если и берет насекомых, то лишь хорошо заметных, пропуская более многочисленные, но менее бросающиеся в глаза виды.

Наряду со стайными ябликами, во второй половине лета и осенью по лесу бродят и одиночные особи. Первоначально я не обратил на это должного внимания, но, обнаружив в желудке убитого 30 VIII такого одиночного яблика много насекомых, что в это время было уже необычно, я решил специально заняться исследованием одиночных особей. Как известно, Промптов (1933) установил, что в Московской области популяция ябликов распадается на две экологические группы, несколько разнящиеся между собой по своим привычкам: яблики первой группы держатся в смешанном лесу таежного типа и строят свои гнезда непосредственно у главного ствола высоко над землей; другая группа ябликов обитает в светлых сосново-еловых рощах и строит гнезда иногда на боковых ветвях. Между обеими группами существуют и иные экологические различия. Мне кажется, что одиночные яблики представляют тоже нечто вроде экологического варианта изучаемого вида. Наблюдения как будто подтверждают это предположение. Яблики, сбившись в стаи, меняют свое место обитания. Они держатся ближе к окраине леса, порою прямо на опушках, вылетая на посевы культурных растений. Одиночные яблики никогда на опушках не встречаются, держатся более в глубине леса и если встречаются в тех же участках леса, где и стайные, то держатся всегда в стороне от них. Стайные яблики и в лесу питаются, в основном, растениями, одиночные — насекомыми.

Мною проанализировано 20 желудков одиночных ябликов, убитых в период с 20 VIII по 20 IX в том же участке леса, откуда были взяты и 9 стайных ябликов, анализ животных компонентов пищи которых дан выше. Основную массу содержимого желудков представляют насекомые. Только в двух желудках растительные остатки составляли 80%. Как показывает приложение II, основную массу поедаемых насекомых составляют жуки (52%); несколько меньше поедаются гусеницы. Относительная поедаемость отдельных видов и групп иллюстрируется столбцом 2 приложения I.

Наименьшим показателем поедаемости обладают критические пауки, что совпадает с данными таблицы относительной поедаемости насекомых взрослыми ябликами в

течение всего сезона. Однако здесь он выше. То же можно сказать и о показателе поедаемости гусениц Geometridae. Он меньше, чем показатель поедаемости гусениц прочих Lepidoptera, что безусловно объясняется совершенством их криптизма, но вдвое больше, чем соответствующий показатель в таблице для взрослых ябликов в целом. Показатель поедаемости Hemiptera (*Stenosephala agilis*) также больше, чем соответствующий показатель табл. 4. Показатель поедаемости *Haltica saliceti*, наоборот, в данном случае много меньше (2,7 против 5,1).

Все изложенное говорит о том, что относительная поедаемость криптических насекомых одиночными яблниками выше, чем яблниками в целом, а хорошо заметных, но мало привлекательных видов (*Haltica saliceti*), наоборот, — ниже. Это можно понять только таким образом, что та часть яблников, которая к осени не переходит на растительный корм, приобретает способность лучше находить криптически окрашенных насекомых, относительная поедаемость которых растет, в то время как относительная поедаемость заметных видов падает. Нельзя не отметить, что в общих чертах наблюдаемая картина аналогична наблюдавшейся при изучении питания *Calandrella pispoletta*. В обоих случаях относительная поедаемость криптических форм растет по мере их увеличения в числе и приспособленности птицы к охоте за ними. Разница в том, что способность лучше находить криптических насекомых приобретается к осени не всей популяцией яблника, а лишь ее незначительной частью.

Чтобы покончить с поедаемостью различных членистоногих разными видами, птиц, остается упомянуть еще о серой мухоловке (*Muscicapa striata striata* Pall.). На первый взгляд может показаться, что изучение питания серой мухоловки как птицы, берущей насекомых на лету, ничего не может дать для разбираемой нами проблемы. На самом же деле это не совсем так. Действительно, как правило, знающее мало исключений, мухоловка ловит насекомых в воздухе, предварительно высмотрев добычу с какого-либо возвышенного места, от которого птица обычно не отлетает на далекое расстояние. Однако иногда приходится наблюдать мухоловку, что-то склевывающую с ветки или с листа. Несколько раз я наблюдал мухоловку прямо на дороге, что-то подбирающую непосредственно с почвы. Г. А. Новиков сообщил мне, что, по его наблюдениям, в дождливую погоду мухоловок можно встретить в глубине листвы деревьев. Весьма вероятно, что в этом случае они поедают и нелетающих насекомых. Из нелетающих форм

в желудках не обнаружено ни одного явно криптического вида. К числу мало заметных следует отнести двух личинок клопов и одну крупную зеленую гусеницу. Хорошо заметные нелетающие *Otiorrhynchus* обнаружены в числе 6 штук. В большом количестве представлены *Haltica saliceti*. У меня не вызывает сомнений, что большинство их съедено с листа, так как летают они редко (по крайней мере по моим наблюдениям) и полет их короткий: в воздухе они обычно находятся непродолжительное время. То же самое можно сказать и о *Geotrupes*. При их крупной величине, твердости покрова и быстроте полета я не представляю себе, чтобы мухоловка могла схватить их на лету, тем более что, как правило, она не преследует насекомое дальше нескольких метров. Мне кажется, что большая часть этих жуков склевана мухоловкой с земли.

