

ТРУДЫ

УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА

ИСПЫТАТЕЛЕЙ

ПРИРОДЫ

СВЕРДЛОВСК,

1959

Т Р У Д Ы
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Выпуск 2

СВЕРДЛОВСК,
1959

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

*Н. С. Тураев (отв. редактор), Н. К. Дексбах,
Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. С. Шварц.*

О ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С. С. Шварц

1. Постановка вопроса

Несмотря на отсутствие в настоящее время строгого и общепризнанного определения понятия «популяция», его объем и основное содержание не являются предметом существенных расхождений во взглядах зоологов.

Нам представляется, что наиболее правильно понимать под популяцией элементарную совокупность особей, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности на характерном для данного вида в данных условиях уровне в течение длительного периода.

Это определение подразумевает и наиболее известную характеристику популяции, как «взаимноскрещивающегося единства», и не расходится с теми определениями, в основу которых принимается место популяции в определенном биоценозе (2) или ее приуроченность к определенным станциям (14, 9).

Само собой разумеется, что популяции не являются чем-то изолированными. Они, подобно любым другим элементарным биологическим единицам, входят в контакт с соседними такими же единицами, с другими популяциями, но эта связь не является необходимым условием их существования по крайней мере в течение нескольких годовых циклов. Этим подчеркивается их относительная самостоятельность.

С другой стороны, это позволяет провести определенную границу между понятиями «популяция» и «микрораспуляция».

Под «микрораспуляцией» целесообразно понимать части популяций, которые могут самостоятельно существовать в течение отдельных сезонов года, но временная изоляция которых закономерно нарушается в результате сезонных изменений численности и связанных с этим явлений.

Для того, чтобы совокупность особей определенного вида могла самостоятельно развиваться, она должна обладать определенными свойствами как целое. Эти свойства и составляют внутренние условия для нормального существования популяции. К их числу относятся определенная численность, соотношение полов, распределение по территории, определенный возрастной состав. В своей совокупности они характеризуют структуру видовой поселения и делают из агрегата, скопления особей — популяцию. Нарушение любого из элементов структуры популяции неминуемо ведет к нарушению нормальной динамики численности любого вида. Этим в достаточной степени характеризуется практическое значение их изучения, по крайней мере в тех случаях, когда речь идет о вредителях или промысловых животных,

Вместе с тем структура популяции — важнейшее общевидовое приспособление. Теоретическое значение ее изучения в силу этого самоочевидно.

Между тем анализ структуры популяции — одна из наименее разработанных глав экологии. Особенно плохо в этом отношении обстоит дело с изучением одной из важнейших характеристик популяции — ее возрастной структуры. Этому вопросу и посвящена настоящая статья.

2. Общее представление о возрастной структуре популяции

Типичная возрастная структура популяций и ее динамика у различных (в том числе и очень близких) видов различна. Важнейшими факторами, ее определяющими, являются продолжительность жизни и скорость полового созревания.

Несмотря на то, что продолжительность жизни, как и любая другая сторона жизнедеятельности животных, в значительной степени определяется условиями существования, долговечность — весьма характерный видовой признак.

В настоящее время накоплен разнообразный материал, характеризующий продолжительность жизни животных различных видов (21, 22, 33—34, 42, 45, 48; сводка данных у Comfort 1956), но его использование для анализа различных популяционных явлений в значительной степени затруднено в силу значительного несовпадения потенциальной долговечности животного с реальной продолжительностью его жизни в естественной среде обитания.

В этой связи необходимо отметить известный факт, что «старые» особи (в том понимании этого слова, в каком оно применяется по отношению к человеку), т. е. особи, в значительной степени потерявшие жизнеспособность, встречаются очень редко и у очень незначительного числа видов (крупные хищники, некоторые копытные, харза (1), хищные птицы и некоторые др.).

Таким образом, эта возрастная группа — стариков в буквальном значении этого слова (*veteres*) — в структуре популяций большинства видов серьезного значения не имеет. Более существенно, что средняя продолжительность жизни животных в условиях неволи или находящихся под охраной человека и средняя продолжительность жизни животных того же вида в природе — величины совершенно несравнимые. Для примера укажем, что средняя максимальная продолжительность промышленного использования лисиц и песцов на зверофермах колеблется около 7—8 лет (18, 19). Между тем, согласно весьма точным исследованиям, средняя продолжительность жизни лисиц того же вида (*V. fulvus*) по крайней мере в отдельных популяциях не превышает одного года, хотя некоторые особи и доживают до трех лет и старше. В. С. Смирнов (*in litt.*) в нашей лаборатории провел анализ возрастного состава песцов, добытых на Ямале в промысловый сезон, и пришел к выводу, что прибылые особи составляют в это время около 85%.

Несмотря на то, что конкретные условия определенной местности или определенного года могли серьезно повлиять на возрастной состав популяций указанных видов, принципиальное несовпадение данных, полученных в неволе и в природе, совершенно очевидно.

Полезно отметить, что эта закономерность проявляется в самых различных группах животных. Ее удобно продемонстрировать на амфибиях, о продолжительности жизни которых в неволе и в природе имеются достоверные данные. В неволе амфибии живут 12—15 лет (36, 51, 54).

Детальные исследования, проведенные с помощью маркировки, показали, что популяция *Syrrhaptes tataricus* полностью обновляется через три года (39), а подавляющее большинство *Scaphiopus couchi*, *Pseudacris clarki*, *Microphyla olivacea* не доживает до третьего года жизни (40).

Тот факт, что потенциальная долговечность животных в природе почти никогда не реализуется, достаточно хорошо известен. Приведенные примеры иллюстрируют масштабы этих различий.

В немалом числе случаев средняя продолжительность жизни меньше нормального срока достижения полной физической зрелости. Это явление может быть наблюдаемо в самых различных группах животных.

Подавляющее большинство мелких мышевидных грызунов приносит несколько пометов еще в период интенсивного роста. Более того, есть основания полагать, что прекращение роста многих видов полевых совпадает с началом падения их воспроизводительной деятельности. Это явление не было, кажется, проанализировано с теоретической точки зрения, но его учет при анализе закономерностей возрастной структуры популяций необходим.

Сходное явление наблюдается в совершенно иной группе млекопитающих — у китов. Анализ 457 самок горбачей позволил установить, что только 1,8% составляли физически зрелые особи. У самок этого вида достижение физической зрелости, хорошо определяющееся по сливной эпифизов, наступает при длине тела $13,53 \pm 0,07$ м, когда в яичнике обнаруживаются следы рубцов почти 30 овуляций.

В природных условиях продолжительность жизни даже близких видов может быть различной. Так, например, на Гавайских островах долговечность *Rattus norvegicus* больше, чем у *R. rattus*, а у последней больше, чем у *R. hawaiiensis* (50). С другой стороны, в разных районах продолжительность жизни одного и того же вида различна. *Eptesicus fuscus* в Мэриленде достигают возраста в 6 лет, а в Восточной Канаде 8—9 лет (29).

Как уже указывалось, продолжительность жизни животных в природных условиях и скорость их полового созревания определяют различную возрастную структуру популяций различных видов и групп. Это создает возможность для создания приблизительной классификации животных по интересующему нас здесь признаку.

