

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КАЗАНСКИЙ ФИЛИАЛ

ИЗВЕСТИЯ
КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
зоология

6



1958

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КАЗАНСКИЙ ФИЛИАЛ

ИЗВЕСТИЯ
КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
зоология

6

1958

Главный редактор академик А. Е. АРБУЗОВ.
Ответственный редактор В. А. ПОПОВ.

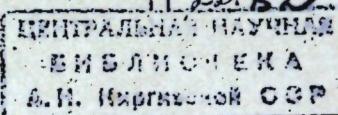
Борис Степанович Виноградов
(25 марта 1891 — 10 июля 1958)

Настоящий сборник Биологического института Казанского филиала Академии наук СССР посвящается светлой памяти дорогого Бориса Степановича Виноградова, одного из крупнейших териологов мира, много сделавшего для изучения фауны нашей Родины и в особенности грызунов. Борис Степанович был непревзойденным специалистом по этой большой и очень важной в хозяйственном отношении группе животных. «Определитель грызунов СССР», вышедший четвертым изданием в 1952 г., и монография по тушканчикам, несомненно, являются классическими работами, на которых будет учиться еще не одно поколение зоологов. Громадна заслуга Бориса Степановича в части введения в зоологические исследования морфологического анализа. Работы Бориса Степановича о механизме грызущего и жевательного аппаратов роющих грызунов и об остеологических особенностях прометеевой мыши, опубликованные в 1926 г., послужили важным стимулом для развития в нашей стране функциональной, экологической морфологии.

«...Стремление исследователя понять особенности организации близких форм животных в связи с особенностями условий их существования создает базу для выяснения родственных отношений между животными и изучения их эволюции» — писал несколько позднее Борис Степанович в своей основополагающей статье «К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих».

В кратком посвящении раскрыть всю научную ценность работ Бориса Степановича как ученого и человека не представляется никакой возможности и мы уверены, что в ближайшее время выйдет специальная книга, посвященная деятельности этого большого ученого.

Большинство авторов настоящего Сборника имели возможность пользоваться советами и указаниями Бориса Степановича и некоторое время работать под его непосредственным руководством и, посвятив свои скромные труды его памяти, постараются сделать все возможное, чтобы идеи дорогого учителя нашли свое дальнейшее развитие.



Печатается по постановлению редакционно-издательского Совета Казанского филиала Академии наук СССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий сборник является первым сборником зоологических работ Биологического института Казанского филиала Академии наук СССР. До настоящего времени зоологические работы печатались совместно с ботаническими, физиологическими, почвенными и микробиологическими, что усложняло распространение изданий и доступность их для специалистов зоологов. С другой стороны, редактирование сборника, содержащего статьи различного профиля, неизбежно вызывало те или другие затруднения. Эти обстоятельства, наряду с четко определившимся направлением исследований лаборатории зоологии и значительным количеством рукописей, получивших положительную оценку рецензентов профессоров Н. А. Васнецова, Н. К. Верещагина, Б. С. Виноградова, С. В. Жданова, Г. А. Новикова, Н. П. Попова, Б. К. Штегмана, С. А. Чернова, доцентов И. М. Олигер и К. И. Попова, позволили Биологическому институту КФАН СССР начать печатание зоологических работ отдельными выпусками.

При составлении сборника мы пытались отразить все основные направления исследований, ведущихся в лаборатории зоологии, и нам кажется, что это удалось осуществить, если не считать отсутствия в сборнике эколого-фаунистических работ по млекопитающим, которым в 1959 году будет посвящен отдельный том Трудов Биологического института.

Сборник открывается эколого-морфологическими очерками Т. М. Кулаевой, И. В. Назаровой и Р. А. Зацепиной, посвященными различным группам грызунов (роды Clethrionomys, Microtus, Apodemus). За последние годы мы возможно широко используем эколого-морфологический метод для уточнения адаптивных черт строения, выяснения межвидовых отношений среди генетически близких видов и для уточнения отдельных вопросов экологии. В развитии этого, весьма перспективного направления существенную помощь нам оказал проф. Б. С. Виноградов.

Работа Б. В. Некрасова по функционально-морфологическому анализу челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц Европейской части СССР, начатая под руководством А. И. Иванова и К. А. Юдина в стенах Зоологического института АН СССР, вполне вливается в русло эколого-морфологических работ лаборатории и еще раз прекрасно демонстрирует, насколько важны работы подобного рода для решения ряда экологических вопросов.

Статья Н. П. Воронова расширяет наши представления о роли роющей деятельности грызунов в жизни леса, в формировании лесных почв и в проникновении под древесный полог луговой растительности.

Результатом изучения некоторых черт экологии мышевидных грызунов путем меченья зверьков посвящена статья Ю. К. Попова. В этой статье сведены наблюдения за перемещением более 800 помеченных зверьков на постоянных площадках.

Публикацией очерка В. И. Гаранина и В. А. Попова по экологии грызунов Раньфского леса мы начинаем реализацию больших материалов по земноводным Волжско-Камского края, собираемых нами уже более 10 лет.

Две статьи сборника — И. В. Назаровой и Т. М. Кулаевой дают новые материалы о паразитарной фауне рыжих и серых полевок Татарской АССР и прилежащих участков и позволяют уточнить роль указанных выше грызунов в распространении трансмиссивных заболеваний. Выполнение этих работ оказалось возможным благодаря определению отдельных групп животных крупнейшими специалистами нашей Родины — Н. Г. Бригетовой, Д. И. Благовещенским, С. А. Высоцкой, М. Н. Дубининой, И. Я. Иоффе, А. Б. Ланге, Е. Ф. Сосиной.

Статья В. Б. Дубинина поднимает большой и принципиальный вопрос о происхождении и развитии типов жизненных циклов у иксодовых клещей и печатается в нашем сборнике как результат содружества с Зоологическим институтом АН СССР. Ряд материалов, используемых в этой работе, собраны сотрудниками лаборатории.

Представление о больших работах по изучению почвенной фауны Татарской АССР дают статьи М. М. Алейниковой и В. В. Изосимова по изучению размещения и экологии дождевых червей северо-восточной лесостепи и статья Н. М. Утробиной по фауне щелкунов поймы реки Камы.

Статьи Н. П. Воронова, Т. М. Кулаевой, И. В. Назаровой, Б. В. Некрасова и Н. М. Утробиной являются разделами диссертационных работ защищенных или подготовленных к защите за последние пять лет.

Работы по почвенной фауне ведутся под руководством М. М. Алейниковой, по наземным позвоночным животным под руководством В. А. Попова.

По поручению коллектива авторов сборника и от своего имени мне хочется выразить сердечную признательность всем товарищам, способствовавшим нашей работе своими советами, рецензиями и определениями отдельных групп животных.

Зав. лабораторией зоологии Биологического института Казанского филиала Академии наук СССР старший научный сотрудник.

В. А. ПОПОВ.

Т. М. КУЛАЕВА.

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ
РЫЖИХ ПОЛЕВОК

Знание сравнительной анатомии грызунов имеет большое значение в деле решения ряда вопросов как теоретических, так и практических. Изучая морфологию животных и сопоставляя особенности отдельных видов с особенностями среды обитания, возможно проследить пути эволюции организма и указать причины возникновения тех или иных адаптаций.

Несмотря на большой интерес к изучению грызунов, обусловленный их большим значением, вопросы морфологии этой группы животных остаются все еще слабо изученными. Последнее побуждает нас опубликовать имеющиеся в нашем распоряжении материалы по экологической морфологии рода *Clethrionomys*.

Прежде чем перейти к анализу морфологических особенностей рыжих полевок, необходимо отметить, что в данном случае мы имеем дело с очень близкими, как генетически, так и морфологически видами, что представляет, безусловно, значительные трудности при сравнении отдельных органов.

Несмотря на то, что рыжие полевки широко распространены и неоднократно являлись объектом изучения многих исследователей, до сих пор нет достаточно точных сведений об экологии некоторых видов.

Волосяной покров. До настоящего времени изучение качества волосистого покрова и изменения его по сезонам проводилось почти исключительно у промысловых видов зверей. В отношении непромысловых видов этот вопрос почти еще не затронут исследованиями. Мы можем назвать только несколько работ, где имеются материалы по линьке мелких грызунов (Слангенберг, 1930; В. Попов и Миронов, 1949; Моор (E. Moer, 1950).

У рыжих полевок так же, как и у других грызунов, хорошо различаются пять категорий волос: вибриссы, направляющие, остьевые, промежуточные и пуховые.

Вибриссы у рыжих полевок достигают 38 мм длины и расположены пучком только на конце морды. В то же время известно, что у целого ряда животных — тушканчиков, белок, сонь, сурков и др. грызунов (Огинев, 1938—1951; В. Попов, *in litt*) — вибриссы имеются также на передних и задних конечностях, на туловище и других частях тела. Несомненно, что вибриссы в какой-то мере помогают зверькам при передвижении и отыскании корма. Наибольшая длина вибрисс у рыжей и тяньшанской полевок — основных семеноедов из рода *Clethrionomys*.

Форма и размеры остальных четырех типов волос у разных видов несколько отличаются, но отличия эти недостаточно существенны для диагностики видов.

Таблица 3.

Размеры хвоста у различных видов рыжих полевок.

| | Длина хвоста | | Количество позвонков |
|----------------------|--------------|------------------|----------------------|
| | в м.м. | в % к длине тела | |
| Рыжая полевка | 38,9 | 42,3 | 15 (редко 16) |
| Красная полевка | 31,9 | 30,7 | 12—13 |
| Тяньшанская полевка | 43,8 | 47,5 | 15 |
| Красно-серая полевка | 34,6 | 31,6 | 11—13 (редко 14) |

Конечности. Степень развития подушечек на передних и задних лапках у различных видов рыжих полевок не одинакова (рис. 1). Наибольшего развития достигают они на передних лапках рыжей европейской и красной полевок.

Если принять во внимание, что расположение подушечек на лапках характеризует приспособление вида к лазанию, о чем пишет Никольская (1954), то рыжую полевку мы должны считать наиболее приспособленной из рода *Clethrionomys* к лазанию.

В литературе есть указания, что рыжие полевки лазят по кустам и стволам в поисках коры (Формозов, 1948; Новиков, Семенов-Тяншинский и Насимович, 1948; Моор, 1950 и некоторые другие). В период половодья мы неоднократно находили рыжих полевок на полузатопленных деревьях (Попов и др., 1954), о чем пишет также Адольф (1952).

Более слабо развиты подушечки на передних лапках у тяньшанской и красно-серой рыжей европейской, скажем, полевок. Кошкина (1953) считает, что красно-серая полевка не способна лазить, как это наблюдается у рыжей европейской и красной полевок.

Ни каких данных о лазании тяньшанских полевок мы не имеем.

Характер устройства когтей у различных видов рыжих полевок в некоторой степени также подтверждает сказанное выше. У рыжих европейских полевок когти на передних лапках более острые и изогнутые.

Рассматривая особенности строения конечностей рыжих полевок, мы можем отметить различную приспособленность их к роющему образу жизни. Так, у красно-серых полевок когти передних лапок более уплощены и шире, чем у других полевок. Кроме того, у некоторых видов наблюдается так называемое орогование и разрастание задней фибринной мозоли. Такое разрастание Огнев (1947) считает приспособлением для отбрасывания земли. Однако, это положение критикует Гамбарян (1953).

Мы считаем, что отрицать значение задней мозоли при рытье у рыжих полевок нельзя. Раскапывание производится пальцами, снабженными когтями, причем зверьки отодвигают частицы земли и низбежно задевают или опираются кистью в области задней мозоли, что и вызывает

Таблица 1.

Длина вибрисс у рыжих полевок

| Виды полевок | Длина в м.м. | Относительная длина вибрисс в % к длине тела |
|---|------------------|--|
| Рыжая полевка <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb. | 30,8 (28,5—32,5) | 29,8 |
| Красная полевка <i>Clethrionomys rutilus</i> Pall. | 30,2 (20,0—32,5) | 28,8 |
| Тяньшанская полевка <i>Clethrionomys frater</i> Thos. | 31,5 (29,0—34,5) | 29,3 |
| Красно-серая полевка <i>Clethrionomys rufocanus</i> Sund. | 33,7 (30,5—37,5) | 28,0 |

Подсчет различного типа волос, произведенный нами для рыжих и красных полевок, показывает, что направляющие волосы наиболее обычны на спинной стороне зверька, где на их долю приходится от 1,4—4,1% от общего количества волос. На боках же количество их уменьшается, а на морде вновь возрастает. На брюшке сохраняются только остьевые, промежуточные и пуховые волосы. Возможно, что направляющие волосы, скопляясь в значительных количествах на конце морды вокруг вибрисс, как более грубые, имеют некоторое защитное значение при движении зверька как по поверхности почвы, так и в лесной подстилке.