Таким образом насекомые, схваченные мухоловкой не в воздухе, принадлежат, в большинстве случаев, к хорошо заметным видам, давая тем самым материал в пользу теории криптизма. Наличие в желудках мухоловки ярких, мало съедобных насекомых не удивительно, так как апосематизм, конечно, не может служить защитой насекомым, подобным *Coccinellidae* и *Lagria* в воздухе (относительность защитного приспособления!). Заслуживает внимания присутствие в желудках мухоловок моллюсков.

Анализ питания мухоловок показывает, что криптизм имеет особое значение, как защита от случайных врагов. Так как известно, что все птицы в той или иной мере хватают находящиеся в покое насекомых (нелетающие насекомые обнаруживались даже в желудках ласточек и стрижей [Биль (Beal, 1907)], то следует признать, что область защитного действия криптизма может оказаться даже шире, чем это принято думать.

III. ПИТАНИЕ НЕСКОЛЬКИХ ВИДОВ ПТИЦ, СОБРАННЫХ С ОДНОГО УЧАСТКА

Мы видели, что эффективность криптизма зависит от того, против какого вида птицы (и какого возраста) он служит защитой. Для того чтобы составить себе представление о совокупном давлении нескольких видов птиц на различные компоненты энтомофауны, я собрал некоторый материал по питанию различных видов птиц, кормившихся на небольшой поляне площадью около 0,5 га. Ее большая часть была занята посевами, на которых держались только воробьи (*Passer montanus*). Эта часть была мной оставлена без внимания. Середину поляны и ее окраину занимали

небольшие группы низкорослых деревьев и кустарников (*Tilia cordata* Pirus, *communis*, *P. malus*, *Crataegus* монотипна, *Rosa canina* и др.). Юго-западная часть полянки заросла крупной бурьяновидной растительностью, а восточная — полевыми травами (*Lysimachia nummularia*, *Agrimonia eupatoria*, *Origanum vulgare*, *Stellaria holostea*, *Plantago media*, *Viola suavis*, *Fragaria collina*, *Asarum europaeum*, *Aegorodium podagraria* и др.).

Учет насекомых проводился в траве, кустарниках и бурьянах методом кошения.

Энтомофауна травы и бурьянов много богаче энтомофауны кустарников. Тем не менее, птицы часто кормятся в кустарниках и используют их для отдыха. Добыча птиц производилась с 1 IX по 20 IX. Всего за этот период на поляне была отстреляна 61 птица, среди которых:

<i>Anthus trivialis</i>	6 экз.
<i>Fringilla coelebs</i>	8 "
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	6 "
<i>Sylvia atricapilla</i>	6 "
<i>Passer m. montanus</i> L.	12 "
<i>Emberiza c. citrinella</i> L.	14 "
<i>Chloris ch. chloris</i>	3 "
<i>Lanius c. collurio</i> L.	1 "
<i>Parus m. major</i> L.	3 "
<i>Sitta e. europaea</i> L.	2 "
<i>Garrulus glandarius</i>	1 "

Итого 62 экз.

Из 11 видов, представленных в этой табличке, *Arion* sp. „А“ поедается 8 видами, *Harpalinae* — 5 видами, средние гусеницы *Lepidoptera* (главным образом *Noctuidae*, но не *Geometridae*)—5 видами, *Tachinidae* и *Muscidae*—4 видами. Остальные насекомые поедаются одним-двумя видами. Ясно, что если бы было добыто больше желудков каждого вида, то отдельные формы были бы обнаружены в желудках большего числа видов, но общая картина, мне кажется, осталась бы той же. Все наиболее поедаемые формы принадлежат к хорошо заметным видам. Хорошо заметные, мало привлекательные формы (*Lagria*, *Coccinellidae*) поедаются непропорционально мало.

Заслуживает внимания, что в шести желудках *Phylloscopus sibilatrix* обнаружены 3 жука из семейства кокцинеллид (из них одна *Coccinella septempunctata*). Это тем более интересно, что в них же найдено 2 клопа из сем. *Miridae*, другими птицами совершенно не поедаемые. Я не вижу возможности рассматривать это как простую случайность, так как *Coccinellidae* и *Miridae* встречены в пяти

желудках из шести исследованных. Возможно, что это птица с несколько необычным вкусом.

Пользуюсь случаем, чтобы подчеркнуть то, что несъедобное для многих, даже для большинства птиц, может оказаться съедобным для отдельных видов. Так, Coccinellidae встречаются в единичных экземплярах в желудках целого ряда птиц (*Perdix perdix*, *Cuculus canorus*, *Dryobates major*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Sylvia communis*, *S. atricapilla*, *Hippolais icterina*, *Sitta europaea*, *Monticola saxatilis*, *Muscicapa striata*, *Otis tarda* и мн. др.). Однако это отнюдь не доказывает их съедобности для этих птиц, как это говорят Гейкертингер (Heikertinger, 1919), Греббельс (Groebbels, 1932) и др., так как их поедаемость непропорционально мала. В желудках же *Vireosylva gilva swainsoni* кокцинеллиды составляли, по Билю (Beal, 1907), 19% содержимого. По данным Аришкиной и Колесникова (1927), более 30% всех съеденных воробьем (*Passer domesticus* L.) жуков составляли Coccinellidae.