Предпринятую ниже попытку в этом направлении следует рассматривать в качестве схемы, иллюстрирующей эту важную биологическую закономерность.

В первую группу нашей схемы мы относим землероек. Продолжительность их жизни лишь немногим превышает один год, а половое созревание происходит, как правило, лишь после зимовки (22). В соответствии с этим, возрастная структура их популяций предельно проста.

Перезимовавшие особи, принеся весной 1—2 помета, уже к середине лета полностью вымирают, и осенняя популяция состоит почти исключительно из прибывших зверьков. Таким образом, осенью и зимой популяции землероек в возрастном отношении вполне однородны (разница в возрасте между отдельными особями вряд ли часто превышает 1—2 месяца). Весной и в первой половине лета популяции землероек состоят из двух возрастных групп: прибывших и взрослых, размножающихся и неполовозрелых. Различие в возрасте между этими группами очень велико, но каждая из них в возрастном отношении весьма однородна.

Продолжительность жизни большинства мелких мышевидных грызунов, составляющих вторую группу нашей классификационной схемы,

лишь немногим больше, чем у землероек. Во всяком случае двухлетние особи составляют в популяциях прызунов совершенно незначительное меньшинство. Тем не менее, благодаря быстрому половому созреванию возрастная структура их популяций несравненно сложнее, чем у землероек. К концу лета популяций большинства видов мелких мышевидных прызунов состоят из следующих возрастных групп: перезимовавшие, прибылые первого, второго и третьего помета, родившиеся от перезимовавших особей, и молодняк, родившийся от прибылых первого и второго помета.

В зависимости от различных условий, определяющих интенсивность размножения перезимовавших особей, и скорости полового созревания прибылых зверьков, соотношение этих возрастных групп в популяции может быть различным. Насколько велики эти различия, иллюстрируется следующим примером.

В июне 1949 г. (поздняя весна) в лесостепном Зауралье популяция полевых мышей состояла только из двух возрастных групп: перезимовавших и молодых. В 1951 г. (ранняя весна) в тех же местах, в это же время 76% молодых приступили к размножению и 23% участвовало в размножении дважды. В результате этого уже в начале лета возрастная структура популяции оказалась очень сложной; она состояла из следующих возрастных групп: перезимовавшие, молодые первого помета, молодые второго помета, молодые, родившиеся от первого поколения молодых, и молодые, родившиеся от первого поколения во втором помете. В 1949 г. в июне среди молодняка водяных крыс только 13,2% приступили к размножению; в 1951 г. в это же время приступило к размножению 57% молодых особей и у 21% особей беременность сочеталась с лактацией.

Из сказанного видно, что факторами, определяющими своеобразие возрастной структуры популяций прызунов, является практически полная обновляемость популяции в течение одного года и их потенциальная способность реализовать геометрическую прогрессию размножения в течение одного сезона.

Огромное различие возрастной структуры популяций мышевидных прызунов и землероек имеет в своей основе различную скорость их полового созревания. Отсюда понятно, что все условия, изменяющие способность прызунов к быстрому половому созреванию, кардинальным образом изменяют и возрастную структуру их популяций. Географические различия в структуре популяций делаются в силу этого неизбежными. С другой стороны, это создает возможность для приобретения видом структурно-популяционных приспособлений в соответствии с физико-географическими особенностями среды обитания. Для землероек этот путь по существу исключен, так как предельная простота возрастной структуры их популяций почти не допускает возможностей для их изменения без существенного снижения их численности.

К описываемой группе нашей схемы должны быть отнесены и те виды прызунов, которые в несколько большем числе переживают вторую зимовку, как, например, водяная крыса (5), так как значительной роли в жизни популяций эта старшая возрастная группа, в силу своей крайней малочисленности, играть не может.

Третью группу составляют более крупные прызуны, с большей продолжительностью жизни. Ее представителем является ондатра. Максимальный возраст ондатры в природных условиях несколько выше, чем у мелких мышевидных прызунов (21, 17), но в большинстве популяций преобладающая часть перезимовавших особей доживает лишь до поздней осени второго года жизни, и поэтому в типичных случаях меж-

ду ондатры и ее мелкими родичами в этом отношении нет существенных различий. Наблюдающиеся различия могут быть названы количественными, а не качественными. Однако, в противоположность мелким грызунам, подавляющая часть прибылых ондатр в год своего рождения не созревает (созревает лишь очень небольшая процент молодых самок). Основу производителей составляют перезимовавшие особи и от интенсивности их размножения зависит скорость прироста численности (у мелких мышевидных грызунов интенсивность нарастания численности зависит в первую очередь от интенсивности включения в размножение прибылых).

В типичных случаях возрастная структура популяций ондатры очень проста: популяция состоит из двух групп особей — размножающихся (перезимовавших) и не размножающихся (прибылых). При этом каждая из этих групп довольно однородна по возрасту, хотя, как будет показано дальше, незначительные различия в возрасте не размножающихся имеют весьма существенное значение.

Ниже будет показано, что условия, благоприятствующие размножению половозрелых особей, не всегда благоприятствуют половому созреванию молодняка. Отсюда понятно, что у животных с возрастной структурой популяции типа ондатры требования к условиям, при которых возможно заметное нарастание численности, более жесткие, чем у животных второй группы нашей классификационной схемы, так как в последнем случае интенсивность нарастания численности в одних случаях может идти за счет интенсивного размножения половозрелых животных, а в других — за счет быстрого полового созревания неполовозрелых.

Четвертая группа нашей схемы включает прызунов, не созревающих в год своего рождения и, дающих не более одного приплода ежегодно. Типичными представителями этой группы являются суслики.

Возрастная структура их популяций очень проста. Она состоит из двух групп животных, из которых первая — «не размножающиеся» — совершенно однородна по возрасту, а вторая — «размножающиеся» — весьма однородна, так как зверьки старше двух лет немногочисленны.

Представителем пятой группы нашей схемы является обыкновенный хомяк. Подобно сусликам, хомяк приносит приплод только после зимовки, но в отличие от них дает в год несколько пометов, в силу чего «не размножающиеся» весьма неоднородны по возрасту. Эта неоднородность еще более усиливается потому, что (опять же в отличие от сусликов) размножение хомяков менее строго приурочено к определенному времени года (24), в соответствии с чем группа «не размножающихся» в возрастном отношении неоднородна.

В следующую — седьмую — группу должны быть включены те виды, предельный возраст которых достигает нескольких лет, но основу популяции которых составляют младшие возрастные группы. Их представителем может служить заяц. В качестве примера конкретной картины возрастной структуры популяции *Lepus euroaeus* могут быть приведены следующие данные: 62% — младшие года, 22% — 1—2 года, 7% — 2—3 года, 6% — 3—4 года, 3% — 4—7 лет (46).

Вероятно, к этой же группе следует отнести и белок. Анализ структуры популяции белки-телеутки из притобольских боров, проведенный нашим сотрудником В. С. Смирновым (1958), дал следующие результаты: сеголетки — 51,1%, год+ — 31,2%; 2+ — 14,4% и 3+ — 3,3%.