При сезонной линьке шерстного покрова меняется численность волос, а также и соотношение различных групп волос. Если в середине июля на 0,1 кв. см шкурки рыжей полевки в области огузка насчитывалось около 700 волос, то в конце января численность их возрастает более чем в 3 раза. Наиболее сильно зимой возрастает количество пуховых волос.

Высота водосяного покрова в различных участках тела не одинакова (табл. 2). Наиболее длинные волосы покрывают спину, особенно в области огузка. На боках они несколько поникаются, на брюшке же становятся самыми короткими.

Таблица 2.

Длина водосяного покрова у рыжих полевок в летний период (в % к длине тела)

| Темя | За- гри- вок | Сере- дина спины | Огу- зок | Грудь | Брюш- ко | Пах | Бок | | |
|----------------------------|--------------------|------------------------|-------------|-------|-------------|-----|--------------------|-------------------|------|
| | | | | | | | (верхняя часть) | (нижняя часть) | |
| Рыжая полевка . . . | 6,8 | 9,2 | 10,3 | 11,9 | 5,3 | 6,3 | 5,8 | 11,4 | 9,3 |
| Красная полевка . . . | 7,2 | 9,4 | 11,4 | 12,4 | 5,9 | 5,6 | 4,9 | 10,3 | 6,9 |
| Тяньшанская полевка . . . | 7,8 | 11,7 | 13,5 | 15,1 | 7,4 | 6,5 | 6,4 | 11,7 | 11,3 |
| Красно-серая полевка . . . | 8,0 | 10,6 | 12,3 | 13,5 | 5,7 | 6,2 | 5,2 | 11,6 | 10,5 |

Наблюдается также различие в относительной длине волоса в шкурках разных видов полевок. Европейская рыжая полевка, заходящая далее других на юг, является самой короткошерстной. Наиболее длинные волосы у тяньшанской полевки, обитающей в высокогорных участках с резкими колебаниями температуры.

Хвост. По размерам хвоста рыжих полевок можно разделить на две группы:

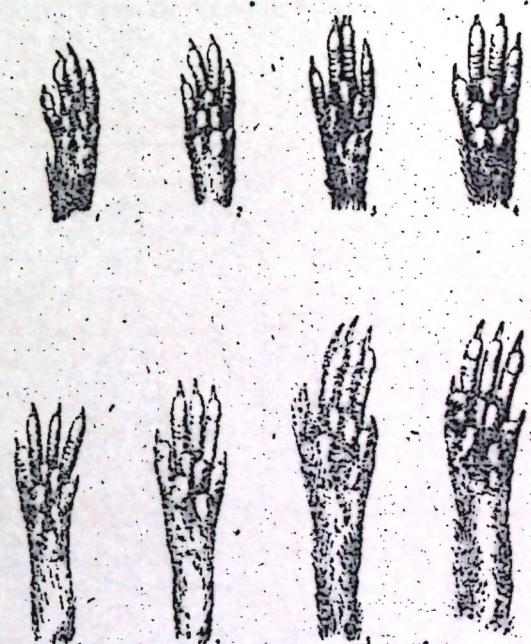
1) длиннохвостые (хвост достигает 1/2 длины тела);

2) короткохвостые (длина хвоста не превышает 1/3 длины тела).

К первой группе относятся европейская рыжая и тяньшанская полевки. Ко второй группе—красная и красно-серая полевки—обитатели таежных лесов.

Просмотр скелетов рыжих полевок показал, что соответственно изменению длины хвоста изменяется и количество позвонков (табл. 3).

Можно также отметить некоторое укорочение и утолщение позвонков хвостового отдела у красной и красно-серой полевок.



ее развитие у более роющих видов. В отбрасывании земли участвует вся поверхность кисти, снабженная по краям более или менее плотной щеткой волос.

При сравнении подушечек пальцев рыжих полевок оказывается, что у рыжей европейской, тяньшанской и красно-серой полевок они развиты слабее, что может также служить некоторым подтверждением их большей роющей деятельности, по сравнению с красной полевкой.

В качестве показателя роющей деятельности рыжих полевок мы берем также степень развития локтевого отростка, который наиболее длинный у красно-серой и тяньшанской полевок (табл. 4 и рис. 2), что особенно характерно для землероев (Мюллер (C. Müller, 1952/53); Гамбарян, 1953; Никольская, 1954; Зацепина, 1955).

Таблица 4.

Относительные размеры локтевого отростка рыжих полевок в % от длины локтевой кости.

| | Локтевой отросток |
|----------------------|-------------------|
| Рыжая полевка | 12,4 |
| Красная полевка | 11,1 |
| Тяньшанская полевка | 13,1 |
| Красно-серая полевка | 13,9 |

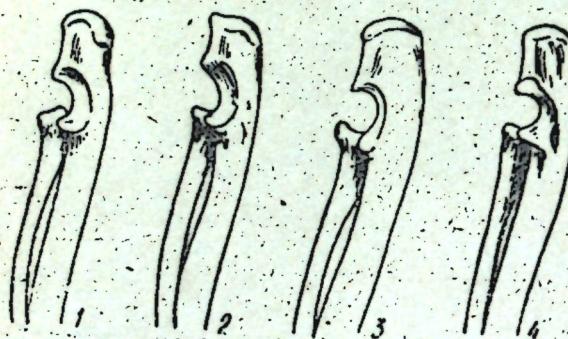


Рис. 2. Локтевой отросток полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — тяньшанской, 4 — красно-серой.

Сравнение формы и размеров костей плеча, предплечья, бедра и голени различных видов рыжих полевок показало, что изменения в форме костей имеют место в передних конечностях, главным образом в предплечье, в степени развития локтевого отростка, о чем было уже сказано выше. Задние

конечности оказались менее специализированными, и все четыре вида рыжих полевок имеют очень

много общего в форме и размерах бедра и голени. Только у тяньшанской полевки заметно более слабое развитие *crista glutea* у *os femur* по сравнению с другими видами рыжих полевок, а у красно-серой несколько более развита шейка бедра (рис. 3). Последнее особенно хорошо заметно при сравнении бедра красно-серой полевки с бедром рыжей полевки. Утверждение Никольской (1954) о том, что более короткая шейка бедра характерна для лазающих видов не является точным для всех видов. Так, например, у белок шейка бедра длиннее, чем у крапчатого и рыжеватого сусликов.

Лопатки. Отметить какие-либо резкие различия в форме лопаток у разных видов рыжих полевок нам не удалось (рис. 4). Однако, относительные размеры их у разных видов не одинаковы (табл. 5): у красно-серой и тяньшанской полевок они несколько длиннее и более узкие, что видимо, связано с большей приспособленностью видов к роющей деятельности.

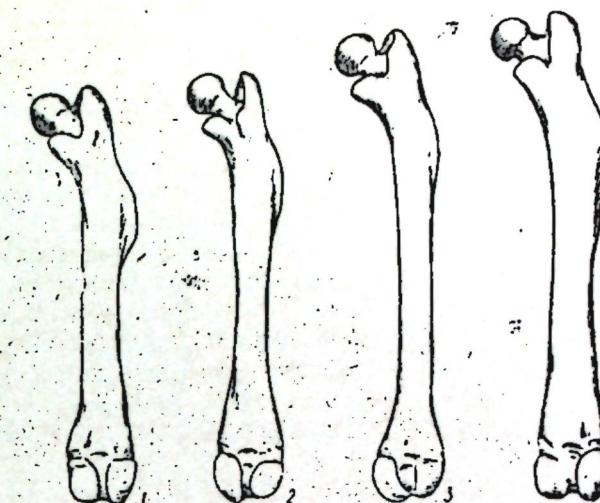


Рис. 3. Бедро полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — тяньшанской, 4 — красно-серой.



Рис. 4. Лопатки полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — тяньшанской, 4 — красно-серой.

Относительные размеры лопаток у рыжих полевок.

Таблица 5.

| | Длина лопатки | | Ширина лопатки | |
|----------------------|------------------|---------------------------------|------------------|---------------------------------|
| | абсол. в м.м. | относи- тельная ¹ | абсол. в м.м. | относи- тельная ² |
| Рыжая полевая | 11,3 | 88,3 | 6,9 | 61,6 |
| Красная полевка | 12,3 | 89,8 | 6,8 | 55,3 |
| Тяньшанская полевка | 12,6 | 90,0 | 7,3 | 57,1 |
| Красно-серая полевка | 13,8 | 91,4 | 7,6 | 55,7 |

Некоторые изменения формы лопаток у рыжих полевок наблюдаются и с возрастом. Так, спинной край лопатки (*margo vertebralis*) у взрослых зверьков значительно скослен по отношению к оси лопатки, и боковые стороны имеют разную длину (рис. 5). Вся лопатка, как указывалось выше, напоминает форму неправильной формы треугольника. У молодых зверьков этот край ее относительно прямой, а боковые стороны почти равны, и

¹ Длина лопатки сравнивается с длиной плеча.

² Ширина лопатки высчитывается по отношению к ее длине.

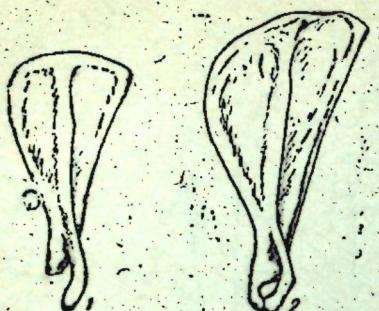


Рис. 5. Возрастные изменения лопаток рыжей европейской полевки: 1 — молодой, 2 — взрослой.

1951), Беккер (K. Becker, 1954). Рыжие полевки в этом отношении не являются исключением.

На рис. 6 и 7 приведены тазовые кости самок и самцов разных видов рода *Clethrionomys*. Основное отличие заключается в форме и размерах внешнего угла, образованного os pubis и os ischium: у самок всех четырех видов он более острый. На других костях мы не обнаружили каких-либо четких отличий, позволяющих диагностировать пол животного.

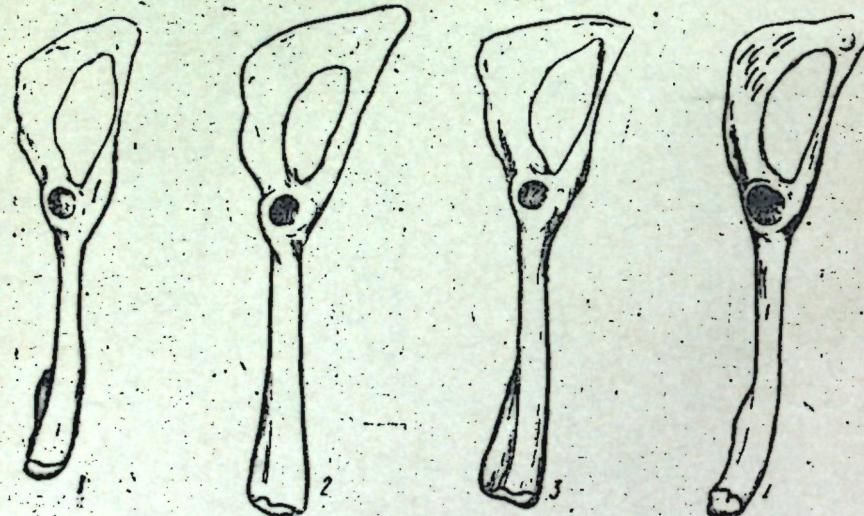


Рис. 6. Тазовые кости самок полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — тяньшанской, 4 — красно-серой.

