

**АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СОВЕТСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ
ПО МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АН СССР**

**ПРОГРАММА
ПО ИЗУЧЕНИЮ
ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ
НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ**

**СВЕРДЛОВСК
1966**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СОВЕТСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ
ПО МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АН СССР

ПРОГРАММА
ПО ИЗУЧЕНИЮ
ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ
НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ

СВЕРДЛОВСК
1966

Научный совет по проблеме
«Биологические основы
освоения, реконструкции
и охраны животного мира»
(экологическая комиссия)

ПРЕДИСЛОВИЕ

С 20 по 25 сентября 1965 г. в Англии проходил Симпозиум по Международной биологической программе. Организаторы Симпозиума — секции МБП «Продуктивность наземных сообществ» и «Использование биологических ресурсов».

Цель Симпозиума заключалась в определении круга задач, стоящих перед экологами различных стран, по определению емкости экосистем (биогеоценозов) и, в частности, по определению продуктивности популяций крупных млекопитающих, которые представляют собой непосредственную ценность для человека как источники белкового питания. Конечной целью Симпозиума являлось определение конкретной программы работ по важнейшим проблемам экологии (в том числе и экологической физиологии) млекопитающих с тем, чтобы на этой основе разработать проект коллективного методического руководства по исследованию продуктивности естественных и полустественных экосистем и по разработке методов управления жизнью экосистем в желательном для человека направлении.

Основная работа Симпозиума проходила на секционных заседаниях. Секции подготовили сжатые программы работ по крупнейшим проблемам экологии, имеющим непосредственное отношение к МБП. Эти программы имеют характер двойных рекомендаций. С одной стороны, они имеют самостоятельное значение. Это перечни тех вопросов, которые следует изучать всякому, стремящемуся ставить исследования в соответствии с требованиями МБП. С другой стороны, «Секционные записки» — это рекомендации авторам будущего методического пособия по изучению биологической продуктивности экосистем.

Учитывая, что «Секционные записки» Симпозиума могут служить унификации работ по изучению продуктивности популяций животных, Советский Национальный Комитет по МБП счел целесообразным перевести решение Симпозиума.

Настоящий перевод, сделанный В. Е. Береговым, П. Л. Горчаковским и С. С. Шварцем, сохраняет стиль английского подлинника — предельно сжатый и лаконичный.

Член Сов. Нац. Комитета МБП

профессор С. С. Шварц

ОБЩЕЕ ВВЕДЕНИЕ

Мы предполагаем, что пособие будет использоваться коллективами исследователей, оценивающих потенциал местообитания (environmental potential) в связи с выявлением биомассы крупных травоядных. Это определение более точно по сравнению с теми, в которых фигурирует выражение «емкость экосистем» (carrying capacity). Емкость экосистем представляет общую органическую продукцию, относящуюся к определенному времени или отрезку времени; выявление этой продукции требует определения структуры ниш (niche structures) и циклов превращения (conversion cycles) специалистами-исследователями совершенно другого профиля, чем те, кто будет изучать условия и тенденции развития существующих местообитаний, а также выяснять, как они будут отражаться на биомассе крупных травоядных.

Мы полагаем, что задачи, изложенные в этом пособии, могут быть наиболее эффективно осуществлены специально сформированными коллективами исследователей, а не отдельными лицами. Необходимость координированных действий таких коллективов очевидна, но при этом нужно избегать разного понимания задач специалистами, оперирующими понятиями первичной продуктивности, и специалистами, прослеживающими движение излишка (surplus — off take) первичной биомассы в цепях питания травоядных животных. Исследователи, занимающиеся первичной продуктивностью, будут определять интенсивность потока энергии, указывая на те функции ниш (niche functions), которые должны быть сохранены во избежание чрезмерной напряженности (bottlenecks) в потоке превращения вещества и энергии. В идеале экосистема может вмещать большое число травоядных (причем все они относительно молодого возраста), большое число хищников (одним из которых может быть человек), и растительные условия, которые с хозяйственной точки зрения могут быть признаны удовлетворительными. Такие ситуации теперь редки, но там, где они существуют, хозяйственное вмешательство сводится к минимуму. Для таких участков характерна быстрота круговорота энергии и превращения органического вещества. В тех случаях, когда хозяйство

постоянно основывается на крупных (или даже мелких) травоядных животных, почти всегда создается очень истощенная экосистема с постепенно деградирующим местообитанием. Для арктических и субарктических областей характерны в какой-то мере сходные циклы, где деградация местообитаний вызывается оленями, полевками и кенгуровыми крысами.