Очень чепкую — седьмую группу составляют копытные. Изучение структуры стада копытных привлекало к себе внимание как зоологов, так и охотоведов-практиков, почему нам нет необходимости подробно останавливаться на ее характеристике. Отметим только, что в струк-

туре популяций большинства копытных намечается, по крайней мере, 4 группы: годовики, 2—3-летние (половозрелые, но в гоне, как правило, не участвующие), 5—9-летние (основные производители) и престарелые. У копытных возрастная структура популяции отражается в возрастной структуре стада, благодаря чему роль различных возрастных групп делается вполне очевидной.

То, что сложность и упорядоченность структуры популяций копытных не является необходимым следствием относительной долговечности животных, а объясняется другими причинами, доказывается их сравнением с летучими мышами, составляющими следующую — восьмую группу нашей схемы.

Летучие мыши обладают значительно большей продолжительностью жизни по сравнению с близкими к ним по размерам представителями других отрядов. Даже мелкие виды живут в естественных условиях 10—15 лет (30, 32), но, несмотря на это, ничего подобного структуре стада копытных у них не наблюдается. Половозрелость, по крайней мере части особей, наступает у них в первый год жизни, и популяция, подобно тому, что имеет место у других мелких млекопитающих, состоит из двух групп животных — «размножающихся» и «неразмножающихся». Специфичностью популяций летучих мышей является более раннее половое созревание самцов. У некоторых видов молодые самцы становятся половозрелыми в первый год жизни, а самки приносят приплод впервые на втором году. Наконец, в противоположность большинству других млекопитающих, у летучих мышей смертность самцов ниже смертности самок (43).

Здесь мы не ставим перед собой задачу провести систематизацию всех млекопитающих по характеру возрастной структуры их популяций. Уже приведенные примеры показывают, что возрастная структура популяций является специфическим свойством отдельных групп животных.

Если бы мы попытались продолжить наше систематизирование, проанализировав отношения у мелких хищников, с их большой потенциальной долговечностью, ранним половым созреванием и средней продолжительностью жизни в природных условиях; у крупных хищников, с характерным для них пропуском одного или двух лет; у бобров и некоторых других, преимущественно моногамных, долгоживущих грызунов; у моногамных копытных; у ластоногих, характеризующихся медленным половым созреванием и выраженной структурой стада и т. п., то специфичность возрастной структуры популяций отдельных групп и видов выкристаллизовалась бы с еще большей отчетливостью.

Однако и приведенных примеров достаточно для обоснования постановки главного вопроса — о биологическом значении возрастной структуры популяций млекопитающих, как общевидового приспособления.

3. О физиологической разнокачественности различных возрастных групп

При оценке возможной роли различных возрастных групп в жизни популяции необходимо учитывать физиологические особенности животных различного возраста. При этом предметом для сравнения должны быть средние возрастные группы, так как «старички» крайне малочисленны, а молодые, младше того возраста, в котором при благоприятных условиях может происходить половое созревание, играют в популяции специфическую и хорошо изученную роль.

В задачу настоящей статьи, по понятным причинам, не входит ана-

лиз возрастной изменчивости основных жизненных функций животных. Мы ограничимся лишь несколькими замечаниями, касающимися тех изменений в организме, которые наиболее непосредственно связаны со способностью животного поддерживать нормальную жизнедеятельность в условиях, не допускающих сколько-нибудь существенного снижения активности, то есть в природных.

Несмотря на отсутствие существенных возрастных изменений в способности протоплазмы к потреблению кислорода, по крайней мере в тех возрастных пределах, которые нас здесь интересуют (49), основной обмен, в силу уменьшения числа функционирующих клеток и ряда других причин, с возрастом падает. В соответствии с этим падает и способность к максимальному потреблению кислорода, что имеет особое значение при повышении физической нагрузки.

Это падение становится заметным уже в относительно молодом возрасте. У человека уже в 40 лет максимальное потребление кислорода на 20% меньше, чем в 25. В среднем возрасте наблюдаются существенные изменения и ряда других физиологических функций: уменьшается насыщение кислородом артериальной крови, повышается кровяное давление, возрастает содержание молочной кислоты и понижается щелочной резерв крови (это особенно хорошо заметно в условиях повышенной физической нагрузки), падает эластичность кровеносных сосудов, снижается максимальный пульс, падает способность кишечника к всасыванию некоторых элементов, необходимых для нормального функционирования организма.

С возрастом падает не только интенсивность метаболизма организма в целом, но и метаболическая активность тканей и клеток. Трудно сказать, с какого возраста (у разных видов, конечно, различного) этот процесс принимает ощутимые размеры. Во всяком случае согласованность данных, полученных различными исследователями при помощи различных методов, показывает, что у крыс, например, к двум годам это падение достигает весьма существенных размеров, даже при сравнении их с вполне взрослыми животными в возрасте более года (53, 26).

Особо важно подчеркнуть, что с возрастом изменяются те физиологические особенности организма, которые определяют его реактивность в ответ на неблагоприятные или просто изменяющиеся условия внешней среды. С возрастом нарушается центральная нервная корреляция и падает скорость нервных импульсов. Происходит функциональное изменение деятельности эндокринной системы, которое отражается в прогрессивном уменьшении размеров клеточных ядер желез внутренней секреции, в падении митотической активности, разрастании соединительной ткани (27) и, как следствие этого, в падении выделения некоторых гормонов (Symposium Institute of Biology, Univ. College, London 1956 «Biology of Ageing, Nature, v. 178, No. 4543). Животные старшего возраста обладают пониженной терморегуляторной способностью и обладают относительно меньшей способностью создавать физиологические резервы. Все это не может не приводить и действительно приводит к существенным различиям у животных различного возраста в реакциях на изменение внешних условий.

Эту закономерность очень удобно проиллюстрировать отношением разновозрастных животных к трем важнейшим факторам внешней среды: температуре, кислородному режиму и питанию.

Рядом исследователей констатировано резкое падение у животных старшего возраста способности к приспособлению к понижению температуры. Показано (37), например, что смертность мышей линий

C57B в возрасте 16—22 месяцев много выше, чем у 4—9-месячных животных. С возрастом снижается и способность крыс адаптироваться к низким температурам. В опытах автора 60% «адаптированных» старших крыс погибло в течение недели при температуре, при которой ни одна из «адаптированных» молодых не погибла.

Аналогичные результаты получены при сравнении разновозрастных животных по их реакции на снижение концентрации кислорода в атмосфере. Установлено, например, что морские свинки весом около 300 г значительно устойчивее к недостатку кислорода, чем животные старшего возраста весом около 500 г (41).

Различная чувствительность животных разного возраста к качеству кормов иллюстрируется повышением потребности старших животных к витамину B₁, являющемуся одним из важных катализаторов окислительно-восстановительных систем клеток (35).

4. Возраст и размножение

На животных самых различных систематических групп и особенно подробно на грызунах рядом авторов (18—19, 8; 25, 47) было показано, что более крупные и старые самки дают более многочисленные пометы. Хотя мы, в согласии с ранее высказанными соображениями П. А. Свириденко (1934), имели возможность отметить (24), что эта закономерность имеет по ряду причин меньшее значение в динамике популяций, чем это обычно представляется, но ее реальность несомненна, и она совпадает с более общей закономерностью, согласно которой у представителей всех классов позвоночных плодовитость с возрастом повышается, достигает максимума и затем снижается.