Специально поставленным опытом Штейнигер (Steiniger, 1917) показал, что *Coccinella septempunctata* в условиях неволи охотно поедается серой мухоловкой и солнечными птицами и очень редко дроздами (певчим и рябинником). Зарянка, варакушка, славки, синицы, сороки, вороны не поедали их ни в одном из очень многочисленных опытов. Различное отношение птиц к кокцинеллидам показали и опыты Покока (Pocock, 1911). Он же показал, что для большого числа обезьян Coccinellidae оказались совершенно несъедобными. Есть основания полагать, что для некоторых птиц божьи коровки являются более съедобными, чем для прочих. Возможно, что к числу таких птиц относится и *Phylloscopus sibilatrix*.

Некоторые криптические, привлекательные для птиц Hemiptera, довольно многочисленные в местах кормежек птиц, в исследованных желудках отсутствовали. В этом можно видеть результат их криптической окраски.

Как видно из табл. 6, даже если брать поедаемость насекомых данной площади всеми основными посещающими ее видами птиц, то и в этом случае пропорциональности в их поедаемости не только не наблюдается, но на нее нет даже намека. Данные этой таблицы говорят о том, что существуют виды, приспособления которых защищают их достаточно эффективно если не от всех, то от большинства птиц. К числу их, в первую очередь относятся: совершенный криптизм и резко выраженная несъедобность.

Обратимся теперь еще раз к табл. II и разберем поедаемость криптических форм амфибиями и рептилиями. Представителем амфибий в нашей работе является остромордая лягушка (*Rana terrestris*). Большинство добытых особей лягушек молодые, не более 2 см длины. При анализе питания лягушек следует учесть, что она поедает

Таблица 6

Относительная поедаемость насекомых десятью видами птиц

Насекомые и паукообразные	Поедаемость	Встречаемость	% поедаемости	% встречаемости	С
<i>Haltica saliceti</i>	18	13	19,1	5,8	3,2
Coccinellidae	3	89	3,2	41	0,1
<i>Paederus</i> sp.	1	8	1,1	3,6	0,3
Гусеницы Lepidoptera	40	12	42,5	5,4	7,9
кроме Geometridae . .	12	8	12,8	3,6	3,7
Tachinidae	2	1	2,2	0,4	5,5
<i>Tabanus</i> sp.	10	31	10,7	13,9	0,8
Hemiptera (без Miridae)					
Miridae	2	26	2,2	11,7	0,2
Jassidae	4	7	4,4	3,1	1,4
Araneina	1	26	1,1	11,7	0,1
Итого . . .	93	221			

насекомых как с травы, так и с почвы. Известно, что лягушки берут только движущуюся добычу, что не может не отразиться на характере их питания. Насекомые в желудках амфибий отличаются удивительной сохранностью (более медленное по сравнению с птицами переваривание), что дает возможность в большинстве случаев определить видовую принадлежность содержащихся насекомых.

Столбец табл. II показывает, что показатель поедаемости криптических форм лягушками не многим меньше, чем форм хорошо заметных. Исключение представляют пауки, имеющие показатель поедаемости 0,6. Очевидно, криптизм пауков, дополняемый соответствующим набором инстинктов, заметно снижает их поедаемость не только птицами, но и амфибиями. Однако, как и следовало ожидать, эффективность их криптизма в последнем случае несравненно меньше.

Как мы видели раньше, гусеницы пядениц, обладающих среди остальных гусениц наиболее совершенным криптизмом, поедались птицами (кроме синицы) относительно меньше гусениц других Lepidoptera. Разница в показателях относительной поедаемости лягушками гусениц пяденид и других настолько мала, что ею можно пренебречь. Это лишний раз подчеркивает, что криптизм значительно менее надежное средство защиты от амфибий, чем от птиц.

Суммируя, можно сказать, что между относительной поедаемостью различных насекомых птицами и *Rana terrestris* есть и отличия, но есть и сходство. Для нас важно, что более или менее эффективным средством защиты от последней является лишь совершенный криптизм малоподвижных животных. Криптизм подвижных насекомых (напр. Acrididae), повидимому, не снижает их поедаемости лягушками.

Последний столбец таблицы дает нам показатели поедаемости различных форм прыткой ящерицей (*Lacerta agilis agilis*). Ящерицы, добытые на небольшой поляне 6 кв. м в течение июля и августа месяцев студенткой Т. А. Бедринской, встречаются здесь в большом количестве, но в прилегающий к поляне лес заходят лишь чрезвычайно редко. Поляна покрыта богатой травяной растительностью. Процент покрытия очень велик, так что почва скрыта, и фоном, на котором движутся изобилующие здесь насекомые и ящерицы, является зеленое и частично подсохшее разнотравье. За период работы на поляне 5 раз (через каждые 12 дней) проводился учет насекомых травяного покрова методом кошения (по 400 ударов сачка каждый раз).

Понятно, что в течение двух месяцев исследования состав энтомофауны поляны не оставался неизменным. Из более значительных изменений укажу на резкое уменьшение числа семяедов *Arion* sp., со второй декады июля; увеличение в числе некоторых других *Curculionidae* и отчасти *Chrysomelidae*, *Hemiptera*, некоторых гусениц к концу второй декады августа, а также на резкое увеличение численности клопов из семейств *Coreidae* и *Pentatomidae* и на отсутствие в августе некоторых, очень многочисленных ранее личинок саранчевых и, в первую очередь, *Acrydium* и т. д. Эти изменения закономерно влияли на характер питания ящериц, что было учтено при вычислении показателей поедаемости отдельных видов.