Никольская (1954) указывает на различие в расположении тазовых костей по отношению к позвоночнику у бегающих и лазающих куньих (Mustelidae). Подобное отклонение заднего края тазовых костей от позвоночника наблюдается у белок (*Sciurus vulgaris*, *Sciurus persicus*). Используя этот признак в исследовании рыжих полевок с целью выяснения степени участия отдельных видов их в лазании, мы пришли к выводу, что собственно лазание, как способ передвижения у рыжих полевок является не настолько обычным, чтобы повлечь за собой значительные изменения в расположении тазовых костей. Тазовые кости у всех видов рыжих полевок расположены одинаково: верхний край pars ischiadica и наружный конец pars iliaca лежит на уровне позвоночника.

Из всего вышеизложенного можно сделать вывод, что роющая деятельность в процессе формирования адаптивных признаков у различных видов рыжих полевок является более действующим фактором, чем другие формы движения.

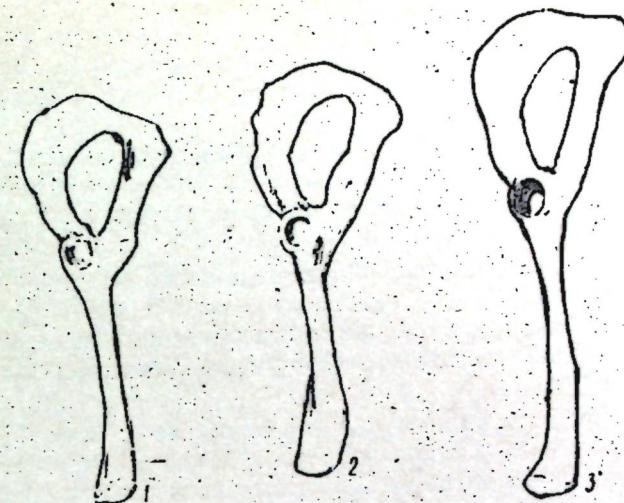


Рис. 7. Тазовые кости самцов полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — красно-серой.

Очень разнообразны и многочисленны возрастные изменения, отражающиеся как на форме, так и на относительных размерах костей, что необходимо иметь в виду при сравнительно-анатомическом анализе. Принимая во внимание все это, мы использовали в основном только скелеты взрослых самцов и лишь в качестве сравнимого материала, брали скелеты самок.

Нижние челюсти. Попытка найти веские отличия в нижних челюстях рыжих полевок имеет весьма большое значение для диагностики костных остатков из погадок хищных птиц — как современных, так и ископаемых, так как наиболее часто и в довольно хорошем состоянии сохраняются именно нижние челюсти грызунов (Пидопличко, 1937; Кулакова, 1949; Громов, 1957).

Отличия в нижних челюстях различных видов рыжих полевок весьма незначительны. Особенно большие трудности возникают при определении чрезвычайно похожих по форме костей черепа рыжей европейской и красной полевок, обитающих в одних и тех же районах и заселяющих недалеко один от другого биотопы.

Останавливаясь на особенностях строения челюстей этих полевок, мы должны прежде всего сказать, что Громов (1957) уже сделал попытку найти критерии для определения рыжих и красных полевок по нижним челюстям при анализе косточек из погадок хищных птиц, относящихся

Таблица 6.

Размеры межглазничного промежутка и сколовой ширины у рыжих полевок

| | Ширина межглазничного промежутка | | Сколовая ширина | |
|----------------------|----------------------------------|----------------------------|-------------------|----------------------------|
| | абсолютная в м.м. | относительная ¹ | абсолютная в м.м. | относительная ² |
| Рыжая полевка | 3,9 | 5,9 | 12,9 | 3,31 |
| Красная полевка | 3,9 | 5,7 | 12,8 | 3,28 |
| Тяньшанская полевка | 3,9 | 6,0 | 12,5 | 3,20 |
| Красно-серая полевка | 3,9 | 6,4 | 14,2 | 3,64 |

¹ Отношение кондилобазальной длины черепа к межглазничному промежутку.

² Отношение сколовой ширины к ширине межглазничного промежутка.

к плейстоцену. Громов считает, что челюсти этих видов отличаются только длине диастемы и длине радиуса кривизны резцов.

К аналогичным результатам пришли и мы при обработке материалов из Татарской АССР.

При внимательном осмотре челюстей рыжей и красной полевок челюсть последней кажется чуть уже, а резец более пологим. *Prosciurus angularis* у старых экземпляров красных полевок, по сравнению, с рыжими, несколько выгнут наружу (рис. 8).

Постоянное пережевывание значительного количества травянистой пищи привело к развитию и укреплению челюстей, что особенно заметно у красно-серой полевки, поедающей более объемные корма. Челюсти ее, по сравнению с челюстями других видов рода *Clethionomys* широки и массивны.

Некоторое представление о степени развития жевательной мускулатуры у разных видов рыжих полевок дает приводимая выше таблица 6, где даны относительные размеры межглазничного промежутка и скапуловой ширины. Чем меньше межглазничный промежуток, тем больше как правило, развита жевательная мускулатура.

Органы пищеварения. Прежде чем говорить об особенностях строения органов пищеварения, остановимся в нескольких словах на основных кормах рыжих полевок.

Европейская рыжая полевка, в основном, является зерноядным зверьком (Н. Наумов, 1948; Формозов, 1948; Кошкина, 1953), и лишь в весенний и летний периоды, до созревания семян, зеленые корма составляют в ее рационе существенную часть.

Красная полевка, почти наравне с европейской рыжей полевкой, поедает семена древесных, кустарниковых и травянистых растений. Немалое значение в питании красных полевок имеют грибы и лишайники (Юргенсон, 1938; Формозов, 1948; Кошкина, 1953). У красно-серой полевки зеленые корма занимают большую долю в кормовом рационе (Некипелов, 1941; Кошкина, 1957). Вопрос о питании тяньшанской полевки до настоящего времени остается еще невыясненным. В литературе мы встречаем указание на то, что эта полевка в летнее время питается травянистой зеленою растительностью (Гвоздев, Зверев, 1947; Кузнецова, 1948).

Используя данные ряда исследователей — Свириденко (1940), Троицкой (1941), Некипелова (1941), Наумова (1948), Кошкиной (1953) и свои материалы, мы составили таблицу, дающую примерное представление о соотношении основных групп кормов в рационе трех видов полевок (таб. 7).

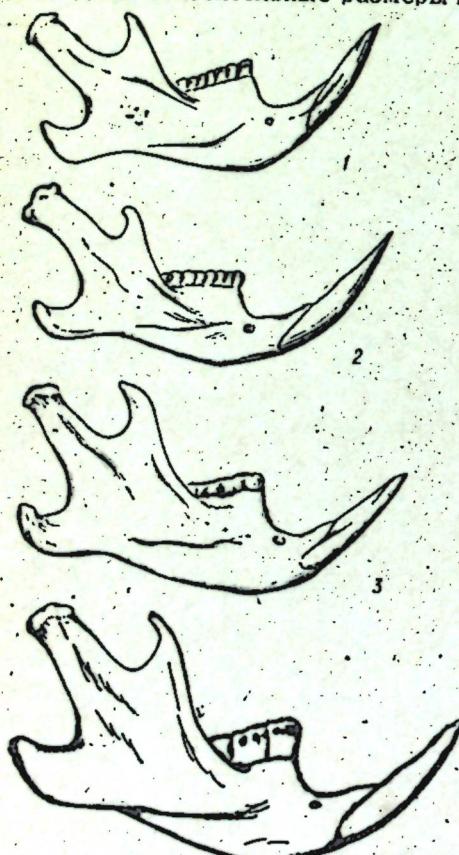


Рис. 8. Нижние челюсти полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — тяньшанской, 4 — красно-серой.

Основные группы кормов рыжих полевок (в стреч)

| | Рыжая полевка | Красная полевка | Красно-серая полевка |
|--|---------------|-----------------|----------------------|
| 1. Семена лещиной, кедра, ели, дуба, липы, вяза. | 60 | 30 | 30 |
| 2. Лишайники | 60 | 65 | 5 |
| 3. Зеленые части растений | 45 | 13 | 75 |
| 4. Ягоды | 10 | 15 | 25 |
| 5. Животные корма | 8 | 35 | 13 |

Как видно из таблицы, более твердые корма в виде семян и орехов, а также лишайники встречаются преимущественно у красных и рыжих полевок. Кроме того, для красной полевки особенно характерно поедание животной пищи — улиток, червей, гусениц.

Зубной ряд красной полевки по относительным размерам является самым коротким (табл. 8). Форма зубов, характер очертания петел достаточно четко отличают этих зверьков от других видов рыжих полевок (рис. 10). Петли верхнего ряда зубов кажутся более сплюснутыми в продольном направлении, просветы петел сжаты, а линия изгиба эмалевого края идет почти поперек ряда.

Таблица 8.

Размеры верхнего зубного ряда рыжих полевок

| | Средние размеры верхнего зубного ряда в мм | Отношение длины верхнего зубного ряда | |
|----------------------|--|---------------------------------------|------------|
| | | к кондилобазальной длине черепа | к диастеме |
| Рыжая полевка | 5,2 | 0,23 | 0,77 |
| Красная полевка | 4,8 | 0,21 | 0,68 |
| Тяньшанская полевка | 5,5 | 0,23 | 0,79 |
| Красно-серая полевка | 6,2 | 0,24 | 0,88 |

Подобное строение зубов красных полевок вполне согласуется с характером пищи, где значительную долю составляют семена, особенно сосны, ели, кедра. Добывая последние, зверькам нередко приходится отрывать чешуйки шишек или твердую скорлупу, вылущивать оттуда семена, причем, в противоположность мышам, более специализированным семеноедам, полевки производят этот процесс очень неаккуратно, мельчат твердую кожицу, которая вместе со всей массой пищи попадает на жевательную поверхность коренных зубов. Значительный процент в питании красных полевок занимают также грубые лишайники, которые иногда поедаются зверьками более охотно, чем прочие корма.

Мягкие зеленые травянистые части растений, ягоды и грибы свойственны рациону, главным образом, красно-серых полевок. Объем поедаемой ими пищи в течение суток значительно больше, чем у рыжих и красных полевок. Так, красно-серая полевка весом в 40 г, как наблюдала Кошкина (1953), поедает за сутки до 35 г корма, т. е. до 87% от веса ее тела.

Относительный размер верхнего зубного ряда у красно-серой полевки самый большой среди всех рыжих полевок и превышает даже соответствующую длину у обыкновенной полевки. Употребление более мягких травянистых кормов отразилось на развитии корней, которые у красно-серых полевок, как пишет Т. В. Кошкина, развиваются значительно позднее и медленнее, намечаются примерно в возрасте 6 месяцев, в то время как у рыжих и красных полевок они появляются с 2—2,5 месяцев.

Содержание рыжих европейских полевок в клетках показывает, что один зверек поедает за сутки количество корма, равное 50—60% веса тела. Опыты Троицкой (1941) и Наумова (1948) дают близкие цифры.

Размеры зубного ряда рыжей полевки очень близки к таковым тяньшанской полевки и занимают, в свою очередь, промежуточное положение между красными и красно-серыми полевками (табл. 8). Петли зубов рыжих полевок, по сравнению с красными, менее сжаты, край первой петли выдается вперед, как у красно-серой полевки, чем отличаются от красной, у которой первые петли, как и последующие, значительно уплощены (рис. 9).

Меньший объем поедаемой рыжей полевкой пищи по сравнению с серой, а также увеличение в рационе твердых кормов повлекло за собой уменьшение длины зубного ряда. Это еще более заметно у красной полевки, у которой зубной ряд самый короткий; а эмалевые края сдвинуты плотнее, чем у других видов.

Из сказанного выше видно, что увеличение в рационе рыжих полевок зеленых кормов ведет к удлинению зубного ряда, к увеличению жевательной поверхности зубов.

Одновременно с этим наблюдается изменение относительных размеров диастемы, которая, напротив, более развита у зверьков, поедающих твердые семенные корма (табл. 9.). Подобное изменение диастемы в связи с поеданием твердой пищи у грызунов отмечал Виноградов (1926), Верещагин (1939), Мюллер (1952/53).

Таблица 9.

Длина диастемы полевок

| | Длина диастемы | |
|----------------------|------------------------|---------------------------------|
| | абсолют- ная в м.м. | относи- тельная ¹ |
| Рыжая полевка | 6,7 | 29,1 |
| Красная полевка | 7,0 | 31,3 |
| Тяньшанская полевка | 6,9 | 29,3 |
| Красно-серая полевка | 7,0 | 27,8 |

Желудок. Желудок рыжих полевок, как и у большинства других грызунов, состоит из 2-х отделов (рис. 13). Строение стенок этих отделов различно. Передний, кардиальный, состоит из тонких и эластичных тканей, способных весьма сильно растягиваться. Задний же отдел желудка, пилорический, при наличии упругих, плотных стенок более или менее постоянен в размерах.