Нельзя, однако, не отметить, что у многих форм падение плодовитости происходит в возрасте, превышающем среднюю продолжительность жизни животных в природных условиях. В таких случаях в природных популяциях констатируется более или менее закономерное падение плодовитости с возрастом. На мышах, например, показано, что число детенышей начинает падать у них лишь начиная с четвертого помета (44). В естественных условиях большое число самок мышей до четвертого помета не доживает. Поэтому в природных популяциях более старшие самки оказываются обычно и более плодовитыми.

Существуют данные, показывающие, что с возрастом самок увеличивается число мертворожденных и погибающих на ранней стадии постэмбрионального развития животных (44). Так как плодовитость мелких млекопитающих в большинстве случаев оценивается по числу эмбрионов, а не выживших детенышей, то есть основания полагать, что данные, характеризующие большую плодовитость старших самок, часто оказываются завышенными.

Более существенное значение в поддержании численности популяции имеют различия в плодовитости разновозрастных самок в различные сезоны года, которые на огромном материале были показаны А. А. Максимовым (1950) на обыкновенной полевке. Он установил, что чем моложе самка, тем заметнее проявляется снижение плодовитости в зимние месяцы, а чем старше самка, тем выше подъем летнего размножения и тем более резкий спад кривой наблюдается осенью.

С другой стороны, нельзя не учитывать, что молодые самки обладают, по-видимому, большей способностью давать нормальное потомство в неблагоприятных условиях.

На диких животных подобные исследования провести почти невозможно, но на лошадях показано (10), что в условиях, когда ста-

рые матки приносят недоношенных жеребят, у более молодых происходит удлинение срока плодоношения, в результате чего они приносят вполне жизнеспособный молодняк.

Нельзя также не отметить, что, как это показано на крысах и мышах, нарушение лактации приводит к существенному уменьшению числа детенышей в последующем помете (28), что естественно имеет особое значение при оценке возможной роли старших, а не молодых самок.

Очень важная сторона разбираемого здесь вопроса заключается в том, что когда младшая из сравниваемых возрастных групп отличается от старшей тем, что она еще не участвовала в размножении, и которой, следовательно, предстоит еще пройти стадию полового созревания, то в этом случае важнейшей причиной их различной роли в динамике популяций являются различные требования к условиям существования. Это положение оказывается полностью справедливым и в тех случаях, когда молодые животные физически полностью подготовлены к прохождению стадии полового созревания и по размерам не отличаются от более старших и размножающихся.

Наумовым (1948) было показано, что осенью и в засушливую погоду половое созревание грызунов запаздывает. Эта закономерность была подтверждена и наблюдениями других авторов. Нами (24) на грызунах лесостепного Зауралья установлено, что практически половое созревание большинства изученных видов грызунов прекращается во второй половине лета; и в условиях, когда половозрелые грызуны интенсивно размножаются, неполовозрелые особи не созревают, несмотря на достижение ими крупных размеров.

Здесь мы не ставим перед собой задачу попытаться выяснить конкретные причины наблюдаемого явления, но сам факт, свидетельствующий о различном отношении к среде разновозрастных животных, должен быть привлечен к оценке роли различных возрастных групп в поддержании численности популяции.

5. Смертность животных различного возраста

Наши знания закономерностей, определяющих смертность животных в естественных условиях, до сих пор чрезвычайно скудны. Еще более скудны сведения о различиях в интенсивности смертности животных различного возраста, в особенности если речь идет, повторим еще раз, о животных отнюдь не старых, не «*veteres*». (Анализ закономерностей смертности молодняка остается в настоящей статье вне нашего внимания).

Имеются данные, позволяющие полагать, что смертность старших возрастных групп превышает смертность молодых животных. Это было, например, в самой общей форме показано на лесной мыши в работе с применением весьма совершенной методики биометрической обработки материала (38).

Некоторыми авторами отмечается дифференцированное истребление хищниками разновозрастных животных (20, 6).

Есть основания полагать, что восприимчивость молодых животных к болезням выше, чем у старых (14). Это, по-видимому, справедливо и в отношении некоторых гельминтозов. Так, например, в отдельных местностях Западной Европы кокцидиозу подвержены почти исключительно молодые зайцы (46).

Однако в тех случаях, когда речь не идет ни о молодняке, ни о «*veteres*», то о конкретных причинах дифференцированной смертности животных мы почти ничего не знаем.

Особенный интерес представляют данные, показывающие, что в основе дифференцированной смертности может лежать различное отношение животных разных возрастов к среде обитания.

Поляков и Пегельман (1950) показали, что при температуре 35°, когда половозрелые общественные полевки гибнут, более молодые животные энергично растут и заметно не теряют жизнеспособности. В соответствии с этим во время обычных в Азербайджане засух происходит интенсивное отмирание старших возрастов и общее «омоложение» популяции (13, 14). Однако неблагоприятное сочетание зимних условий животные старших возрастов переносят легче (13).

Подобные исследования очень важны для понимания конкретных механизмов динамики структуры популяций, их дальнейшее развитие кажется поэтому весьма желательным.

6. Смертность разновозрастных животных в различные сезоны года.

Систематическое изучение смертности животных различного возраста при изменении условий среды удобнее всего изучать путем анализа изменений возрастного состава популяции при закономерных изменениях среды обитания.

Изучая изменения возрастного состава популяции самых различных животных, нетрудно заметить, что в течение года она закономерно изменяется. По понятным причинам это особенно удобно проследить на грызунах.

В наших исследованиях мы выбрали объектом ондатру (17). У этого вида структура осенней популяции довольно проста. Она состоит из очень небольшого числа перезимовавших особей и из молодых первого, второго и менее многочисленного третьего пометов.

Изучая структуру популяции в течение ряда месяцев, нам удалось констатировать, что в первую половину зимы идет интенсивное отмирание старших животных, в результате чего происходит «омолаживание» популяции.

В лесостепной зоне с ноября по февраль процент ондатр в возрасте год+ снижается с 43,7% до 13,7%. На Крайнем севере отмирание животных старшей возрастной группы в зимнее время идет в 2—3 раза интенсивнее, чем молодых, и к маю животные старше года составляют около 7% в популяции.

Сходная картина была получена нашим сотрудником В. Г. Оленевым на некоторых степных и лесостепных видах мелких мышевидных грызунов и аспирантом К. И. Копейным на обском лемминге и большой узкочерепной полевке.

Эти данные приводят нас к заключению, что разновозрастные животные обладают различной способностью к перестройке своей жизнедеятельности при сезонной смене условий существования. Следовало попытаться установить конкретные причины этой закономерности.

Исходя из известных представлений о роли кортикостероидов в процессе приспособления животных к изменению температурных условий, мы уделили внимание изучению изменений веса надпочечников у ондатр различного возраста. Результаты этих исследований подробно освещены в других работах (17). Здесь же необходимо отметить лишь некоторые общие выводы.