Чтобы при составлении таблицы относительной поедаемости насекомых уменьшить ошибки, вытекающие из изменения энтомофауны, я, во-первых, включал в нее виды, численность которых в течение периода работы подвергалась наименьшим колебаниям (кроме *Hemiptera*), и, во-вторых, подбирал материал таким образом, чтобы каждая неделя была представлена примерно равным количеством желудков (12—15). Так как поедаемость насекомых ящерицами во многом зависит от степени их подвижности, то эффективность криптизма лучше демонстрируется на сравнении разно окрашенных видов одной группы:

Коричневые Acrididae	имеют показатель поедаемости.	0.9
Зеленые <i>Copocerphalus fuscus</i>	" " "	0.3
Коричневые <i>Aphrophora alni</i>	" " "	5
Зеленые <i>Cicadella viridis</i>	" " "	2.2

Если к этому добавить, что в общем показатель поедаемости криптических и скромно окрашенных форм ниже, чем форм хорошо заметных, то придется признать, что криптизм может служить защитой и от животных, хватающих движущуюся добычу. При этом следует учесть, что ящерицы берут добычу не только в момент движения, но и непосредственно после движения. Это имеет особенное значение для прыгающих насекомых. Замеченное ящерицей во время прыжка зеленое насекомое, попав на зеленый лист, безусловно чаще ускользает из поля зрения врага, чем контрастно окрашенное.

Показатель поедаемости пауков ящерицами значительно выше, чем птицами (относительность криптического действия их окраски!).

Подытоживая анализ данных табл. II, следует еще раз подчеркнуть два основных момента: 1) защитное действие визуальных приспособлений подтверждается изучением питания любого вида „хищника“; имеющиеся исключения только подтверждают правило, и 2) степень эффективности защитного действия визуального приспособления зависит от целого ряда причин, действие которых во многих случаях поддается объективной оценке.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теория криптизма в настоящее время подкрепляется как целым рядом косвенных доказательств, так и значительным числом проведенных опытов по поедаемости птицами разно окрашенных насекомых в условиях эксперимента. Тем не менее, теория имеет много противников, которые оправдывают свое недоверие к ее выводам ссылками на отсутствие в ее арсенале доказательств, почерпнутых непосредственно из изучения отношений, имеющих место в природе. Нападки на дарвинистические позиции в вопросе об окраске особенно участились после выхода в свет работы Мак Эти, которая как-будто показала, что изучение питания птиц свидетельствует против теории криптизма. В природе существует пропорциональная поедаемость — прямая противоположность отбору, говорил Мак Эти.

Учитывая важность теории криптизма для учения Дарвина в целом, и была предпринята настоящая работа, имею-

шая в виду выяснить, насколько реально биологическое значение криптизма и какова его эффективность.

Анализ желудков 1174 птиц (9 видов), рептилий (2 вида) и амфибий (1 вид) показал, что в природе не существует никакой пропорциональности между частотой встречаемости определенного вида и его поедаемостью. Сделать такое заключение оказалось возможным только при сравнении частот встречаемости различных форм в желудках и в природе, в охотничьих участках исследованных видов. Само по себе присутствие в желудках птицы или другого насекомоядного животного даже значительного числа представителей какого-либо вида еще ничего не говорит о степени его поедаемости, так как это значительное число часто оказывается неизмеримо малым при сравнении с частотой встречаемости этого вида в природе. Подобные примеры мы приводили выше.

Отступления от пропорциональной поедаемости резко всего выражены у птиц, для которых, очевидно, характерна избирательность в выборе добычи; при анализе питания птиц трудно усмотреть даже намек на пропорциональную поедаемость. У рептилий и амфибий избирательность проявляется слабее, но и в этом случае говорить о пропорциональной поедаемости не приходится.

Защитное действие криптической окраски в той или иной степени обнаруживается при анализе питания любого вида. Его эффективность зависит, в первую очередь, от совершенства самого криптизма и от способа охоты „хищника“.

Формы, обладающие совершенным криптизмом, вовсе не поедаются птицами, руководствующимися при охоте исключительно зрением.

По мере увеличения числа криптических форм эффективность защитного действия их окраски падает. Это можно поставить в связь со способностью птиц совершенствоваться в отыскании мало заметных форм. Справедливость этого подтверждается большей относительной поедаемостью криптических форм взрослыми птицами по сравнению с молодыми.

Эффективность криптизма как защиты от молодых птиц очень велика. Это показывает анализ желудков молодых *Fringilla coelebs* и *Calandrella pispoletta*, т. е. птиц, добывающих насекомых в совершенно различной среде.

При прочих равных условиях защитное действие криптизма тем меньше, чем более „насекомоядна“ птица и, в частности, чем большее место в ее кормовом рационе занимают криптические формы. Это наглядно иллюстри-

руется сравнением относительной поедаемости саранчевых сизоворонкой и малым жаворонком.

Различие в относительной поедаемости криптических форм различными птицами находит себе объяснение в способах их охоты. Синица, руководствуясь при охоте не только зрением, но ощупывающая клювом отдельные веточки, кусочки коры и т. д., почти не пропускает криптических форм, и защитой от нее служит лишь высоко совершенный криптизм. Дрозд в поисках корма не задерживается долго на одном месте и почти не поедает криптических насекомых.