Гистологический анализ стенок желудка рыжей полевки, проведенный Величко, (1939), показал, что передний отдел его совершенно лишен пищеварительных желез, последние сосредоточены лишь в заднем отделе желудка. Передний отдел желудка выполняет, таким образом, как бы роль резервуара. Переваривание на-

Рис. 9. Верхние коренные зубы рыжих европейских полевок.

¹ В процентах к кондилобазальной длине черепа.

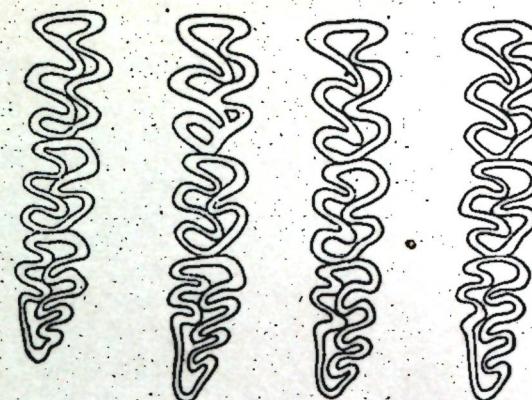


Рис. 10. Верхние коренные зубы красных полевок.

чинается, в основном, в пилорическом отделе, где при вскрытии мы всегда находим пищу, уже утратившую свою первоначальную окраску под действием пищеварительных соков. В связи с этим мы считаем нужным обратить внимание исследователей на то, что для изучения питания по окраске содержимого желудка надо просматривать только содержимое кардиальной части желудка, где корма имеют еще свой первоначальный цвет и почти не подвергаются действию желудочного сока.

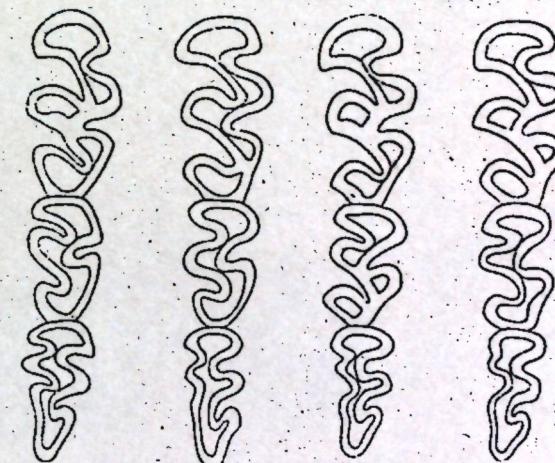


Рис. 11. Верхние коренные зубы тяньшанских полевок.

Осмотр серии желудков показывает различие в форме и относительных размерах их отделов у разных видов рыжих полевок, что, безусловно, является следствием различия в их питании. Более крупным и мешкообразным по форме является желудок красно-серых полевок (рис. 14). Граница между отделами выражена слабо, и только по мере насыщения животного желудок начинает расправляться, и границы его между кардиальным и пилорическим отделами видны хорошо. Сильно наполненная кардиальная часть желудка красно-серых полевок значительно растягивается и принимает овальную или слегка изогнуто-грушевидную форму. Желудок красно-серых полевок приближается по форме к желудку полевки обыкновенной (*Microtus arvalis*), в питании которой зеленые корма составляют основу.

Значительно отличаются по форме желудки европейских рыжих и красных полевок. Кардиальная часть их у голодных зверьков несколько вытянута. Относительные размеры пилорического отдела их меньше, чем

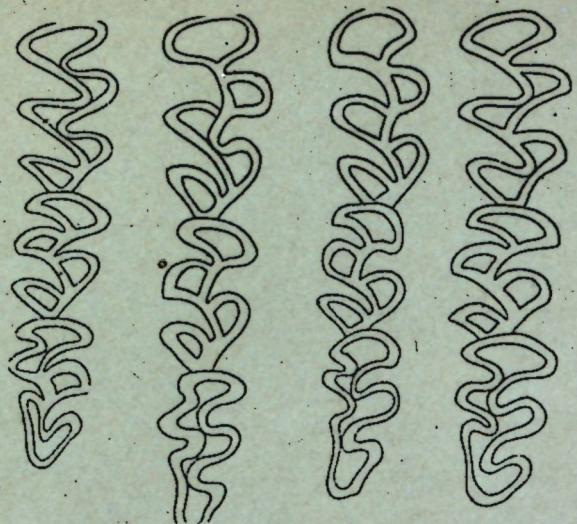


Рис. 12. Верхние коренные зубы красно-серых полевок.

у красно-серых полевок. Граница между отделами — суженная часть желудка — уже, чем у красно-серой полевки, и хорошо заметна как у сытого, так и у голодного зверька. Кардиальная часть его, по мере насыщения зверька, значительно вытягивается в большой, овальной формы мешок, превышающий по размерам пилорический в 4—5 раз, в то время как у красно-серой полевки соотношение этих отделов при наполнении выражается примерно отношением 1 : 3, у обыкновенной полевки — 1 : 2.

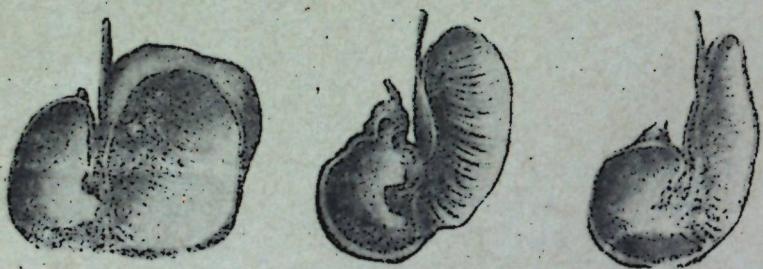


Рис. 13. Вскрытые желудки полевок: 1 — обыкновенной, 2 — рыжей европейской, 3 — красной.

Как видно на рисунке, кардиальный отдел желудка полевок — зеленоедов при сильном наполнении пищей значительно больше растягивается в ширину, чем у семеноедов — рыжей и красной полевок, у которых он сильно вытягивается в длину. Пилорический отдел у зеленоедов, вследствие поступления обильной пищи большими порциями, также сильнее растянут, чем у семеноедов. Желудок тианьшанских полевок по форме близок к желудку семеноедов. По соотношению его отделов, а также и по форме в наполненном состоянии его можно расположить между желудками рыжей и красной полевок, что дает возможность считать тианьшансскую полевку, наравне с двумя названными выше видами, семеноедом.

Взвешивание содержимого желудков полевок показало, что рыжая европейская полевка может поедать одновременно до 5, а в некоторых случаях даже до 6 г корма. Максимальный вес содержимого желудка и кишечника, полученный при вскрытии тушек, оказался равным 8,3 г, что составляет почти 26% веса туши. Последнее особенно важно учитывать при анатомировании животных и вычислении весовых индексов органов.

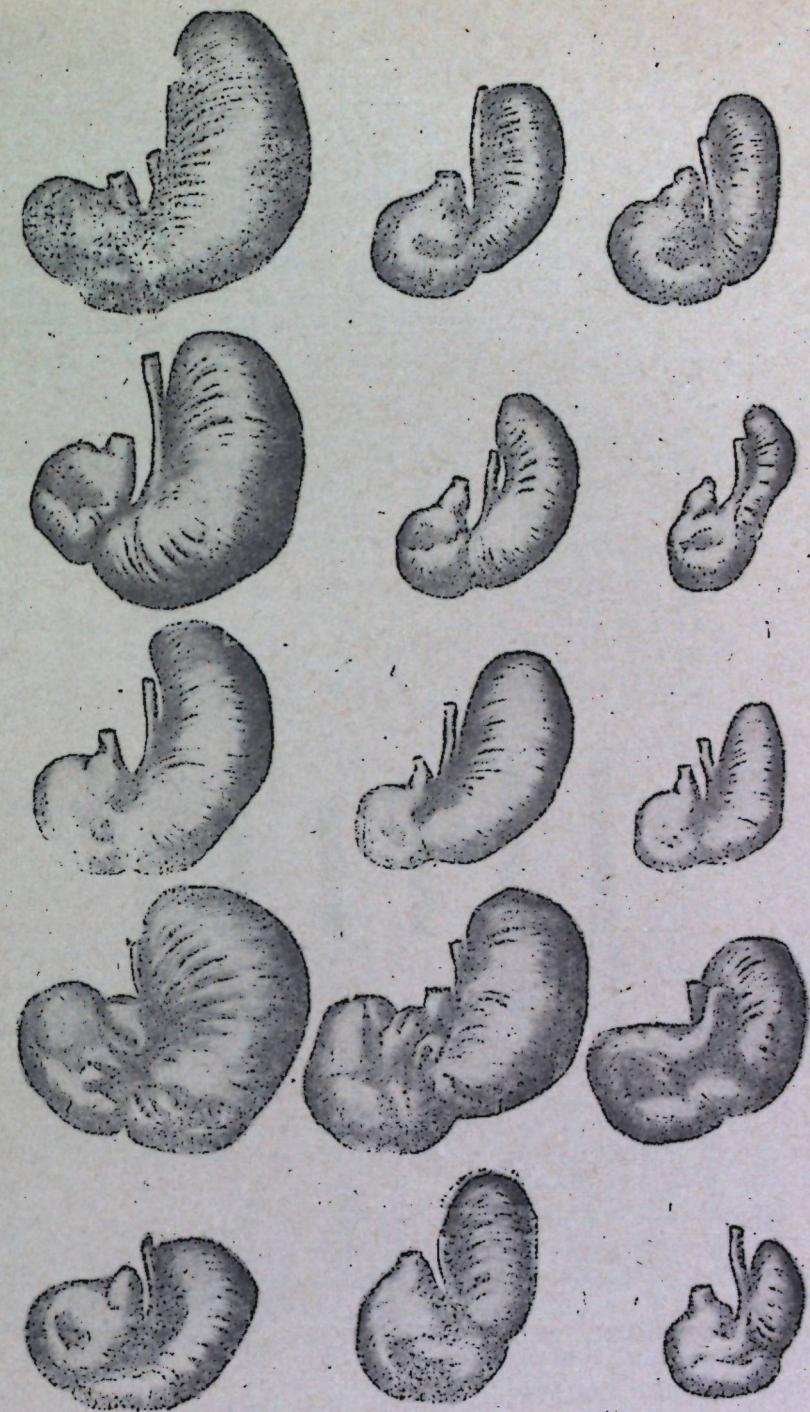


Рис. 14. Желудки полевок различной степени наполненности: I — рыжей европейской, II — красной, III — тианьшанской, IV — красно-серой, V — обыкновенной.

Кишечник. По данным Н. Наумова (1948), общая длина кишечника европейской рыжей полевки превосходит длину тела в 9,5 раз. По нашим данным максимальные размеры кишечника¹ рыжей полевки превышают в 8,5 крат длину тела (среднее — 6,5).

¹ Мы имеем в виду общую длину кишечника, за которую принимали сумму размеров длины тонкой, толстой и слепой кишечек, без слепого отростка.

Кишечник рыжих полевок имеет все основные отделы: тонкую кишку, толстую, слепую и слепой отросток. Интенсивность развития того или другого из этих отделов является прекрасным показателем состава пищи грызуна. Это особенно заметно при сравнении кишечника рыжих полевок с кишечником желтогорлых и лесных мышей и серых полевок (рис. 15). У семеноедов, каковыми являются рыжие полевки, лесные и желтогорлые мыши, наблюдается значительное удлинение тонких кишок. На долю последних здесь приходится примерно 60—70 %. У серых же полевок, питающихся в основном зелеными травянистыми частями растений, тонкие и толстые кишки почти одинаковой длины. У разных видов рыжих полевок также наблюдается различие в соотношении размеров отделов кишечника.