Было установлено, что у ондатр старшего возраста приспособление к понижению температуры связано со значительно большим напряжением организма (очень резкое увеличение веса надпочечников), в соответствии с чем и стоит их большая гибель ранней зимой.

Полное совпадение результатов этих исследований с выводами некоторых экспериментальных работ физиологов (37), показавших, что большая чувствительность мышей и крыс старшего возраста к низким температурам связана с большим их напряжением, говорит о принципиально правильном толковании полученных данных.

Несомненно, что приведенный пример иллюстрирует лишь одну из деталей, характеризующих различие в реакции разновозрастных животных на сезонные изменения внешних условий. Вместе с тем он показывает, что различия между молодыми и взрослыми (не старыми) животными настолько существенны, что обуславливают их различную реакцию на закономерные изменения во внешней среде и, в силу этого, ведут к изменению возрастной структуры популяции. С другой стороны, полученные данные говорят о том, что когда речь идет о молодых и средневозрастных животных, то различие между ними с особой остротой сказывается в переломные моменты жизни популяции, связанные с необходимостью перестройки жизнедеятельности организма. Совершенно естественно, что эта закономерность будет проявляться и при незакономерных, но достаточно существенных изменениях во внешней среде, но изучить ее проявление много труднее, чем при сезонных явлениях.

7. О биологической специфике различных поколений и о методах ее изучения в природных условиях

У животных, дающих в году несколько поколений (насекомоядные, грызуны и др.), разновозрастные группы отличаются не только по возрасту, но и по ряду других особенностей, вытекающих из того, что они прошли свое развитие в разных условиях, относятся к различным поколениям.

Наиболее резкая особенность животных различных поколений—это различная скорость их полового созревания. Эта закономерность была отмечена различными авторами на различных объектах. Для южного Зауралья нами (24) в результате многолетних исследований дана схема, представленная в табл. 1.

Таблица 1.

Зависимость полового созревания самок полевок различных видов от времени их рождения (Южное Зауралье)

Время рождения	Время наступления половой зрелости	Продолжительность созревания в месяцах
А п р е л ь	Май того же года	1,5—2
М а й	Июнь того же года	1,5—2
И ю н ь	Июль того же года	1,5—2
И ю л ь	Апрель следующего года	около 9
А в г у с т	То же	около 8
С е н т я б р ь	То же	около 7
О к т я б р ь	То же	около 6

Различная скорость полового созревания связана со специфическими условиями развития животных, родившихся в различное время года. Это положение вряд ли может быть оспариваемо. Однако, в настоящее время есть основания полагать, что эта зависимость в какой-то степени закреплена и ясно проявляется и при размножении животных в лабораторных условиях. Так, например, в виварии нашей лаборатории А. В. Покорским на пеструшках (*L. lagurus*), развивавшихся в существенно не

изменявшихся в течение круглого года условиях, получены следующие данные. Пеструшки, родившиеся с сентября по декабрь, становились половозрелыми в возрасте от 53 до 112 дней (в среднем около 70 дней). Пеструшки январского рождения достигали половой зрелости примерно на 50-й день, а родившиеся в мае — в месячном возрасте.

Поскольку половое созревание является следствием сложного комплекса физиологических изменений в организме, а с другой стороны, оно определяет ряд не менее существенных изменений в жизнедеятельности животного, то уже по одному этому масштаб биологических отличий между различными поколениями не может быть переоценен.

Насколько существенны различия между поколениями у грызунов, показывают наши наблюдения, проведенные с водяной крысой (24). Изучалась способность животных поддерживать нормальную жизнедеятельность на не свойственном для вида кормовом рационе (зерно и вода). Оказалось, что в этих условиях молодые весеннего поколения резко снижают скорость роста и находятся в явно подавленном состоянии, а молодые того же возраста, но поздне-летнего рождения интенсивно растут, признаков депрессии у них не наблюдается.

Можно полагать, что различия между поколениями диких животных более существенны, чем это в настоящее время представляется. Однако изучение этих различий в природных условиях связано с определенными трудностями. Методы их исследования могут быть самыми различными, так как различия между поколениями охватывают очень широкий круг особенностей животных. Нам хотелось бы подчеркнуть здесь два возможных пути исследований в этом направлении. Первый из них заключается в применении метода, который мы называем методом морфофизиологических индикаторов (23), сущность которого сводится к тому, что на основании изучения ряда морфофизиологических признаков создается суждение об особенностях отдельных популяций или групп животных.

Этот метод был, в частности, применен нами (17) при изучении различных поколений у ондатры.

Табл. 2, демонстрирующая полученные при этом данные, показывает, что между различными поколениями ондатры существуют такие различия, которые, несомненно, определяют различную их роль в жизни популяций.

Таблица 2

Интерьерные особенности молодых ондатр различных поколений (Салехардская популяция)

Показатели	Время обследования			
	самцы		самки	
	июль 1955	сентябрь 1955	июль 1955	сентябрь 1955
Число обследованных особей	14	12	13	13
Вес тела, г	328	447	336	437
Относительный вес сердца, ‰	4,06	4,53	4,14	4,46
Относительный вес печени, ‰	36,6	39,5	33,7	39,7
Относительный вес почки, ‰	4,21	4,41	4,01	5,17
Относительный вес надпочечника, мг/кг	92,6	61,7	125	53,3
Относительный вес поджелудоч- ной железы, ‰	2,74	3,35	2,77	3,42
Длина тонких кишок, мм	802	980	830	934

Применение метода морфофизиологических индикаторов позволило нам на различных видах грызунов показать, что все условия, изменяющие скорость роста молодых животных, серьезным образом влияют на комплекс их физиологических особенностей, определяющих их различную жизнеспособность.

Второй возможный путь изучения специфики поколений основан на изучении скорости их роста. Животные различных поколений растут с различной скоростью. Это легко показать как на природных популяциях, так и на основании наблюдений в виварии. В качестве иллюстрации мы

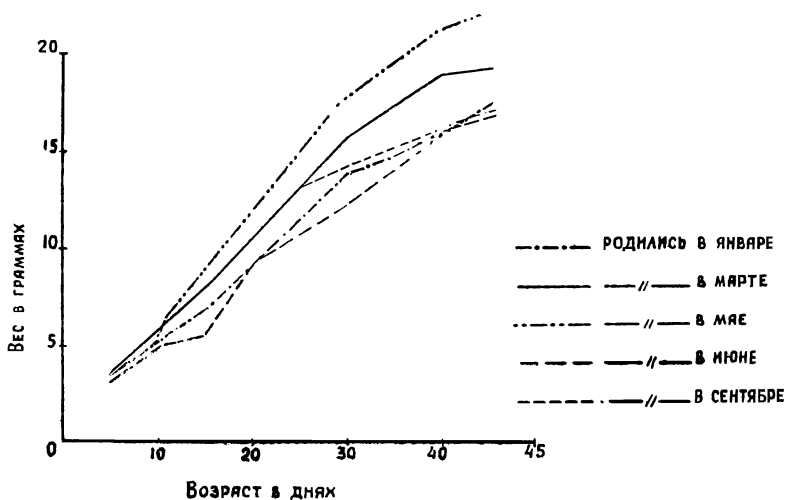


Рис. 1. Скорость роста пеструшек, родившихся в разное время года.