Наиболее эффективно криптизм защищает своего обладателя от „случайных“ врагов. Так как таких „случайных“ врагов у насекомых несомненно очень много, то этой стороной биологического значения окраски пренебрегать нельзя. Это обстоятельство следует учитывать при рассмотрении тех возражений против теории криптизма, которые основываются на том, что всякое приспособление добычи влечет за собой контрприспособление хищника.

Чем совершеннее криптизм, тем больше его биологическое действие. Это может быть иллюстрировано сравнением относительной поедаемости гусениц пядениц и совок птицами. Только наиболее совершенный криптизм гусениц пядениц и некоторых пауков служит защитой от синиц и, вероятно, других птиц с аналогичным способом охоты. Может быть, это положение поможет решить вопрос о происхождении форм, подобных *Kallima paralecta*, в совершенстве криптизма которых усматривают черты „сверхадаптаций“.

Естественно, что криптизм защищает насекомых от рептилий, берущих, главным образом, движущуюся добычу, в меньшей степени, чем от птиц. Однако и в этом случае его биологическое действие реально, так как рептилии берут добычу не только во время движения, но и непосредственно после движения.

Амфибии берут только движущуюся добычу, и неудивительно, что лишь совершенный криптизм малоподвижных видов в какой-то мере служит от них защитой.

Примененная методика дает возможность количественно оценивать эффективность защитного действия криптизма. Эта оценка не претендует на абсолютную точность, но общую картину относительной поедаемости тех или иных форм она отражает правильно, в пользу чего говорит сравнимость результатов, полученных на основании изучения питания самых различных видов в самой различной обстановке.

Относительная поедаемость криптических форм, в преобладающем большинстве случаев, в несколько раз меньше, чем форм, хорошо заметных и даже имеющих нейтральные типы окраски.

Относительная поедаемость высоко криптических форм ничтожна. Из сказанного ясно, что биологическое действие криптизма переоценено быть не может.

Проведенный эксперимент показал, что все криптические формы, поедаемость которых изучалась, являются в высшей степени привлекательными для птиц, так что их низкая относительная поедаемость не может объясняться их малой съедобностью.

Настоящая работа дает также материал против сомнений в биологической значимости апосематических окрасок. Яркие несъедобные виды почти не поедаются. Данные эксперимента и анализы желудков по этому вопросу полностью совпадают.

Следует особо отметить, что формы, несъедобные для одних видов, оказываются съедобными для других. Так *Coccinellidae*, почти не поедаемые птицами и ящерицами, поедаются лягушками относительно интенсивно. *Lagria hirta*, практически не поедаемая птицами и лягушками, поедается ящерицами в большом количестве. Ясно, что яркая окраска увеличивает поедаемость насекомых теми видами, для которых они съедобны. В частных случаях апосематизм может быть вреден (показатель поедаемости *Lagria hirta* ящерицами во много раз больше, чем форм с окраской нейтрального типа). В этом можно усмотреть частое проявление относительности приспособления. Сравнение полученных данных с литературными показывает, что разные представители одного и того же вида (напр. птиц) могут весьма резко отличаться по своим „вкусам“.

В противоположность криптическим формам, формы апосематические чаще встречаются в желудках молодых птиц — молодые животные только учатся различать съедобное от несъедобного. Накопление такого рода фактов может оказаться очень полезным для фактического обоснования теории мимикрии.

Как криптизм, так и апосематизм возникли как приспособление к конкретным условиям существования, как защита от определенных врагов и поэтому не могут служить защитой от всех возможных врагов.

Несомненно, что кроме заметности и привлекательности множество других факторов влияет на поедаемость различных насекомых. Среди них, вероятно, не последнее место занимает величина насекомого. В условиях экспери-

мента это было показано рядом авторов [Джонс (M. Jones, 1932, 1934); Гамильтон (W. Hamilton, 1940)].

Начальные стадии криптизма, несовершенный криптизм являются действенным средством защиты только от „случайных“ врагов и главное от молодых птиц. Чем совершеннее криптизм, тем от большего числа врагов служит он эффективным средством защиты. Совершенный криптизм мог возникнуть только вследствие отбора высоко специализированными „хищниками“, методы охоты которых совершенствовались вслед за эволюцией визуальных приспособлений добычи. Таким образом, криптизм сохраняет свое экологическое значение на всех стадиях развития — от общего сходства с фоном до совершенной „имитации“ характерных деталей окружающей среды.

Вопрос о защитном действии криптизма не может решаться альтернативно: „или—или“. Такая постановка вопроса по существу является метафизической. Окраска одного и того же типа, даже одного и того же животного может в одном случае оказаться защитой, в другом — нет. Изучать эффективность защитного действия криптизма можно, только учитывая конкретные условия его проявления.

ВЫВОДЫ

1. Настоящая работа является ответом на многочисленные нападки на теорию криптизма со стороны зоологов-антидарвинистов.

2. Уяснение эффективности криптической окраски проводилось в полевой обстановке. Эффективность криптизма оценивалась путем сравнения частот встречаемости различно окрашенных насекомых в природе со степенью их поедаемости. Отношение поедаемости данного вида (выраженной в процентах ко всем обнаруженным в желудке „хищника“ насекомым) к его встречаемости (выраженной в процентах ко всем насекомым, зарегистрированным в биотопе данного „хищника“) мы приняли за показатель поедаемости, получив тем самым возможность ее объективной оценки. Чем меньше этот показатель, тем меньше относительная поедаемость данного вида.