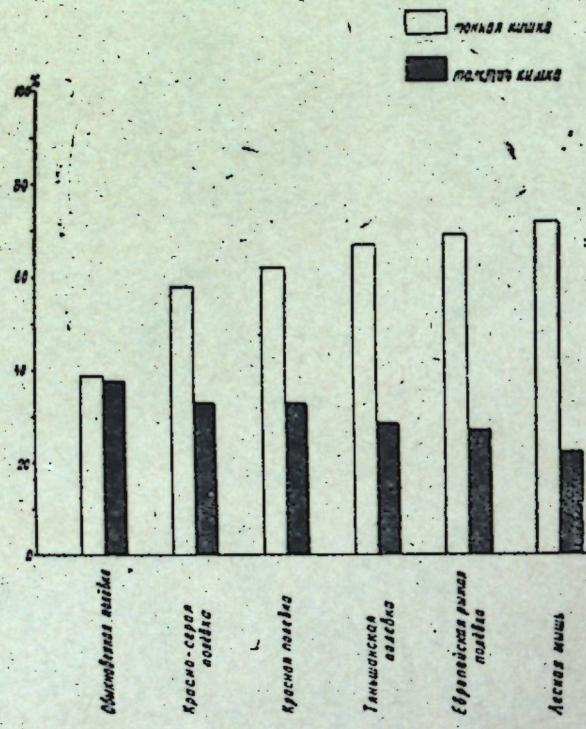


Рис. 15. Относительные размеры тонких и толстых кишок полевок и мышей (в % к общей длине кишечника).

Тонкие кишки у рыжих полевок в среднем занимают около 63 % общей длины кишечника. Однако наибольшей длины они достигают у европейской рыжей полевки, наиболее зерноядного зверька (68,3 %). Очень незначительно уступает в относительном размере тонких кишок европейской рыжей полевки тяньшанская полевка (66,8 %), что лишний раз говорит о сходстве питания этих двух видов.

Красная полевка занимает промежуточное место между европейской рыжей и тяньшанской полевками, с одной стороны, и красно-серой — с другой. Использование лишайников и грибов наряду с семенными кормами, возможно, оказало некоторое влияние на относительно слабое развитие тонкой кишки.

Наиболее короткий отдел тонких кишок наблюдается у красно-серых полевок, потребляющих в основном зеленые части растений и ягоды.

Кроме длины кишечника, существенное значение имеет всасывательная площадь его отделов. Если обилие зерновых кормов вело к удлинению кишечника, то питание зелеными вегетативными частями растений оказывается также на увеличении ширины кишок. Кишечник у красно-се-

рой полевки имеет максимальную ширину — 5,8 мм, тогда как у рыжей полевки не превышает 3,8 мм. Здесь мы наблюдаем обратную зависимость между составом кормов и шириной кишечника. Рыжая европейская полевка, поглощающая более концентрированные зерновые корма, имеет тонкие кишки большей длины, но относительно меньшей ширины, в результате чего площадь стенок их значительно меньше, чем у красно-серой полевки, поедающей в основном зеленые корма и имеющей самый короткий, но широкий кишечник (табл. 10). Длина и площадь всасывающей поверхности кишечника тяньшанской и рыжей европейской полевок почти одинаковы, что позволяет нам считать тяньшанскую полевку таким же семеноедом, как и рыжая европейская полевка. Самую большую площадь тонкие кишки имеют у красно-серой полевки.

Таблица 10.

Площадь стенок тонких кишок и слепого отростка рыжих полевок

| | Площадь тонких кишок в м.м. | Отношение площади кишок к длине тела | Площадь слепого отростка в м.м. | Отношение площади слепого отростка к длине тела |
|----------------------|-----------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|---|
| Рыжая полевка | 3110 | 3,2 | 188 | 0,19 |
| Красная полевка | 4452 | 4,3 | 171 | 0,17 |
| Тяньшанская полевка | 2952 | 3,1 | 213 | 0,22 |
| Красно-серая полевка | 2756 | 4,2 | 332 | 0,28 |

Разница в длине толстых кишок среди отдельных видов рыжих полевок незначительная. Однако, и здесь наблюдается соответствие размеров с количеством потребляемых зеленых кормов. Наиболее длинные толстые кишки у красно-серой полевки. Самая же короткая кишка у европейской рыжей и у тяньшанской полевок. Ширина толстых кишок рыжих полевок всегда превосходит ширину тонких кишок примерно в 1,5 раза.

Слепые отростки разных видов рыжих полевок отличаются между собой как по размерам, так и по форме (рис. 16). Однако, подметить какие-либо закономерности их форм и размеров в зависимости от особенностей питания у разных видов полевок нам не удалось.



Рис. 16. Слепые отростки полевок: 1 — рыжей европейской, 2 — красной, 3 — тяньшанской, 4 — красно-серой.

Имеющийся в нашем распоряжении анатомический материал дал возможность отметить некоторые половые и возрастные отличия в размерах кишечника европейских рыжих и красных полевок. Так, общая длина кишечника самок несколько больше, чем у самцов (табл. 11). Если у самцов она превосходила длину тела в 6,5 раза, то у самок в 7,5. Это связано, видимо, с тем, что в период размножения, особенно в период выкармливания молодняка, который продолжается почти непрерывно все лето, самка усиленно питается.

Нами были вскрыты экземпляры рыжих европейских полевок разных возрастов — *adultus*, *sudadullus*, *juvenis* и более крупные эмбрионы на по-

Таблица 11.

Размеры отделов кишечника и печени у самцов и самок рыжих полевок.

| | Общая длина кишечника | | Тонкая кишка | | Слепая кишка | | Толстая кишка | | Слепой отросток | | Печень | |
|-----------------------------------|-----------------------|------------------------|--------------|----------------------------|--------------|----------------------------|---------------|----------------------------|-----------------|----------------------------|---------|----------------|
| | Длина в М.М. | отношение к длине тела | длина в М.М. | % от общей длины кишечника | длина в М.М. | % от общей длины кишечника | длина в М.М. | % от общей длины кишечника | длина в М.М. | % от общей длины кишечника | вес в г | % от веса тела |
| Рыжие европейские полевки: | | | | | | | | | | | | |
| самцы | 631 | 6,4 | 430 | 68,3 | 32 | 5,6 | 169 | 26,7 | 70 | 11,7 | 1,43 | 7,2 |
| самки | 777 | 7,5 | 529 | 67,9 | 36 | 4,5 | 212 | 27,2 | 85 | 10,8 | 2,30 | 9,5 |
| Красные полевки: | | | | | | | | | | | | |
| самцы | 721 | 7,2 | 447 | 61,9 | 35 | 4,8 | 239 | 33,1 | 89 | 12,3 | 1,49 | 6,5 |
| самки | 791 | 8,3 | 462 | 58,2 | 50 | 5,3 | 282 | 35,4 | 70 | 8,8 | — | — |

следней стадии развития. У эмбрионов, как правило, самый короткий кишечник, не превышает утроенной длины тела. У полевок 3-недельного возраста, переходящих к самостоятельному питанию, кишечник равен 4,5—5-кратной длине тела. У взрослых он достигает 6—7 крат.

Соответственно общей длине кишечника идет развитие слепого отростка, абсолютные и относительные размеры которого также увеличиваются с возрастом.

Печень. Печень рыжих полевок шестилопастная, весит от 6,5 до 8,4% от веса тела (табл. 12). Относительный вес печени у рыжих европейских полевок с возрастом увеличивается. У молодых, кормящихся молоком, печень самая маленькая. Однако, оказывается, что в эмбриональной стадии относительные размеры ее превышают таковые взрослых (табл. 13).

Таблица 12.

Относительные размеры печени рыжих полевок

| | Печень | |
|----------------------|-------------|----------------|
| | средний вес | % от веса тела |
| Рыжая полевка | 1,43 | 7,2 |
| Красная полевка | 1,49 | 6,5 |
| Тяньшанская полевка | 1,18 | 8,4 |
| Красно-серая полевка | 2,50 | 6,8 |

Таблица 13.

Изменение относительного веса печени у европейских рыжих полевок с возрастом (в % к весу тела)

| | Относительный вес печени | |
|------------|--------------------------|---------|
| | Эмбрионы | Juvenis |
| subadultus | 9,7 | 5,3 |
| adulthus | 6,4 | 8,3 |

При вскрытии рыжих полевок были отмечены единичные случаи нахождения сильно увеличенной печени—почти в 2 раза более нормальной. Относительный вес увеличенной печени равнялся 16% от веса тела. Окраска ее значительно темнее, но никаких, видимых невооруженным глазом, патологических изменений мы не заметили.

Таблица 14.

Вес сердца рыжих полевок в % к весу тела

| | Вес сердца в % |
|----------------------|----------------|
| Рыжая полевка | 0,80 |
| Красная полевка | 0,79 |
| Тяньшанская полевка | 0,84 |
| Красно-серая полевка | 0,88 |
| Среднее | 0,83 |

Сердце. При анализе анатомических вскрытий рыжих полевок нам не удалось отметить каких-либо существенных различий, как в форме, так и в относительных размерах сердца у полевок рода *Clethrionomys*. Форма сердца у всех видов более или менее одинакова, яйцевидная, с более острым нижним его концом, что вполне соответствует II типу «суженно-укороченного сердца» по Жеденову (1954). Относительные размеры сердца рыжих полевок в среднем равны 0,83% веса тела (табл. 14). Замечается некоторая тенденция к увеличению сердца у красно-серой полевки и тяньшанской. У последней, возможно, это связано с обитанием ее в высокогорных участках.

Селезенка. Как и у ряда других грызунов, селезенка у рыжих полевок чрезвычайно непостоянна в своих размерах. Являясь кроветворным органом, она очень четко реагирует на различного рода изменения окружающей среды. Средний вес селезенки у рыжих полевок составляет примерно от 0,21 до 0,57% от веса тела, длина ее меньше длины тела в 5—7 раз.

Чтобы составить представление о возможности изменения этого органа, в качестве примера можно взять европейскую рыжую полевку, у которой длина селезенки изменяется от 16,1 до 49,3 мм., т. е. в некоторых случаях достигает 0,5 длины тела (рис. 17). Вес селезенки изменяется еще более разительно. Мы отлавливали полевок, имеющих селезенку в 10—15 раз более тяжелую, чем обычно (Кулаева, 1958).

Заканчивая экологоморфологический анализ рода *Clethrionomys*, мы можем отметить, что у рыжих полевок, экологически весьма близких между собой, нет каких-либо резких различий во внешней и во внутренней организации. Эволюция всех четырех видов, как пишет В. Попов (1959), видимо, шла на близкой биотической основе северных лесов. Наиболее древним видом надо считать красную полевку—типичного обитателя сибирской темнохвойной тайги. В несколько отличных условиях Европы шло формирование рыжей полевки, связанной с более освещенными биотопами. Красно-серую полевку мы считаем сравнительно молодым видом, вычленившимся, как вид, на каменистых россыпях Урала, но в связи с широкой экологической пластичностью, занимающей в настоящее время и другие биотопы. Тяньшансскую полевку, очень близкую к *C. glareolus*, можно было бы даже рассматривать, как подвид последней, приспособившийся к высокогорным условиям. Все это уже говорит о сложности в поисках морфологических отличий у видов рода *Clethrionomys*.

Наиболее заметную разницу мы обнаружили в строении конечностей, главным образом, в форме и относительных размерах костей предплечья. Локтевой отросток, наиболее развитый у тяньшанской и красно-

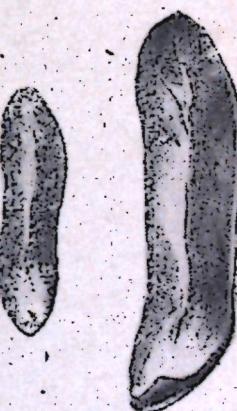


Рис. 17. Селезенка рыжих европейских полевок: 1—нормальная, 2—сильно увеличенная.

серой полевок, наряду с более длинными и прямыми когтями и менее развитыми подушечками на передних лапках, дает основание считать эти виды наиболее приспособившимися к роющему образу жизни по сравнению с другими видами рода. Маленькие загнутые когти и довольно значительно развитые, плотно расположенные по отношению друг к другу подушечки на передних лапках у рыжей европейской полевки показывают на наибольшую приспособленность ее к лазанию среди других видов полевок рассматриваемого нами рода.

Во внутренней организации рыжих полевок мы находим наиболее существенные различия в форме и размерах желудка и кишечника. Наиболее зерноядными среди рыжих полевок оказались рыжая и тяньшанская полевки, имеющие более вытянутый желудок, большую разницу в размерах между кардиальным и тилорическим отделами желудка, значительное различие в длине, а также всасывающей площади тонких и толстых кишок.