приводим данные, полученные в нашей лаборатории на пеструшках (рис. 1). Они показывают, что животные, родившиеся в различное время года, обладают различной скоростью роста со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Эта закономерность, по-видимому, является общей, но ее конкретное проявление в отдельных популяциях, безусловно, различно. Особенности скорости роста животных, родившихся в различные сезоны года, могут служить в качестве показателей различий между поколениями, помогают создать представление о ближайшей истории популяции и о возможной роли различных групп в ее дальнейшей судьбе.

Поэтому определение скорости роста представителей различных генераций в различных популяциях представляет не только серьезный теоретический, но и немалый практический интерес. Однако изучить скорость роста животных в естественной среде обитания, тем более при разовых обследованиях (круглогодичные наблюдения далеко не всегда возможны), обычно бывает очень сложно.

В этих случаях очень полезным может оказаться метод изучения пропорций тела и черепа животных, родившихся в различное время года.

Поскольку рост различных частей тела происходит неравномерно, то изменение скорости роста связано с изменением пропорций тела. Наиболее простой случай сводится к следующему. Начиная с очень молодого возраста, длина черепа животного увеличивается медленнее, чем увеличивается длина тела. Поэтому крупные животные имеют при прочих

равных условиях относительно меньший череп. Чем быстрее растет животное, тем эта диспропорция в скорости роста тела и черепа становится заметнее. Поэтому быстро растущие животные имеют относительно меньший череп, чем равные им по размерам, но более медленно растущие зверьки. Эта закономерность хорошо может быть иллюстрирована на примере пеструшек, выращенных в нашем vivарии, скорость роста которых тщательно фиксировалась.

У пеструшек, родившихся в октябре и достигающих длины тела 70—80 мм, за 120—140 дней индекс черепа $\left(\frac{\text{кондилобазальная длина черепа}}{\text{длина тела}} \right)$

равен 0,279. Скорость роста подопытных зверьков закономерно увеличивалась; соответственно с этим изменялся и указанный индекс: у декабрьских пеструшек он оказался равным — 0,275, у январских — 0,270, у февральских — 0,260. Эта же закономерность проявилась и при анализе более крупных зверьков. У пеструшек с длиной тела 80—90 см индекс черепа оказался равным: 0,60 (родились в октябре), 0,253 (родились в декабре), 0,249 (родились в январе), 0,247 (родились в феврале).

Описанная закономерность проявляется настолько отчетливо, что ее использование для анализа природных популяций вполне закономерно. Отличия в пропорциях тела животных, добытых в разное время года, свидетельствуют об отличиях в скорости их роста, что дает основание не только для анализа возрастного состава однородных животных, но и для оценки их развития в прошедшие сезоны.

Насколько существенны констатированные при этом различия, показывает табл. 3, составленная нашим аспирантом К. И. Копейным (4).

Изучение пропорций тела дает надежное основание для суждения о скорости роста животных различных поколений, а следовательно и о масштабе существующих между ними различий*.

Таблица 3.

Индекс черепа у полевок (*M. gregalis major*) в различное время года
(Кондилобазальная длина к длине тела)

10—20 г					20—30 г					30—40 г	
п-3	п-6	п-12	п-27	п-15	п-13	п-35	п-29	п-20	п-22	п-11	п-49
15.04—20.05	1.06—20.06	1.07—15.07	1.08—30.08	10.09—15.10	15.04—20.05	1.06—20.06	1.07—15.07	1.08—30.08	10.09—15.10	15.04—20.05	1.06—20.06
0,266	0,242	0,239	0,263	0,271	0,253	0,234	0,215	0,246	0,258	0,236	0,226
30—40 г			40—50 г				50 г и выше				
п-35	п-17	п-7	п-19	п-17	п-15	п-3	п-2	п-7	п-24	п-5	п-1
1.07—15.07	1.08—30.08	10.09—15.10	1.06—20.06	1.07—15.07	1.08—30.08	10.00—15.10	15.04—20.05	1.06—20.06	1.07—15.07	1.008—30.08	10.09—15.10
0,207	0,227	0,233	0,218	0,192	0,224	0,234	0,228	0,213	0,204	0,214	0,231

* Следует добавить, что в зависимости от скорости роста животных изменяются и другие пропорции тела, в том числе и краниологические особенности, которые в ряде случаев могут оказаться более удобными, чем отношение размеров черепа к размерам тела.

Биологические отличия между поколениями, несомненно, связаны с их различной ролью в поддержании численности популяций. С другой стороны, они делают анализ биологического значения различных возрастных групп еще более сложным. Однако существование методов изучения биологической специфики различных поколений позволяет значительно интенсифицировать исследования в этом направлении, что, несомненно, позволит значительно полнее разрабатывать те разделы экологии, которые связаны с изучением популяций.

8. Заключение

Анализ физиологических особенностей молодых и средневозрастных животных приводит к заключению, что существующие между ними различия настолько существенны, что могут явиться причиной их различной роли в жизни популяций. Изучение закономерностей развития, размножения и смертности разновозрастных животных подтверждает это предположение.

Наиболее важные из этих закономерностей могут быть сведены к следующему.

Старшие возрастные группы отличаются по сравнению с младшими большей плодовитостью. Они способны размножаться в тех условиях, при которых половое созревание младших (неполовозрелых) зверьков не происходит. Они обладают повышенной способностью использовать благоприятное сочетание условий в зимнее время для размножения. В ряде случаев с несомненностью констатируется меньшая поражаемость животных старшего возраста болезнями и гельминтами.

Животные младших возрастных групп обладают, как правило, несколько меньшей плодовитостью, но их способность давать жизнеспособное потомство в мало благоприятных условиях кажется доказанным по крайней мере для ряда видов и групп. Они оказываются менее чувствительными к повышению температуры.

Уже эти различия между молодыми и средневозрастными животными не могут не оказывать существенного влияния на их роль в поддержании численности популяций на характерном для вида уровне.

Однако, вероятно, еще более существенны те различия, которые определяют их различную способность приспосабливаться к изменению внешних условий. Анализ приведенного материала показывает, что незначительное падение жизнеспособности у животных среднего возраста в константных условиях может и не проявляться, но оно с полной отчетливостью проявляется при изменении этих условий. В этом, несомненно, сказывается понижение их способности к перестройке физиологической деятельности организма в соответствии с изменившимися условиями существования. Этому вопросу до последнего времени уделялось очень мало внимания. Между тем большое биологическое значение указанной закономерности вряд ли может быть оспариваемо.

Несомненно, что различия между разновозрастными животными имеют следствием их различную смертность при самых разнообразных изменениях во внешней среде. Однако анализ сложных природных ситуаций всегда сопряжен со значительными трудностями, так как заранее предвидеть возможность незаконномерных изменений в условиях существования бывает возможно лишь в исключительных случаях. Значительно более удобно проследить наличие дифференцированной смертности при закономерных изменениях жизни животных, связанных с сезонными изменениями во внешней среде. Наш анализ изменений возрастного состава популяций ряда видов показал, что существование дифференцированной смертности может считаться доказанным. Выяснилось, что младшие воз-

растные группы способны перестраивать свою физиологическую деятельность в более короткие сроки и с меньшим напряжением организма, в результате чего их смертность в переломные моменты жизни популяций существенно не изменяется, в то время как смертность более старших животных резко повышается.