3. Для оценки обилия насекомых в охотничьих ареалах изучаемых агентов отбора регулярно проводились количественные учеты. О поедаемости насекомых мы судили по анализу содержимого желудков „хищников“. Всего было вскрыто 1174 желудка девяти видов птиц, двух видов рептилий и одного вида амфибий. Работа проводилась как в открытых ландшафтах (Чиназский район Ташкентской

области и степи Заволжья), так и в лесу („Лес на Ворскле“). Это дало возможность оценить значение криптизма в различных биотопах. С другой стороны, в каждом биотопе изучалось питание животных, отличающихся по способу охоты. При этом было установлено, что способ охоты „хищника“ является важнейшим фактором, определяющим биологическую ценность криптизма насекомых. Питание старых и молодых птиц изучалось отдельно, что дало возможность показать, что с возрастом птицы научаются быстрее находить криптически окрашенных насекомых. Так, в 31 желудке молодых зябликов криптически окрашенные насекомые не обнаружены вообще, а молодые жаворонки поедают их в $1\frac{1}{2}$ раза меньше, чем взрослые.

4. Изучалась также степень поедаемости криптических насекомых в зависимости от их обилия. Так, в июле, когда относительное обилие саранчевых в степи Заволжья увеличилось более чем в 2 раза, показатель их поедаемости увеличился с 0,38 до 0,48. Наиболее эффективно защитное действие зеленой окраски насекомых лесного травостоя проявляется по отношению к поползню и дятлу, т. е. по отношению к их случайным врагам. В их желудках отсутствуют формы с совершенной криптической окраской, а поедаемость таких насекомых, как гусеницы Noctuidae и клопы Coreidae заметно снижена.

5. Рептилии и амфибии, берущие только движущуюся добычу, поедают криптически окрашенных насекомых в относительно большом числе, а криптизм подвижных насекомых вообще не снижает их поедаемости амфибиями. Так показатель поедаемости саранчевых лягушкой равен 3,5. Апосематически окрашенные насекомые поедаются амфибиями с большой интенсивностью. Помимо анализа питания отдельных видов, был проведен анализ совокупного давления ряда птиц на различные компоненты энтомофауны. Выяснилось, что и в этом случае защитное действие криптизма проявляется достаточно четко. Так, показатель поедаемости одиннадцатью видами птиц пауков оказался равен 0,1, цикадок 1,4, а ярких *Haltica saliceti* 3,2. Для проверки съедобности наиболее обыкновенных в местах работы насекомых, на местных птицах был проведен соответствующий эксперимент в полевой обстановке, показавший, что все криптические формы являются для птиц в высшей степени привлекательными.

6. Так как смысл нашей работы заключался в сравнении действительно поедаемого с тем, что могло быть съедено, то выбору места для учета численности насекомых всегда предшествовало изучение экологии „хищника“ и добычи.

Наша работа показала, что пропорциональная поедаемость (т. е. поедаемость которая была бы пропорциональна встречаемости) в природе не существует. Эффективность защитного действия покровительственной окраски доказывается наблюдениями непосредственно в природе и делает сомнения в ее биологической целесообразности беспочвенными.

ГЛАВНЕЙШАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов. Изд. АН СССР.
- Джонс Ф. 1932. Jones F. N. Insect coloration and the relative acceptability of insects to birds. Trans. Ent. Soc. London, v. 80, part II, 345.
- Зюфферт Ф. 1935. Süffert. Neue Arbeit an den Fragen der visuellen Anpassung. Zool. Anzeiger, 8, Supplementband, 246.
- Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных.
- Котт Х. Б. Cott H. B. 1940. Adaptive coloration in Animals London.
- (Мак Эти) Mc htee 1932. Effectiveness in Nature of the so-called Protective Adaptations in the Animal Kingdom chiefly as illustrated by the food-habits of Nearctic birds. Smithsonian misc. collection, vol. 85, № 7.
- Промптов А. Н. 1933. Биология дубровника. В связи с вопросом о расселении видов птиц. Зоолог. журн., т. 13, вып. 3.
- Тайер Г. X. Thayer G. H. 1909. Concealing coloration in the Animal Kingdom.
- Шванвич Б. Н. 1938. О стереозэффекте покровительственной окраски чешуекрылых. ДАН, 21, 4.
- 1940. О замечательной имитации сухого листа у бабочек из рода *Zaretas*. Зоолог. журн. т. 19, вып. 1.
- Шварц С. С. 1946. Эффективность критической окраски. (Автореферат канд. диссертации). Вестн. Ленингр. унив. 4—5.
- 1948. О некоторых отличиях в поведении и питании зябликов. Зоолог. журнал, т. 27, № 3.
- О специфической роли амфибий в лесных биоценозах. В связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека. 1948. Зоолог. журнал 27, № 6.
-

Содержание желудков исследованных позвоночных лесного массива „Лес на Ворскле“

(в скобках %)