Мы предлагаем, чтобы в течение ограниченного периода времени в рамках Международной биологической программы были изучены простые экосистемы и нарушенные местообитания, представляющие поврежденные предельно упрощенные экосистемы.

СЕКЦИЯ А. ЕМКОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

I. ОСНОВОПОЛАГАЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

А. Физическое описание и картирование

1. Климатология.
2. Геология и физиография.
3. Гидрология.
4. Почвы.

Б. История землепользования и принадлежность территории

В. Оценка потенциала местообитания

1. Классификация потенциальной продуктивности (carability) почв.
2. Местообитание и тенденции изменения условий.

Г. Реакция травоядных на растительность

1. Выбор местообитаний (basic habitat selection) — физиография и растительность.
2. Внутрizonальное распределение животных (subzone selection), пограничные зоны, соседство воды.
3. Уровни питания (feeding levels).
4. Характер сезонного и суточного использования ресурсов биотопа.

II. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

А. Описание растительности

1. Картирование типов растительности.
2. Состав видов и жизненных форм, встречаемость и степень покрытия.

3. Фенология.

4. Ключевые растения: возрастная структура, характер размножения.

Б. Биомасса (определения, единицы)

1. Общая биомасса и ее годичная цикличность.

2. Биомасса утилизируемых частей ключевых растений (листья, стебли, почки, цветы, плоды, семена). Корни и запасающие органы.

3. Химический состав ключевых растений, включая сезонные изменения, с особым вниманием к утилизируемым частям.

III. ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ (СМ. СЕКЦИЯ Б)

IV. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ВЕДЕНИЕ ХОЗЯЙСТВА (КОНТРОЛЬ ИЛИ ЭКСПЕРИМЕНТЫ В ПРЕДЕЛАХ ОПРЕДЕЛЕННОГО ПОТЕНЦИАЛА)

А. Растительность

1. Гербициды.

2. Пожары, выжигание.

3. Контролируемый выпас.

4. Посадки, посевы и внесение удобрений.

5. Отгороженные защищаемые участки (exclosures).

6. Регулирование увлажнения (дренаж, ирригация).

7. Режимы редкостойных лесов и кустарниковых зарослей.

Б. Конкурирующие травоядные

1. Мелкие травоядные.

2. Насекомые.

СЕКЦИЯ Б. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ

Основные положения популяционной экологии, в частности,— экологии травоядных млекопитающих.

Важность вопросов, связанных с определением численности, плотности, половой и возрастной структуры популяций; изучение размножения, роста, выживаемости, биомассы, продуктивности, использования кормов.

Важность строгого определения понятий «вид», «популяция», «биотоп», а также технических терминов.

Межвидовые сравнительные исследования и сравнение популяций в пределах вида.

Изучение ареала как части земной поверхности, поддерживающей популяции животных.

Сидячие, кочующие и мигрирующие популяции.

Необходимость установления стадии жизненного цикла популяции в момент ее исследования.

Статистическая достоверность желательна, хотя не всегда достижима.

Важность точного учета (контроля) хода формирования пар (система скрещиваний).

Выборки из отдельных популяций имеют большее значение, чем смешанные выборки из нескольких популяций.

1. Численность

Предисловие. Существуют два основных типа среды — открытая и закрытая; ошибки, связанные с эмиграцией и иммиграцией животных; предпочитаемая методика зависит от типа среды и характера распределения животных.

Методики. Полный учет, учет с воздуха, специальные виды учетов, выборочные учеты, транссекты и квадраты, учет по следам жизнедеятельности, учет с помощью маркировки, учет на основе изучения изменений соотношения разных групп животных в популяции.

2. Классификация внутривидовых групп животных

Ценность учетов значительно возрастает при классификации животных по полу и возрасту. Ошибки, связанные с невниманием к классификации внутривидовых групп животных.

Критерии возраста. Разнообразие терминов, используемых для описания возрастных групп: новорожденный, младенческий, юношеский, неполовозрелый, почти взрослый, взрослый, молодой, старый и т. п. Необходимость точных определений и стандартизации терминов.

У видов с коротким жизненным циклом допустимо различие молодых, текущего года рождения, от старых. Желательность определения соотношения молодых и половозрелых животных. У видов с неограниченным сезонно периодом размножения учеты следует проводить раздельно по молодым и взрослым. Некоторые медленно растущие виды могут быть разбиты на ряд возрастных групп.

Полезность использования этологического материала.

3. Размножение

Предисловие. Репродуктивную характеристику популяции следует оценивать с точки зрения динамики численности вида. Важнейшие параметры репродуктивной характеристики: воз-

раст полового созревания, период беременности, средний промежуток между родами, среднее число молодых в помете, сезонные циклы, плодовитость в связи с возрастом.