Мы отчетливо сознаем, что наша попытка эколого-морфологического анализа не лищена серьезных недостатков, обычных при работах в новом направлении. Однако, мы думаем, что наше исследование в какой-то степени поможет более быстрому внедрению эколого-морфологического метода в практику экологических работ.

ЛИТЕРАТУРА

Адольф Т. А. К вопросу о влиянии весеннего разлива на мелких млекопитающих поймы реки Мологи. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. Потемкина, т. XVIII, кафедра зоологии, в. 1, 1951.

Величко М. А. О некоторых особенностях строения пищевода и желудка диких грызунов. Архив анатом., гистол. и эмбриол., т. XX, в. 2, 1939.

Верещагин Н. К. К вопросу об экологических нишах и морфологических адаптациях. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 48, в. 1, 1939.

Виноградов Б. С. и Оболенский С. И. Грызуны. Тр. по прикладной энтомол., т. XIII, в. 3 и 5, 1926.

Гамбарян П. П. Адаптивные особенности передних конечностей слепца. Зоолог. сборник АН Армян. ССР, т. I, в. VIII, 1953.

Гвоздев Е. и Зверев М. К экологии тяньшанской полевки *Clethrionomys frater* в ельниках Алматинского госзаповедника. Тр. Алматин. гос. заповедника, в. IV, 1947.

Громов И. М. Верхнеплейстоценовые грызуны Камско-Куйбышевского Поволжья. Тр. Зоолог. ин-та АН СССР, 1957.

Жеденов В. Н. Легкие и сердце животных и человека. 1954.

Заселина Р. А. Очерки по экологической остеологии грызунов в Татарской АССР. Уч. зап. Казан. гос. ун-та, т. 115, кн. 8, 1955.

Кафтановский Ю. М. Материалы по биологической анатомии ястреба-тетеревятника *Accipiter gentilis* L. Зоолог. журн., т. XVII, в. 6, 1938.

Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге. Автореферат. Ленинград, 1953.

Кузнецова Б. А. Млекопитающие Казахстана. Изд. МОИП, Москва, 1948.

Кулаева Т. М. Материалы по экологии филина. Изв. КФАН СССР, сер. биол. и с/х наук, в. 1, 1949.

Кулаева Т. М. Материалы к паразитарной фауне рыжих полевок Татарской АССР. Наст. сборн., 1958.

Насимович А., Новиков Г. и Семенов Тянь-Шанский О. Норвежский лемминг (его экология, и роль в природном комплексе Лапландского заповедника). Фауна и экология грызунов, в. 3, 1948.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. АН СССР, 1948.

Некипелов В. Н. Новые наблюдения по биологии красно-серой полевки. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, т. 1, 1941.

Никольская В. Н. Особенности строения конечностей некоторых млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автореферат. Ленинград, 1954.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, т. V, 1947.

Попов В. А. и Миронов Н. Ф. Материалы по экологии желтогорлой мыши. Изв. КФАН СССР, сер. биол. и с/х наук, в. 1, 1949.

Попов В. А. Анatomические исследования как один из методов экологического анализа. 2-я эколог. конфер. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 3, 1951.

Свириденко П. А. Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса. Зоолог. журн., т. XIX, в. 4, 1940.

Слангенберг Е. П. Линька соли-полюса. Пушное дело, № 2(48), 1930.

Троицкая А. Материалы по изучению питания мелких лесных грызунов. Уч. зап. Каз. гос. ун-та, сб. студенч. работ, в. 2, 1941.

Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. Фауна и экология грызунов, в. 3, 1948.

Юргенсон П. Б. Материалы к познанию млекопитающих Прителецкого участка Алтайского гос. заповедника. Тр. Алтайского гос. заповедника, в. 1, 1938.

Becker K. Geschlechtsunterschiede an Becken von Mäusen (Murinae) und Wudemäusen (Microtinae). Zool. Jahrb. Abt. 3, 82, № 5, 1951.

Duillay G. E. Sexual dimorphism in the Pelvic Girdle of *Microtus pennsylvanicus*. Journ. of Mammalogy, vol. 32, № 2.

Müller G. Beiträge zur Anatomie der Bisamratte (*Ondatra zibethica*) Wissenschaftl. Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Mathem.-Naturwissenschaftl. Reihe № 6 Jahrgang II-Nest 11, 1952/53.

Mohr E. Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 1950.

И. В. НАЗАРОВА.

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК СЕРЫХ ПОЛЕВОК
ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ.¹

Вопросы сравнительной морфологии систематически близких видов животных имеют большое значение для уточнения их экологии и путей становления вида. Кроме того, материалы по экологической остеологии грызунов важны для палеонтологических работ и при определении состава пищи из погадок, экскрементов и содержимого желудков хищных животных. До настоящего времени общепринятым критерием в систематике млекопитающих обычно служат лишь череп и os penis. Это, безусловно, связано с отсутствием точного аналитического и функционального анализа скелета млекопитающих. Морфология серых полевок изучена так же очень слабо. Можно перечислить лишь несколько работ, посвященных вопросам морфологии отдельных органов этой группы млекопитающих. Вопросам изменчивости черепов полевок, встречающихся на территории Волжско-Камского края, посвящены работы Виноградова (1922), Ченцовой (1949), Василевского (W. Wasilewski, 1956а, 1956б), Башениной (1953). Леви (1955). Половые различия в тазовых костях *Microtus* разобраны в работах Кулаевой (1949) и Гюльдай (J. E. Guilday 1951). Различные адаптивные приспособления в конечностях в связи с образом жизни рассматриваются в работе Виноградова (1946) и диссертациях Никольской (1954) и Леви (1955). Ряд работ посвящено также возрастным изменениям различных внутренних органов обыкновенной и общественной полевок (Величко, 1939; Величко и Мокеева, 1949; Пегельманн, 1949; В. Попов, 1951, 1952; Поляков и Пегельманн, 1953; Голенищев, 1954). Строение головного мозга обыкновенной полевки рассмотрено Матвеевым (1951). Некоторые вопросы морфологии разобраны и в сводке Огниева (1950).

Учитывая малую изученность сравнительной морфологии серых полевок, мы поставили перед собой задачу провести эколого-морфологический анализ серых полевок, обитающих на территории Волжско-Камского края: обыкновенной (*Microtus arvalis* Pall.), полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.), пашенной (*Microtus agrestis* L.) и узкочерепной (*Microtus gregalis* Pall.). Последняя, видимо, встречается на территории края в очень незначительных количествах, отдельными очагами.

Материал был собран за период 1954—1956 годов в различных районах Поволжья. В связи с малой численностью узкочерепной полевки в крае в период исследования материал по этой полевке был получен из коллекций Зоологического института Академии наук СССР. Было приготовлено 82 скелета серых полевок. Рисунки выполнены автором под рисо-

¹ Данная статья является частью диссертационной работы автора, посвященной экологии серых полевок Волжско-Камского края.

вальным аппаратом E. Zelz. Weizlar и оформлены художником А. Блatt. Микроскопические рисунки волос зарисованы под рисовальным аппаратом РА-1. Всего сделано 326 различных рисунков.

Для сравнения внутренних органов было проведено 38 полных и 15 неполных анатомических вскрытий полевок. Кроме этого использованы 6 анатомических вскрытий полевок, проведенных другими сотрудниками лаборатории в предшествующие годы.

Характеристика окраски волосяного покрова серых полевок подробно описана в сводках Огнева (1950) и Виноградова и Громова (1952). В пределах Татарской республики окраска полевок не отличается от типичной. Поэтому мы не останавливаемся на разборе этого вопроса. Считаем необходимым лишь подчеркнуть, что лапы у пашенной полевки и полевки-экономки имеют темную окраску. Обычно они черные, лишь вокруг коготков имеются белые волоски. У обыкновенной и узкочерепной полевок лапы обычно светлосерые.

Вибриссы у серых полевок, помимо передней части мордочки, имеются также на локтевом суставе передних конечностей. У обыкновенной и узкочерепной полевок на локтевом суставе всего 2 чувствующих волоса. У пашенной полевки здесь расположено 3 чувствующих волоса, но они короче, чем у других полевок. Так, у узкочерепной полевки длина их равна 9 мм, а у пашенной всего лишь 5,5 мм.

Расположение вибрисс на передней части морды у различных видов изучаемых серых полевок различно. Осязательные волосы на каждой стороне верхней губы расположены двумя группами. Верхняя группа вибрисс содержит более короткие осязательные волосы, чем нижняя. У обыкновенной и узкочерепной полевок, с одной стороны, и пашенной полевки и полевки-экономки, с другой, положение участков вибрисс на мордочке несколько сходно. Возможно, что это связано со сходным образом жизни этих зверьков. На нижней челюсти в подбородочной области имеются одиночные вибриссы, которые по количеству и расположению отличаются у разных видов полевок (рис. 1). Так, у пашенной полевки количество вибрисс на подбородке наибольшее, однако они более или менее рассредоточены. У обыкновенной и узкочерепной полевок количество их не превышает 5–6, и они расположены тесно.

Вибриссы у серых полевок как абсолютно, так и относительно гораздо короче, чем у рыжих полевок. Исключение представляет лишь пашенная полевка, довольно обычна обитательница лесных биотопов, у которой относительные размеры длины вибрисс в процентах к длине тела почти достигают таковой у рыжих полевок.

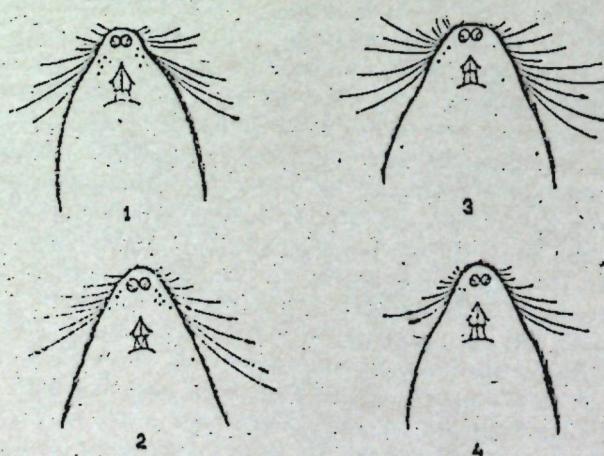


Рис. 1. Расположение вибрисс на подбородочной области у серых полевок. 1 — обыкновенная полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — пашенная полевка, 4 — узкочерепная полевка.

Таблица 1

Длина вибрисс у серых полевок

| | Средняя длина (минимальная, максимальная) | Относит. размеры длины вибрисс в % от длины тела |
|----------------------|---|--|
| Обыкновенная полевка | 21,7(16,5—26,4) | 22,6 |
| Полевка-экономка | 25,1(23,5—26,0) | 22,2 |
| Пашенная полевка | 25,4(24,4—26,8) | 27,7 |
| Узкочерепная полевка | 26,3(24,0—28,0) | 25,3 |

В мехе серых полевок имеются все категории волос: направляющие, остьевые, промежуточные и пуховые (рис. 2). Направляющие и остьевые волосы на верхнем конце несут ланцетообразное расширение. От окраски этого расширения на конце остьового волоса зависит оттенок спины полевок.

Длина волос — наибольшая у полевки-экономки и наименьшая у узкочерепной полевки (табл. 2).

Таблица 2

Максимальные размеры волос разного типа у серых полевок

| | Вибриссы | Направляющие | Остьевые | Промежуточные | Пуховые |
|----------------------|----------|--------------|----------|---------------|---------|
| Обыкновенная полевка | 26,4 | 17,7 | 11,9 | 10,8 | 10,0 |
| Полевка-экономка | 26,0 | 17,9 | 13,3 | 12,0 | 10,0 |
| Пашенная полевка | 26,8 | 16,2 | 13,0 | 10,9 | 7,5 |
| Узкочерепная полевка | 28,0 | 16,0 | 12,8 | 10,2 | 9,0 |

При просмотре волос под микроскопом выяснилось, что резкого различия в расположении клеток кутикулы у волос различных видов серых полевок нет. Замечено, однако, что строение сердцевинного слоя имеет ряд совершенств четких различий в расположении и строении пигментных зерен и пузырьков воздуха в мозговом слое волоса. Оказалось, что рыжеватый цвет волос у пашенных полевок связан со своеобразным расположением пигмента и воздушных пузырьков в сердцевинном слое тех частей волос, которые окрашены в рыжий цвет (рис. 2). У трех других полевок строение сердцевины пуховых волос так же отличается. Различие микроскопического строения волос у разных видов полевок имеет большое значение при определении состава пищи хищных животных.