Насекомые и другие беспозвоночные	Fringilla coelebs (ad) 131 жел.	F. coe- lebs (молодые) 26 жел.	F. coelebs (одиноч. ные) 20 жел.	Parus major 82 жел.	Sitta europaea 89 жел.	Rana terrestris 46 жел.	Lacerta agilis 46 жел.	Turdus erictorum 112 жел.	Dryobates major 101 жел.
Coleoptera									
Apion sp.	148 (38)	60 (57,6)	10 (8,6)	86 (22)	80 (12,9)	21 (10,6)	3 (1,1)	28 (4,1)	56 (10,5)
Otiorthynchus sp.	26 (7,4)	2 (1,9)	—	4 (1,0)	31 (8,5)	13 (6,6)	2 (0,8)	—	—
Balaninus venosus	—	—	—	2 (0,5)	1 (0,1)	—	—	—	—
Scaphilus asperatus	56 (15)	10 (9,6)	40 (34,2)	4 (1,0)	—	6 (2,3)	6 (2,3)	20 (2,9)	2 (0,4)
Неопед. Curculionidae	1 (0,3)	—	—	10 (2,5)	8 (2,2)	—	—	—	—
Cryptocephalus sp.	24 (6,8)	—	2 (1,7)	10 (2,5)	21 (5,7)	16 (8)	16 (6,1)	6 (0,6)	4 (0,8)
Halica saliceti	—	—	—	—	1 (0,3)	—	—	10 (1,4)	—
Aphthona sp.	—	—	—	—	4 (1,1)	—	6 (2,3)	—	—
Cassida sp.	—	—	—	—	1 (0,3)	4 (2)	—	27 (3,9)	—
Galeruca tanacetii	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Личинки Chrysomelidae	—	—	—	—	5 (1,3)	—	—	—	—
Platysma vulgare	1 (0,3)	—	—	—	14 (3,9)	—	—	14 (2,0)	—
Амара sp.	9 (2,8)	—	4 (3,4)	9 (2,4)	2 (0,5)	11 (5,5)	22 (8,3)	32 (4,8)	—
Неопед. Harpalinae	4 (1,1)	—	—	3 (0,75)	4 (1,1)	15 (7,6)	64 (24,3)	15 (2,2)	—
Carabinae	—	—	—	—	4 (1,1)	—	12 (4,5)	42 (6,1)	—
Lagria hirta	2 (0,6)	5 (4,8)	—	2 (0,5)	7 (1,9)	3 (1,5)	—	—	14 (2,7)
Paederus sp.	—	—	—	2 (0,5)	—	—	—	—	10 (1,9)
Прочие Staphilinidae	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (0,3)
Coccinella 7-punctata	—	—	—	—	2 (0,5)	2 (1)	—	2 (0,3)	2 (0,4)
Neococcinella 14-pustulata	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Propylaea 14-punctata	—	—	—	—	2 (0,5)	—	—	—	—
Thea 22-punctata	—	—	—	—	—	—	4 (1,5)	—	22 (4)
								2 (0,3)	—

Прилож. II (продолжение)

Насекомые и другие беспозвоночные	Fringilla coelebs (ad)	F. coe- lebs (мо- лдые)	F. coelebs, (одиноч- ные)	Parus major	Sitta europaea	Rana terrestris	Lacerta agilis	Turdus ericetorum	Dryobates major
	131 жел.	26 жел.	20 жел.	82 жел.	89 жел.	46 жел.	46 жел.	112 жел.	101 жел.
<i>Geothrups</i> sp.	-	-	-	-	-	-	19 (7,2)	3 (0,4)	-
<i>Arhodius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	5 (1,9)	3 (0,4)	-
Личинки Coleoptera	4 (1,1)	7 (6,7)	4 (3,4)	26 (6,2)	16 (4,4)	76 (38,1)	18 (6,8)	23 (3,4)	13 (2,6)
Coleoptera						4 (2)			
Lepidoptera									
Гусеницы <i>Polia</i> sp.	24 (6,8)	-	26 (21,2)	61 (15,1)	20 (5,5)	-	31 (11,9)	-	-
" <i>Mamestra persicariae</i>	-	-	-	-	-	-	7 (2,4)	-	-
" <i>Phalera bucephala</i>	8 (2,3)	-	8 (6,8)	1 (0,2)	14 (3,9)	-	-	-	-
" <i>Larentia</i> sp.	-	-	-	1 (0,2)	-	-	-	-	1 (0,2)
Неопред. Geometridae	1 (0,3)	-	4 (3,4)	22 (3,8)	6 (1,6)	-	-	1 (0,14)	12 (2,5)
" Noctuidae	-	-	-	7 (1,7)	-	7 (3,5)	9 (3,4)	16 (2,3)	-
" Lepidoptera	8 (2,3)	-	6 (5,2)	8 (2,0)	10 (2,6)	-	-	-	105 (18,1)
" Sphingidae	-	-	-	-	-	-	1 (0,4)	-	-
ad. Noctuidae	-	-	-	26 (6,2)	4 (1,1)	1 (0,5)	-	4 (0,6)	-
" Tortricidae	-	-	-	1 (0,2)	1 (0,3)	-	-	1 (0,1)	-
Miridae	-	-	-	-	1 (0,3)	-	-	26 (3,7)	4 (0,8)
<i>Pyrthosonis apterus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1 (0,14)	-
Неопред. Hemiptera	-	-	2 (1,7)	-	-	-	5 (1,9)	-	-
Odonata									
<i>Lestes dryas</i>	-	-	-	-	-	-	-	2 (0,3)	-
Homoptera									
<i>Aphrophora alni</i>	-	-	-	4 (0,5)	4 (1,1)	-	-	8 (1,2)	2 (0,4)