Самки

Информационные требования. Морфология яичников, присутствие желтых тел, величина и количество фолликулов, добавочные желтые тела и лютеинизированные фолликулы, белые тела, вес и гистология матки, плод, его размеры, задержка имплантации, использование величины плода для определения дат зачатия и сезона размножения, молочные железы, различие молока от молозива.

Определение половой зрелости. Присутствие желтых или белых тел в яичниках, лактация, использование меченых самок для определения первого зачатия и родов. Классификация зрелых самок: половозрелые (по размерам фолликулов), лактирующие, беременность сочетается с лактацией, беременные, сенильные.

Самцы

Информационные требования. Вторично-половые признаки, вес и расположение семенников, вес придаточных желез, гистология семенников и семенных придатков (исследование мазков для определения подвижности сперматозоидов), электроэякуляция — важный источник сведений о потенции самцов.

Определение половой зрелости. Присутствие подвижных сперматозоидов, интерстициальная ткань и сперматогенез, сперма в семенных придатках. Вес семенников часто коррелирован со сперматогенезом и может быть использован как критерий половой зрелости.

Сезонные репродуктивные циклы

Самцы. Цикличность легко может быть установлена по весу семенников, гистологии и сперме в мазках.

Самки. У видов с фиксированным сезоном периода размножения циклы очевидны. Учитывать возможность круглогодичного размножения с сезонными пиками. Определение помесных частот рождений по эмбрионам. Этологические критерии течки.

4. Определение возраста

Прорезывание и степень сношенности зубов (вес, высота коронки, узор). Образование слоев дентина и цемента, кольца на корнях.

Размеры тела (длина, вес).

Специальная методика: окостенение эпифиза, гребни на черепе, рога и т. п. Некоторые из этих методов точны, другие позволяют выделить лишь относительные возрастные группы.

5. Биометрия и рост

Предисловие. Значение сезонных флюктуаций (скорости роста). Важность стандартизации контроля за динамическим равновесием численности популяции. Специальная обработка беременных самок.

Основные требования к весовым данным. Живой вес, вес тела при наполненном желудке, вес освежеванной тушки.

Индикаторы состояния. Общий вес тела, костный мозг, кровь, полевые критерии.

Рост. Не смешивать самцов и самок. Важность построения вариационных рядов. Для определения продуктивности очень существенно построение полных кривых роста.

Прямое определение скорости роста. Периодический отлов предварительно маркированных животных (возможные ошибки при экстраполяции).

Косвенное определение. Анализ выборки из популяции (по весу или длине тела), соответствующей возрастным группам. Анализ кривых, полученных на основе множества отловленных маркированных животных различных возрастов. Ценность математического описания кривых роста для меж- и внутривидовых сопоставлений.

6. Кривые выживаемости и биологические таблицы

Предисловие. Важность точного определения структуры популяции по возрастным группам (у крупных животных — по годам рождения); при этом учитывать различие между полами. Возможные ошибки, связанные с недостаточной репрезентативностью пробы; систематические ошибки, связанные со способом коллектирования, эмиграцией и иммиграцией животных.

Выживаемость. Динамическая — определяется на основе отлова маркированных животных (ограниченность метода), специфическая — в разные периоды жизненного цикла. По остаткам животных определяется смертность в разном возрасте. Учитывать возможность исчезновения погибших животных в связи с деятельностью животных-мусорщиков. Анализ возрастной структуры выборки.

Комплексные данные. Полевая оценка скорости пополнения популяции. Смертность отдельных возрастных групп. Рождаемость и скорость размножения. Методика повторного отлова маркированных животных.

Биологические таблицы (life-tables). Точная статистическая характеристика диких популяций возможна в редких случаях. Ценность стандартизации методики.

7. Продуктивность животных

Определение основывается на обобщении информации, полученной в соответствии с предыдущими разделами. Кривые выживаемости и роста характеризуют продуктивность животных разного возраста. Установление биомассы; важность определения и различения биомассы и продуктивности. Вес выражается на единицу площади и на единицу времени. Продуктивность животных, непосредственно используемых человеком.

Утилизация растений (животными) — поток энергии. Факторы, влияющие на использование растений; значение первичной продуктивности, обеспеченность водой, состав растительности, питательность отдельных видов. Качество корма. Виды растений, методика анализа содержимого желудков, макроскопическая морфология, кутикула растений (микроскопические критерии). Выбор животными определенных частей растений (стебли, листья, плоды). Вкусовые качества, питательные качества, значение сезонных проб для биохимических анализов. Особое значение изучения избирательности корма, необходимость установления отвергаемых частей растений и отдельных видов.