Биологические различия между различными возрастными группами значительно увеличиваются благодаря существованию четких различий между поколениями (генерациями) животных в тех группах, которые дают несколько пометов в году. Биологическое значение этих различий в каждом конкретном случае довольно легко может быть расшифровано, но вряд ли может быть определено в общей форме.

Мы полностью отдаем себе отчет, что перечисленные здесь различия между животными различного возраста и различных поколений лишь в незначительной степени характеризуют всю их глубину. Однако и отмеченные здесь закономерности делают совершенно очевидным, что существование в популяциях животных различных возрастных групп способствует значительному увеличению способности популяций противостоять неблагоприятным сочетаниям внешних условий в силу увеличения их способности приспосабливаться к разнообразным условиям внешней среды.

Из этого следует, что различия в возрастной структуре популяций между различными видами и группами можно и должно оценивать не только с точки зрения тех конкретных физиологических особенностей животных, непосредственным следствием которых она является, но и с точки зрения ее значения для вида. Несомненно, что характерная для вида структура популяций возникла на основе определенных его физиологических свойств, но возникнув, она сама стала очень важной его приспособительной особенностью и определила возможность его приспособления к различной среде обитания.

Совершенно естественно, что животные, способные в течение одного сезона реализовать геометрическую прогрессию размножения, имеют по сравнению с животными, этой способностью не обладающими, больше возможностей для более быстрого подъема численности. Это положение настолько очевидно и его биологическое значение настолько велико, что оно могло послужить субъективным препятствием для анализа другой стороны того же вопроса.

У всех животных благоприятные условия, складывающиеся в период размножения, ведут к увеличению темпа нарастания численности, — это одинаково справедливо для животных с различной возрастной структурой популяций. Однако у видов, способных реализовать геометрическую прогрессию размножения в течение одного сезона, увеличение скорости размножения сопровождается увеличением сложности возрастной структуры популяций к концу сезона размножения. Это ведет к возникновению биологического полиморфизма осенних популяций животных, что, в свою очередь, снижает их чувствительность к различным неблагоприятным факторам внешней среды и позволяет полнее использовать разнообразие биотопов заселенной ими территории. Это означает, что у животных этих групп увеличение темпа размножения ведет к повышению их выживаемости)*

Для мелких млекопитающих, обладающих очень слабой индивидуальной сопротивляемостью, и смертность которых определяется не только очень многочисленными, но и очень разнообразными причинами,

* До той степени, конечно, когда начинает сказываться перенаселение со всеми неблагоприятными последствиями.

это обстоятельство может иметь не меньшее значение, чем непосредственное увеличение темпа нарастания численности. Значение этого обстоятельства имеет особое значение в силу того, что увеличение численности мелких млекопитающих обычно ведет за собой увеличение хищников, что в определенных обстоятельствах может нейтрализовать результат усиленного размножения. В этих условиях одновременное с повышением темпа размножения повышение стойкости популяции по отношению к климатическим воздействиям должно иметь особое значение.

У животных, у которых закономерности полового созревания и продолжительности жизни в природе ведут к сложной возрастной структуре популяций, появляются новые возможности приспособления к определенным условиям среды—структурно-популяционные приспособления

Наиболее отчетливо этот тип приспособления выражен у тех животных, у которых структура популяции отражается в структуре стада, как например, у копытных, но в его широком распространении нельзя сомневаться. Достаточно сравнить структуру популяций близких видов или даже одного вида в степи, в лесной зоне или в тундре, чтобы убедиться в присутствии явных различий в структуре сравниваемых популяций. К сожалению, с этой точки зрения приспособления различных видов к различным ландшафтно-климатическим условиям не были предметом специального изучения, почему конкретный их анализ представляет в настоящее время значительные затруднения и почти не привлекается к решению практических задач.

С другой стороны, есть основания полагать, что структурно-популяционные особенности играли очень существенную роль и в эволюции животного мира, по крайней мере в его высших формах. Во многих группах развитие шло по линии приобретения животными большей индивидуальной стойкости, внешним и наилучше изученным проявлением которой является увеличение размеров тела. Достаточно вспомнить лошадей, слонов и многих других копытных. В других группах эволюция шла по линии резкого повышения плодовитости (понимая под этим и собственно плодовитость и скорость полового созревания), сопровождающейся снижением индивидуальной стойкости. Нельзя, конечно, не отметить, что самая многочисленная, космополитическая группа современных млекопитающих (грызуны), отличается наивысшей плодовитостью, и вместе с тем, наименьшей индивидуальной стойкостью по отношению к самым разнообразным воздействиям. Обычно биологический прогресс этих групп объясняется их способностью к особо быстрому размножению, которое компенсирует незначительную индивидуальную стойкость. Однако в свете данных, полученных в последние годы, характеризующих различные стороны экологии популяций, есть основания полагать, что высокая плодовитость является компенсацией падению индивидуальной сопротивляемости организма не только непосредственно, но и опосредованно — через повышение сопротивляемости популяций, которая определяется усложнением их возрастной структуры.

С развиваемых здесь позиций эволюция животного мира шла двумя, внешне противоположными, но по существу принципиально близкими путями: по линии приобретения большей индивидуальной сопротивляемости организмов и по линии повышения сопротивляемости популяционной.

Мы отдаем себе отчет, что такая постановка вопроса нуждается во всесторонней аргументации, но нам представляется, что для постановки вопроса в этом направлении есть уже сейчас достаточные основания.

Разбираемый вопрос имеет не только теоретическое значение. Если

рассматривать структуру популяций не только как результат определенных особенностей животных той или иной группы, но и как очень важное общебиологическое приспособление, то отсюда следует, что структура популяции является показателем ее жизнеспособности. Это обстоятельство еще не учитывается достаточно образом в тех отраслях народного хозяйства, которые имеют дело с животными в их естественной среде обитания.

Если при разработке методов прогнозов численности животных-вредителей возрастной состав учитывается наряду с другими особенностями популяций, то в тех отраслях прикладной зоологии, которые призваны рационализировать использование запасов полезных животных, возрастная структура популяций остается по существу вне внимания. Между тем совершенно ясно, что коль скоро возрастной состав популяции является результатом определенного соотношения рождаемости и смертности, то ее явное отклонение от «нормы» (для различных видов, конечно, различное) свидетельствует о нарушениях жизни популяций, о неблагоприятии. Таким образом, знание оптимальной структуры популяций отдельных видов в различных условиях среды выступает в качестве одного из важнейших критериев жизнеспособности и потенциальной биологической продуктивности популяций.

При современной технике промысла важнейшим условием рационального использования запасов хозяйственно ценных видов является правильное планирование, основанное на возможно более точном представлении о продуктивности популяций. Ошибки в планировании неизбежно ведут к перепромыслу и в результате приносят трудно восстанавливаемый ущерб нашим ценнейшим промысловым видам.