Прилож. II (продолжение)

Насекомые и другие беспозвоночные	Fringilla coelebs (ad)	F. coelebs (молодые)	F. coelebs (одиночные)	Parus major	Sitta europaea	Rana terrestris	Lacerta agilis	Turdus ericetorum	Dryobates major
	131 жел.	26 жел.	20 жел.	82 жел.	89 жел.	46 жел.	46 жел.	112 жел.	101 жел.
<i>Cicadella viridis</i>	—	—	—	—	—	—	—	4 (0,6)	2 (0,4)
<i>Euscelis argentatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	2 (0,3)	—
Неопред. <i>Jassidae</i>	—	—	—	—	1 (0,3)	—	—	8 (0,6)	14 (2,7)
Личинки <i>Jassidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	7 (1,1)	—
Blattoidea									
<i>Ectobius lapponicus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diptera									
<i>Asilidae</i>	1 (0,3)	—	—	—	—	—	—	16 (2,3)	20 (3,8)
<i>Tabanidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	14 (2,0)	—
<i>Tachinidae</i>	2 (0,6)	2 (1,9)	—	—	18 (4,9)	5 (2,5)	—	2 (0,3)	16 (3,2)
<i>Syrphidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	11 (1,6)	—
Неопред. <i>Muscidae</i>	—	—	—	13 (3,1)	—	4 (2)	—	—	—
Неопред. <i>Tipulidae</i>	6 (1,7)	2 (1,9)	—	1 (1,2)	10 (2,6)	—	—	—	—
<i>Nephrotoma</i> sp.	—	—	2 (1,7)	2 (0,5)	20 (5,5)	—	—	—	5 (1,0)
<i>Limnobia</i> sp.	—	—	—	1 (0,2)	—	—	—	—	2 (0,4)
<i>Tipula</i> sp.	—	—	—	—	3 (0,9)	—	—	—	—
Неопред. <i>Nematocera</i>	—	—	—	3 (0,7)	—	—	—	—	4 (0,8)
Chilopoda									
<i>Araneina</i>	6 (1,7)	—	6 (5,2)	51 (12,3)	6 (1,6)	—	—	2 (0,3)	90 (17,2)
Mollusca									
<i>Rana terrestris</i> (juv.)	—	—	—	6 (1,5)	—	3 (1,5)	—	46 (6,7)	6 (1,2)
<i>Lacerta agilis</i> (juv.)	—	—	—	—	—	—	—	3 (0,4)	—
	—	—	—	—	—	—	—	1 (0,14)	—
	—	—	—	—	—	—	—	1 (0,14)	—

Прилож. II (продолжение)

Насекомые и другие беспозвоночные	Fringilla coelebs (ad) 131 жел.	F. coelebs (моло- дые) 26 жел.	F. coelebs, (одиноч- ные) 20 жел.	Parus major 82 жел.	Sitta europaea 89 жел.	Rana terrestris 46 жел.	Lacerta agilis 46 жел.	Turdus ericetorum 112 жел.	Dryobates major 101 жел.
Н у м е н о п т е р а									
Formica rufa	8 (2,3)	4 (3,8)	—	—	—	—	4 (1,5)	81 (11,7)	—
Неопед. Formicidae	—	—	—	2 (0,5)	—	—	—	—	—
Ichneumonidae	—	—	—	—	—	—	—	1 (0,4)	—
Vespa rufa	—	—	—	4 (1,0)	—	—	—	—	16 (3,2)
Личинки Tenthredinibae	—	—	—	—	—	—	—	—	—
О р т х о п т е р а									
Chorthippus biguttulus	—	—	—	—	—	—	—	72 (10,4)	—
Chorthippus sp.	—	—	—	—	—	—	—	29 (4,3)	—
Ch. apricarius	—	—	—	—	1 (0,3)	—	—	3 (0,4)	—
Tetrix sp.	—	—	—	—	—	—	—	16 (2,3)	—
Acridium sp.	—	—	—	—	—	—	—	12 (3,6)	—
Неопед. Acrididae	—	—	—	—	—	—	—	6 (0,8)	—
Conocephalus fuscus	—	—	—	—	—	—	—	6 (0,8)	—
Н е м и п т е р а									
Mesocerus marginatus	4 (1,2)	—	—	—	24 (6,7)	3 (1,5)	2 (0,8)	6 (0,8)	4 (0,8)
Stenosephala agilis	2 (0,6)	—	2 (1,7)	—	6 (1,6)	—	—	4 (0,6)	6 (1,3)
Rhopalus sp.	—	—	—	—	1 (0,3)	—	—	6 (0,8)	16 (3,2)
Прочие Coreidae	—	—	—	2 (0,5)	—	—	2 (0,8)	—	—
Aelia acuminata	3 (0,65)	—	—	14 (3,2)	1 (0,3)	—	4 (1,5)	2 (0,3)	10 (1,9)
Pentatoma rufipes	—	—	—	—	—	2 (1,0)	—	—	—
Dolycoris baccarum	—	—	—	4 (1)	—	1 (0,5)	—	4 (0,6)	4 (0,8)
Eurydema oleracea	—	—	—	—	4 (1,1)	—	—	—	—
Неопед. Pentatomidae	—	—	—	2 (0,5)	—	3 (1,5)	—	—	4 (0,8)