Количество пищи. Потребление — макроскопическая оценка степени наполнения желудка и скорости прохождения пищи через желудочно-кишечный тракт. Физиологические эксперименты на животных в неволе (хромовые окислы, полистероидные шарики в качестве маркеров для оценки поглощения твердой пищи). Перевариваемость кормов на основе анализа экскрементов.

Калорийность пищи. Необходимо иметь список лабораторий, где может быть определена калорийная ценность кормов.

Третичная продукция. Хищники — их влияние на продуктивность растительноядных видов. Промысел («хищничество» человека) и его влияние на продуктивность.

Заключение. Определение потока энергии в экосистемах.

Дополнение. Методы отлова, маркировки, телеметрии, изучения поведения, заполнения полевых дневников, использования различных фиксаторов, обработки тканей, вычислений.

СЕКЦИЯ В. ФИЗИОЛОГИЯ ПИТАНИЯ

Микробиологические исследования. Микробиологические методы изучения степени использования пищи; анатомия пищеварительного тракта и емкость его частей; исследование проб содержимого кишечника (микробиологические и биохимические анализы); номенклатура кишечных бактерий и простейших; классификация изолятов.

Экологическая физиология (environmental physiology). Влияние метеорологических факторов. Использование прирученных животных для изучения простейших реакций: температура тела, частота дыхания и сердцебиения, потоотделение, потеря тепла (роль мехового покрова). Необходимость учета степени акклиматизации животных.

Толерантность к холоду и теплу (наблюдения могут быть проведены на ручных животных). Действие горных условий, приспособления к горной среде. Стандартный вес как индикатор условий среды (конкретные наблюдения относятся к этому показателю).

Питание. Утилизация пищи. Способы приручения и выращивания молодых животных. Поимка, содержание и транспортировка добытого в поле молодняка, кормление и содержание животных разного веса, санитарные процедуры, отъем от матери. Укрощение, дрессировка, иммобилизация и обезболивание.

Диеты для животных в неволе. Важность стандартной диеты, таблицы состава пищи.

Измерение скорости прохождения пищевого комка и переваримости пищи. Неперевариваемые включения; сравнение массы пищи до переваривания и после; потребление энергии методом калориметрирования.

Уровни питания и его определение. Приток энергии по сравнению с *ad libitum* поглощения. Приток и расход энергии, категории энергии питания. Влияние режима кормления на последующие физиологические показатели.

Потребление воды. Регуляция водного обмена и его механизмы.

Скорость роста и ее измерения. Определение веса тела. Особое значение измерений тела и пропорций. Определение состава тела *in vivo* (использовать тритий и дейтерий). Наблюдение за физиологическим состоянием (взятие крови при ограниченной диете, влияние регулирования и оттока крови на некоторые ее параметры).

Годичная цикличность изменений веса тела и ее значение для других биологических особенностей животных. Выбор растений. Ботанический состав диеты (относительные данные получить легче, чем абсолютные). Методы прямого наблюдения, макро- и микроскопическое исследование содержимого желудков. Ядовитые растения и толерантность к растительным ядам.

Водный обмен. Потребление воды, ее использование и распределение в организме животных. Рециклы мочи.

Молоко. Методы получения проб молока, его сохранение, анализ. Определение выхода молока за лактацию.

СЕКЦИЯ Г. РАЗМНОЖЕНИЕ И РОСТ

Предисловие. Возрастная структура популяции определяет меру размножения животных. Изучение температуры воздуха, радиации, длины дня, обеспеченности кормом имеют равное значение для исследования размножения животных.

Размножение в природных популяциях. Основывается на изучении отловленных, убитых или обездвиженных животных. Определение веса, размеров, возраста. Генетический материал. Пробы крови для определения групп (лабораторный анализ), электрофоретическое определение генетически детерминированных протеинов в молоке. Костный мозг для определения кариотипов. Органы размножения. Вторичные половые признаки. Вес яичников и матки, бластула, имплантация, рассасывание эмбрионов, размеры эмбрионов. Семенники, сперма в придатках, электроэякуляция, подвижность спермиев и фруктоза. Величина и активность молочных желез. Сочетание лактации с беременностью. Гипофиз и надпочечники для определения веса и гистологии. Вес печени и содержание гликогена. Условия существования и беременность. Рост и выживаемость плода. Витамины А и Е в печени. Этологические данные. Плотность популяции, поведение и сигналы репродуктивной активности. Межвидовые скрещивания. Контролирование численности путем истребления или стерилизации.