Можно без преувеличения сказать, что в настоящее время единственным показателем, на котором основывается планирование объема заготовок, является численность вида в предпромысловый сезон. Очевидно, что численность животных является очень важным показателем потенциальной продуктивности популяций. Однако, во-первых, учеты численности по понятным причинам проводятся тогда, когда внести в план существенные коррективы почти невозможно, и, во-вторых, не обеспечивают безусловно правильного представления о продуктивности популяций.

Как мы стремились показать в этой статье, структура популяций самых разнообразных видов в очень серьезной степени определяет способность вида к быстрому нарастанию или восстановлению численности. Поэтому дополнение учетов численности сбором материала, характеризующего возрастную структуру популяции, позволило бы более правильно оценить способность популяции вынести определенную промысловую нагрузку, а, с другой стороны, сделало бы возможным проводить разведку не непосредственно перед промыслом, а за более или менее значительный период времени до его начала, что, несомненно, содействовало бы более разумному его планированию.

Важное значение это имеет для промысловых видов со сложной структурой популяций (ондатра, белка, многие виды копытных).

Совершенно естественно, что оценить конкретную структуру популяций того или иного вида возможно только на основании точных знаний о ее изменчивости в зависимости от различного сочетания факторов внешней среды. Отсюда понятно, что изучение возрастной структуры популяций приобретает первостепенный практический интерес. К нему должно быть привлечено внимание не только экологов-теоретиков, но и охотоведов-практиков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бромлей Г. Ф. Материалы по экологии соболя и харзы, распространенных в Приморском крае. Сб. материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. Изд. Мин. с. х. СССР, М., 1956.
2. Гиляров М. С. Некоторые теоретические положения современной экологии. «Третья экологическая конф.», ч. I, 1954.
3. Жарков И. В. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника, т. I, М., 1938.
4. Копен К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале, Бюлл. Уральского отделения МОИП, в. 1, 1958.
5. Кучерук В. В. и Кулик И. Л. Опыт анализа популяции водяной крысы по краниологическим признакам. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. X, № 4, 1955.
6. Лаврова М. Я. и Карасева Е. В. Деятельность хищных птиц и население обыкновенной полевки на сельскохозяйственных угодьях юга Московской области. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XI, в. 3, 1956.
7. Максимов А. А. Материалы по плодовитости серых полевок, «Вторая эколог. конф.», ч. II, 1950.
8. Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, М., 1948.
9. Наумов Н. П. Видовое поселение, его структура и отношение со средой, Вестник МГУ, № 9, 1955.
10. Никишина Л. Влияние возраста матки на продолжительность плодonoшения, тип зажеребления и крупность приплода. Сб. студ. научно-исследовательских работ Моск. с. х. академии им. Тимирязева, в. 5, 1956.
11. Поляков И. Я. Теория и практика прогнозов численности мышевидных грызунов, «Вторая эколог. конф.», ч. II, 1950.
12. Поляков И. Я. Травопольная система земледелия и вредные мышевидные грызуны, Журн. общ. биол., т. XI, в. 1, 1950.
13. Поляков И. Я. О природе изменчивости популяций грызунов при изменениях в их численности, Журн. общ. биол., т. 17, № 1, 1956.
14. Поляков И. Я. и Пегельман С. Г. Некоторые возрастные особенности требований общественной полевки к температурным условиям, «Вторая эколог. конф.», 1950.
15. Свириденко П. А. Размножение и гибель мышевидных грызунов. Тр. по защите растений, IV серия, в. 3, Л., 1934.
16. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные отношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и песца. Тр. Ин-та биологии УФАН, вып. 18, 1959.
17. Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. ин-та биологии УФАН, вып. 18, 1959.
18. Старков И. Д. Влияние возраста и плодовитости самок лисиц на плодовитость их дочерей, «Каракулеводство и звероводство», № 6, 1951.
19. Старков И. Д. Влияние возраста и многоплодия самок песцов, лисиц, норок и соболей на плодовитость их потомства, Журн. общ. биол., № 6, 1952.
20. Фолитарек С. С. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов. Журн. общ. биол., № 1, 1948.
21. Цыганков Д. С. Методика определения возраста и продолжительности жизни ондатры. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 3, 1955.
22. Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 4, 1955.
23. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии животных. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 2, 1958.
24. Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. Тр. ин-та биологии УФАН, в. 8, 1957.
25. Backer J. R. & Ransom R. M., 1932. Proc. Royal Soc. B., 110.
26. Barrows C. H. Jr., Jiengst N. W., Schock & B. F. Chow. Fed. proceedings, v. 16, No. 1, 1957.
27. Blumenthal H. T. 1955. J. Geront., v. 10, No. 3.
28. Bruce H. M. & East J. 1956. Endocrin., v. 14, No. 1.
29. Christian J. J., 1956. Am. Midland Nat., v. 55, No. 1.
30. Cockrun E. L. 1956, J. Mammal v. 37, No. 1.
31. Comfort A., 1956. The biology of senescence. London.
32. Dorst J., 1957. Mammalia, T. XXI, No. 3.
33. Duetz G. H. 1938. Lab. Rep. Zool. Soc. Philadelphia v. 66, No. 33.
34. Duetz G. H. 1939. Lab. Rep. Zool. Soc. Philadelphia v. 67, No. 22.
35. Finzi M., 1954. Acta gerontol., T. 4., No. 6.

36. Flower S. S., 1956. Proc. Zool. Soc. Li No. 369.
 37. Gad B. & Kral V. A. 1957. Fed. Proc. v. 16. No. 1.
 38. Hacker A. P. & Pearson H. S., 1946. Biometrika, v. 33.
 39. Jameson D. L., 1955. Am Midland Nat., v. 54, No. 2
 40. Jameson D. L. 1956. Copeia, No. 1.
 41. Macco Di. 1956. Riv. med. aeronaut., v. 19. No. 2.
 42. Mohr E. 1951., «Zool Garten» Lpz. Bd. 18.
 43. Mohr C. E. 1952. Amer. Cover., No. 14.
 44. Murray W. S., 1934. Am. J. Cancer v. 20.
 45. Pitt F., 1950. Nature, v. 155. No. 700.
 46. Rieck W., 1956. Z. Jagdwiss, Bd 2, No. 2.
 47. Rörig G. L., Knoche E., 1916. Kaiserl Biol. Anstalt f. Land und Forstwirtschaft.
- Bd. IX.
48. Ruund J. T., Joncgard A., Ottestad P., 1950. Hwalrad. Skr., v. 33, No. 1.
 49. Schock N. W. J. Chronic diseases v. 2, No. 6. 1955.
 50. Spencer H. J. & Davis D. E., 1950. J. Mammal. No. 1.
 51. Sebesta F., 1935. Blätter aquar. Terrar., No. 46.
 52. Weber R., 1942. Zool. Garten Bd. 14.
 53. Weinbach E. & Garbus J., 1956. Nature, v. 178, No. 4544.
 54. Wilson M. A., 1950. Brit. J. Herpetology. v. 3, No. 66.
-