Наибольшая плотность волос на 0,1 кв. см в летнем меху наблюдается у пашенной полевки и полевки-экономки. Наименьшая — у обыкновенной полевки. Возможно, это связано с условиями микроклимата тех биотопов, где обитают эти полевки. Обыкновенная полевка — обитательница открытых, сухих пространств, тогда как пашенная полевка и экономка обитают во влажных и темных местах. Зимой плотность меха увеличивается. У обыкновенной полевки в зимний период плотность волос на единицу площади увеличивается в 2–2,5 раза. Это связано с тем, что развитие густого и длинного шерстистого покрова уменьшает интенсивность теплоотдачи и понижает интенсивность обмена веществ (Калабухов и Ладыгина, 1953).

Помимо увеличения плотности волос зимой изменяется также состав волосяного покрова, уменьшается количество ости за счет увеличения пуха. Так, у обыкновенной полевки зимой количество ости на единицу площади уменьшается по сравнению с летним волосяным покровом в 2,5 раза.

Таблица 4

Изменения в мехе обыкновенной полевки в зависимости от возраста.

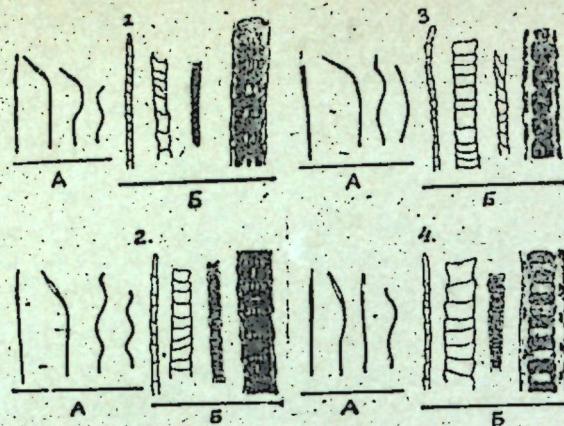


Рис. 2. Волосы серых полевок. А — различные типы волос (направляющие, остьевые, промежуточные, пуховые). Б — участки волос под микроскопом. 1 — обыкновенная полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — пашенная полевка, 4 — узкочерепная полевка.

Среди серых полевок наибольшее количество ости в мехе имеется у пашенной полевки и полевки-экономки, обитающих в местах, где им приходится соприкасаться с твердыми предметами (валежник и кустарник в местах обитания пашенной полевки, осока в местах обитания полевки-экономки). Об этом свидетельствует и то, чтоща темени пашенной полевки и полевки-экономки почти четверть волос занимают остьевые волосы.

Высота волосяного покрова у всех полевок почти одинакова. Зимой волосяной покров гораздо выше, чем летом. В зимней шкурке обыкновенной полевки особенно удлиняется волос на спине и боках.

Возрастные различия в меховом покрове мы проследили у обыкновенной полевки. Высота волосяного покрова у полевок с возрастом увеличивается. Интересно, что плотность волос у полевок уменьшается уже после первой линьки. У взрослых полевок плотность меха еще меньше (таблица 3 и 4).

Более плотный мех у полевок в возрасте 25 дней объясняется, вероятно, их несовершенной терморегуляцией. С возрастом у полевок повышается нижний температурный предел, что ведет к утрате необходимости более теплого меха (Кашкаров, 1944; Поляков и Пегельман, 1953).

Таблица 3
Характеристика волосяного покрова серых полевок.

| | Обыкновенная полевка | | | | Полевка-экономка (июнь) | Пашенная полевка (июль) | Узкочерепная полевка (июль) |
|---------------------------------------|----------------------|-----------------|------------------|------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------------|
| | 10/VII 1954 г. | 1/XI 1954 г. | 28/II 1956 г. | 14/IV 1954 г. | | | |
| Количество волос на 0,1 кв. см | | | | | | | |
| Темя | 669 | 769 | 1522 | 1333 | 847 | 849 | 802 |
| Загривок | 610 | 646 | 993 | 940 | 926 | 830 | 931 |
| Сердцевина спины | 744 | 822 | 1349 | 1400 | 800 | 792 | 991 |
| Огузок | 793 | 899 | 1564 | 1084 | 897 | 942 | 926 |
| Грудь | 678 | 911 | 1716 | 1138 | 843 | 756 | 877 |
| Брюхо | 455 | 600 | 1151 | 809 | 830 | 684 | 845 |
| Пах | 748 | 633 | 2013 | 1800 | 797 | 1027 | 557 |
| Бок (ближе к спине) | 633 | 789 | 2022 | 1680 | 756 | 817 | 641 |
| Бок (ближе к брюху) | 703 | 796 | 1854 | 1250 | 825 | 956 | 795 |
| Высота волосяного покрова | 11,0 | 11,8 | 15,0 | 12,0 | 11,4 | 12,3 | 11,7 |
| Процентное отношение ости | 6,9 | 5,4 | 2,5 | 5,3 | 11,3 | 11,6 | 8,1 |

| Возраст полевок | Максимальные размеры волос | | Средн. высота волосяного покрова | Количество волос на 0,1 кв. см |
|---------------------------------|----------------------------|---------|----------------------------------|--------------------------------|
| | остевые | пуховые | | |
| 25 дней (постэмбриональный мех) | 8,3 | 5,9 | 9,8 | 835,2 |
| 45 дней (после первой линьки) | 12,0 | 7,5 | 11,6 | 809,5 |

На строении кочечностей серых полевок, несомненно, сильно отразились те функции, в которых принимает участие конечность. Обитание обыкновенной и узкочерепной полевок в открытых биотопах обуславливает то, что эти полевки роют сложные подземные норы. Наибольшей сложностью отличаются норы у узкочерепных полевок, обитающих на целинных участках с плотными почвами. Относительно роющей деятельности пашенной полевки и полевки-экономки имеются разноречивые мнения. Многие исследователи отрицают рытье нор экономками, обитающими во влажных биотопах, и указывают, что полевки-экономки устраивают гнезда либо в кочках, выгрызая там полости, либо на поверхности земли у кочек (Строганов, 1936; Квай W. B., 1951) Ходашева, 1953; Карапасева, 1954; Карапасева и Анины, 1954). Пашенные полевки, видимо роют немного и в основном используют естественные укрытия.

Все серые полевки способны плывать. Однако, эта способность у них различна. Так, полевка-экономка, обитающая в приводных участках, является хорошим пловцом и хорошо чиряет, проплывая довольно большие расстояния под водой (Барабаш-Никифоров, 1946). Обыкновенная полевка также плывает хорошо, но воды избегает и предпочитает при нахождении спасаться на различных предметах (Исааков, 1949; Бородин, 1951). Отношение других полевок к воде не известно.

Участие серых полевок в лазании мало известно. Можно лишь предположить, что темная полевка, обитающая в лесных участках, более других полевок способна лазить. Возможно, этой способностью в какой-то степени обладает и плевка-экономка, часто встречающаяся у зарослей тальника и вынужденная в период половодья забираться на деревья и кустарники.

На подошвах лапок серых полевок изучаемой группы мозоли расположены одинаково. Исключение представляет лишь пашенная полевка, у которой на задней лапке мозоли сильно сближены в поперечном направлении (рис. 3). Тесное расположение мозолей характеризует лазающих зверьков (Никольская, 1954; Кулаева, 1956). У обыкновенной и узкочерепной полевок задние мозоли на передних конечностях наиболее сильно развиты.

Наибольшие отличия у разбираемых нами четырех видов серых полевок заметны в форме когтей на передних и задних лапах. У роющих полевок (обыкновенной и узкочерепной) когти на лапках, плоские, широкие, с сильно загнутыми концами, причем, как указывает Виноградов (1946), длина и загиб когтей на передних лапах узкочерепной полевки зависит от грунта той местности, где обитает полевка. У полевки-экономки когти плоские и широкие на задних лапах, служащих этим зверькам своего рода веслами. Наконец, у пашенной полевки когти на обеих конечностях загнутые и очень острые (рис. 4).

Переходя к сравнительной морфологии скелета, мы начинаем его описание с конечностей, так как наибольшие различия отмечены именно здесь.

У роющих полевок (обыкновенной и, особенно, узкочерепной) передняя конечность укорочена по сравнению с остальными полевками. Однако, в передней конечности удлинена плечевая кость. Лопатка у обыкновенной и узкочерепной полевок крупная, её относительные размеры (к плечу) больше, чем у других полевок. Ость лопатки сильно развита у узкочерепной полевки. Однако, акромиальный отросток более короткий, чём у других полевок. На конце акромиального отростка загнут краинально (рис. 5). У обыкновенной и узкочерепной полевок наиболее сильно развит большой бугор и его гребень на плечевой кости, причем у узкочерепной полевки он развит сильнее, чем даже у обыкновенной. Зато головка плечевой кости у этих полевок очень мала (рис. 6). Малая головка плечевой кости должна способствовать большей ее подвижности, что, видимо, важно при рытье. У обоих видов полевок относительный размер локтевого отростка (к локтевой кости) большой (рис. 7).

Об увеличении локтевого отростка у роющих грызунов пишут также Никольская (1954), Зацепина (1955) и Кулаева (1956).

Форма костей конечностей у различных видов серых полевок отличается. Кости конечностей узкочерепной полевки плоские, широкие. В дистальной части плечевой кости образуется гребень, который широким краем переходит в латеральный надмыщелок (*epicondilis lateralis*).

Расширение костей у роющих грызунов отмечает и Никольская (1954).

Интересно отметить, что все эти особенности вырабатываются лишь к моменту полной самостоятельности зверьков. Так, проследив возрастные изменения в костях передней конечности обыкновенной полевки, мы заметили следующие различия: 1) лопатка у молодых полевок очень маленькая и едва лишь превышает таковую взрослой пашенной полевки, у которой лопатка имеет наименьшие размеры из всех серых полевок Волжско-Камского края; 2) ость лопатки очень большая по сравнению со взрослой полевкой; 3) головка;

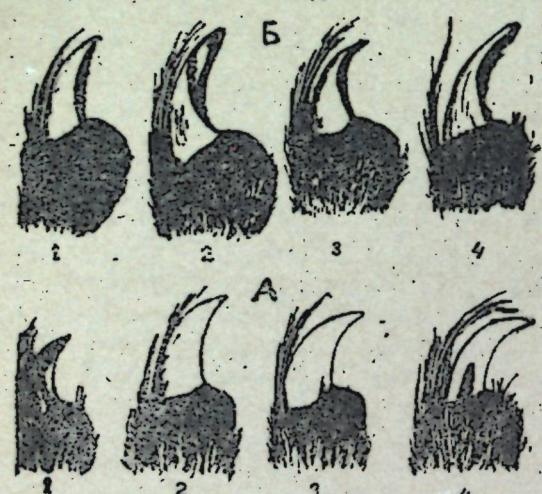


Рис. 4. Когти серых полевок. А — на передних лапках. Б — на задних лапках: 1 — обыкновенная полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — пашенная полевка, 4 — узкочерепная полевка.

плечевой кости у молодых полевок массивная, плечевой кости меньше, чем у взрослых; 5) размер локтевого отростка в % от длины локтевой кости у наиболее молодых полевок значительно меньше, чем у взрослых.

Задняя конечность у обыкновенной и узкочерепной полевок также

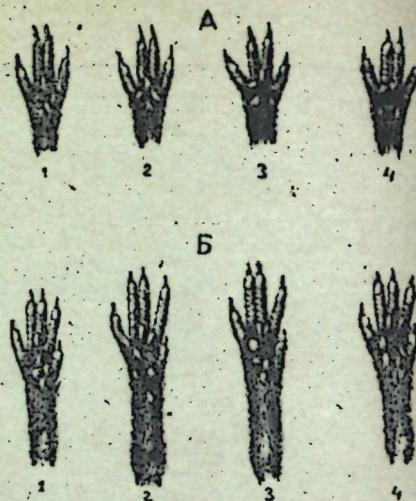


Рис. 3. Лапы серых полевок. А — передние, Б — задние. 1 — обыкновенная полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — пашенная полевка, 4 — узкочерепная полевка.