Изучение прирученных или одомашненных животных. Периодичность течки или гона. Реакции на продолжительность дня и условия кормления. Установление фотопериодического контроля течки у диких животных. Стимуляция овуляции, спаривание. Частота и продолжительность течки. Юношеское бесплодие. Задержка имплантации. Продолжительность и частота беременности. Сочетание лактации или беременности с линькой. Продукция молока (контрольное взвешивание, гормональные исследования). Состав молозива и молока на разных стадиях беременности. Выживаемость молодняка, причины смерти, нарастание веса и линейных размеров, состав тела. Возраст полового созревания и первая течка.

Специальные вопросы методики. Составление биологических таблиц для диких и домашних животных. Периодичность размножения, связанная с фотопериодизмом, цикличностью в питании или другими стимулирующими факторами (дожди и др.). Оценка репродуктивной деятельности по состоянию яичников, имплантации, рассасыванию эмбрионов; состоянию плаценты; развитию семенников, семенных пузырьков, электроэякуляции спермы, изменению температуры семенников. Лактация и беременность. Определение химического состава молока и молозива. Генетические маркеры. Антигены эритроцитов, протеины гемоглобина и плазмы, протеины молока, хромосомы. Рост. Пренатальный и постнатальный. Изучение с помощью X-лучей, ис-

следование химического состава тела. Эффект размеров. Сравнение плодовитости, лактации и роста у нескольких совместно обитающих видов животных. Сохранение в полевых условиях желез, эмбрионов, молока, крови.

СЕКЦИЯ Д. ЭПИЗОТОЛОГИЯ ЗАБОЛЕВАНИЙ ТРАВояДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Исследования различных проявлений болезней среди животных требуют специальных знаний. Агенты, ответственные за заболевания у диких и домашних животных, в основном тождественны. Заболевания, встречающиеся у домашних животных, изучаются уже в течение многих лет и результаты их хорошо документированы, чего нельзя сказать о диких животных. Кажется очень существенным, что относительно некоторых заболеваний до сих пор имеются разногласия. Исследования заболеваний диких или прирученных животных будут зависеть от ветеринарных специалистов.

К заболеваниям, которые передаются от животных человеку, следует относиться с необходимым вниманием. Все наблюдающиеся феномены следует тщательно регистрировать. Точная регистрация используется в изучении эпизоотий.

При изучении эпизоотологии заболеваний диких животных должны приниматься во внимание следующие специфические особенности:

1. Дикие животные являются субъектами бесконтрольных передвижений и поэтому имеют беспредельную возможность в распространении заболеваний в местах своего обитания.

2. В определенных условиях животные, невосприимчивые к отдельным заболеваниям, могут способствовать распространению этих болезней. Так, например, гриф, питавшийся трупами павших от сибирской язвы животных и регургитирующий (отрыгивающий) инфицированный материал, может распространять возбудителей в отдаленные местности.

3. Хищники обычно добывают животных, ослабленных заболеванием, т. е. они устраняют доказательство присутствия этого заболевания.

4. Дикие животные могут быть носителями агентов заболевания без проявления клинических признаков болезни. Классическим примером так называемого состояния носительства является инфекция у различных антилоп и лошадей трипанозомоза в Африке без видимого проявления этой инфекции. Однако они являются источниками, от которых *glossina* sp. может распространяться (переноситься) паразитом к домашним животным и вызывать смертельное заболевание. Следующим примером является способность бородавочника и африканского речного кабана к бессимптомному носительству вируса африканской лихорадки свиней.

5. Дикие животные проявляют значительно большую резистентность к некоторым заболеваниям, чем домашние, например, к анаплазмозу, хабезиозу и тейлериозу. Кроме факта, что такие заболевания встречаются в очень слабой форме, этот феномен представляет широкие возможности для селекции домашних животных, резистентных к заболеваниям.

Когда паразит контактирует с популяцией животных, возникает связь хозяин — паразит. Это состояние должно быть слабо сбалансировано и может быть нарушено в любую сторону внешними влияниями, например, факторами, вызывающими стресс у хозяина. Для того, чтобы изучить широкие вариации взаимоотношений хозяин — паразит, рекомендуются следующие методы, классифицированные по типу паразита:

- 1) бактериологический,
- 2) микологический,
- 3) вирусологический,
- 4) протозоологический,
- 5) энтомологический,
- 6) гельминтологический,
- 7) патологический.

Описание стандартной техники для проведения постмортальных исследований.