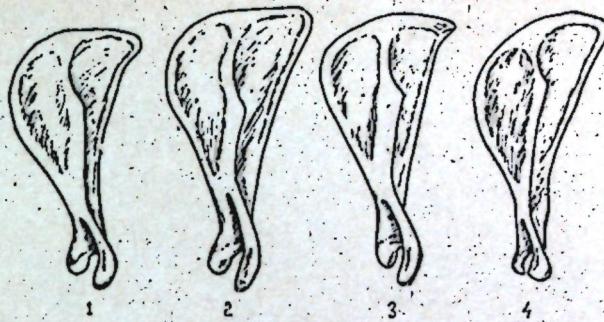


Рис. 5. Лопатки серых полевок. 1 — обыкновенная полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — пашенная полевка, 4 — узкочерепная полевка.

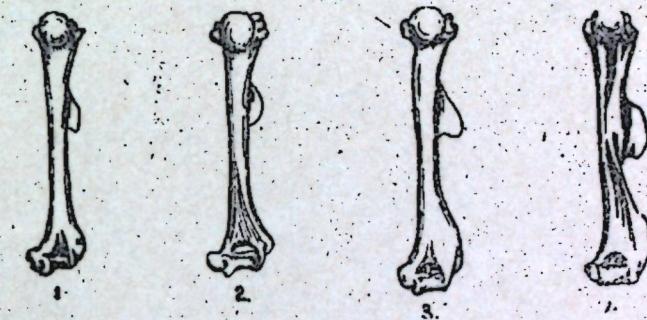


Рис. 6. Плечевые кости серых полевок. (обозначения те же).

короткая, но и здесь бедренная кость длинная. Так же, как и в передней конечности, кости задней конечности широкие и плоские. У этих полевок очень сильно развит гребень бедренной кости (рис. 8). Участок сращения большой и малой берцовых костей у этих полевок очень небольшой.

Кости таза серых полевок не имеют резких межвидовых различий, хотя половые различия, отмеченные ранее для полевок рода *Microtus* (Кулаева, 1949; Гульдай, 1951), имеются у всех четырех видов.

Таблица 5

Некоторые показатели передней конечности серых полевок

| | Обыкновенная полевка | | | Полевки | | |
|---|----------------------|--------------------------|---------------|----------------------------------|----------------------------------|--------------------------------------|
| | моло- дые | непо- льво- зрелые | взрос- лые | эко- номка (взрос- лые) | пашен- ная (взрос- лые) | узкоче- репная (взрос- лые) |
| Отношение длины передней конечности к длине позвоночника без хвоста | — | — | 0,40 | 0,45 | 0,48 | 0,42 |
| Отношение длины плеча, к длине конечности | — | — | 0,38 | 0,34 | 0,34 | 0,36 |
| Отношение длины лопатки к длине плечевой кости | 0,79 | 0,79 | 0,84 | 0,81 | 0,75 | 0,90 |
| Отношение длины ости лопатки к длине лопатки | 0,96 | 0,99 | 0,90 | 0,94 | 1,01 | 1,05 |
| Размер акромеон в % от длины лопатки | 50,0 | 51,1 | 41,6 | 46,3 | 46,8 | 35,3 |
| Размер головки плечевой кости в % от длины плеча | 16,4 | 14,8 | 14,0 | 15,5 | 14,5 | 13,9 |
| Длина большого бугра в % от длины плечевой кости | 20,8 | 19,4 | 21,8 | 18,5 | 20,9 | 24,0 |
| Размер локтевого отростка в % от длины локтевой кости | 11,9 | 14,0 | 13,2 | 11,5 | 12,3 | 13,2 |

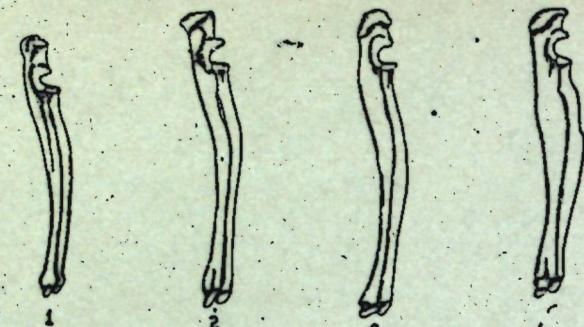


Рис. 7. Предплечье серых полевок (обозначения те же).

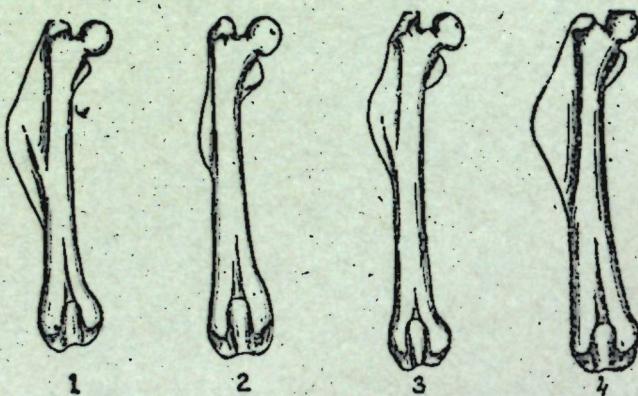


Рис. 8. Бедренная кость серых полевок (обозначения те же).

У плавающей полевки (полевки-экономки) в передней конечности нет особенных отличий, но и нет тех особенностей, которые характерны для обыкновенной и узкочерепной полевок, т.е. полевок, приспособившихся к рытью. Акромиальный отросток на лопатке у полевки-экономки оканчивается прямо. Плечевая кость имеет самый короткий гребень из всех полевок, рассматриваемых нами. Головка плечевой кости массивна. Эта полевка имеет также наименьший локтевой отросток.

В задней конечности полевки-экономки обращает на себя внимание длина шейки бедра. Она является наибольшей среди серых полевок Волжско-Камского края. Это, повидимому, связано с увеличением рычага, что необходимо при плавании. Кости передней и задней конечностей полевки-экономки ясно округлые и узкие. Латеральный надмыщелок плечевой кости у полевки-экономки сильно выделяется в сторону и не соединяется с самой костью каким-либо гребнем, как у узкочерепной полевки.

Пашенная полевка имеет ряд особенностей в костях конечностей, отличающих ее от других полевок. Так, она имеет наиболее длинные передние и задние конечности из всех полевок, причем особенно длинные у нее дистальные части конечностей. Затем, пашенная полевка имеет самую маленькую лопатку с наибольшим акромиальным отростком, загнутым на конце краинально. Большой бугор плечевой кости и гребень бедренной кости хотя и не длинные, но высокие. У пашенной полевки наибольшая длина сращения большой и малой берцовых костей. Все эти особенности, замечанные у пашенной полевки, как показали Никольская (1954), Зацепина (1955) и Куласова (1956), обычно характеризуют лазающих животных. Таким образом, вследствие изучения анатомических особенностей различных костей конечностей пашенной полевки мы можем предположить, что этот зверек лазит гораздо чаще, чем остальные описываемые нами полевки.

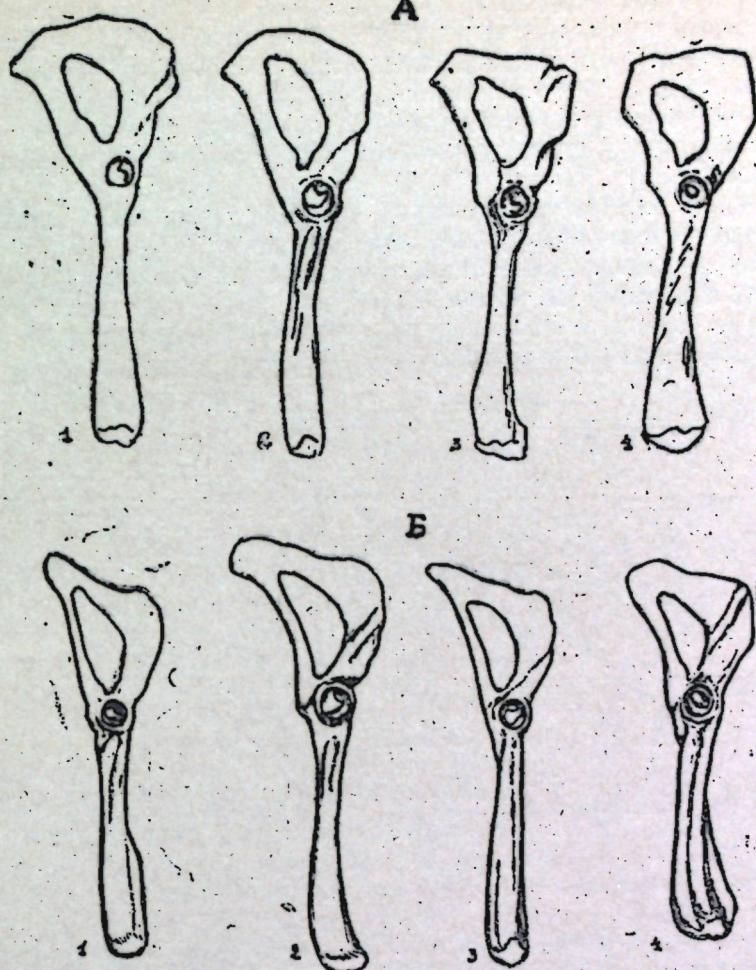


Рис. 9. Тазовые кости серых полевок. А — самцов, Б — самок. (Цифровые обозначения как в предыдущих рисунках).

Таблица 6

Некоторые показатели задней конечности серых полевок

| | Обыкновенная полевка | Полевка-экономка | Пашенная полевка | Узкочерепная полевка |
|---|----------------------|------------------|------------------|----------------------|
| Отношение длины задней конечности к длине позвоночника без хвоста | 0,64 | 0,79 | 0,86 | 0,71 |
| Отношение длины бедра к длине конечности | 0,31 | 0,29 | 0,29 | 0,31 |
| Длина гребня бедренной кости в % от длины бедра | 40,6 | 40,3 | 37,8 | 44,5 |
| Отношение ширины эпифиза к длине бедра | 0,18 | 0,17 | 0,17 | 0,18 |
| Отношение ширины дистального конца бедра к его длине | 0,14 | 0,12 | 0,09 | 0,15 |
| Отношение длины шейки бедра к длине бедренной кости | 0,025 | 0,056 | 0,031 | 0,036 |
| Длина сращения берцовых костей в % от общей длины голени | 41,8 | 43,0 | 48,0 | 38,2 |

Некоторые рассмотренные нами особенности строения костей конечностей у серых полевок описаны ранее Никольской (1954) и Зацепиной (1955) для представителей различных отрядов грызунов, относящихся к различным группам по способам передвижения. Таким образом близкие в систематическом отношении различные виды серых полевок имеют много различий в строении скелета конечностей, связанных с различным образом жизни.

Различия в осевом скелете серых полевок выражены значительно меньше, чем в строении их конечностей.

Кроме описанных ранее межвидовых отличий в черепах разбираемой нами группы полевок, мы выявили довольно четкую разницу в форме затылочного отверстия и суставных поверхностей на затылочной кости у всех четырех видов полевок (рис. 10).

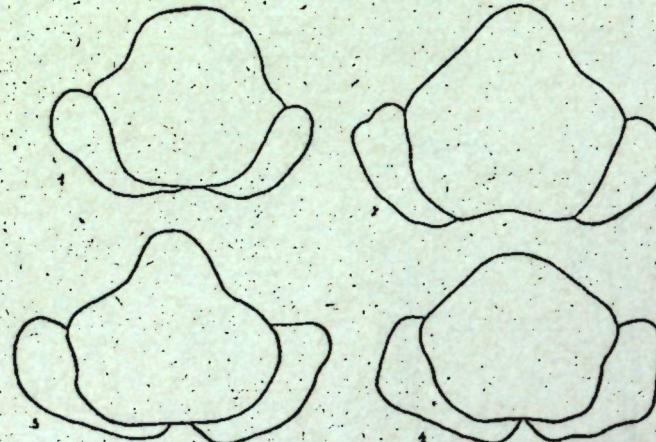


Рис. 10. Схема затылочного отверстия и суставных поверхностей затылочной кости. (обозначения те же).

Развитие межглазничного промежутка у полевок Волжско-Камского края далеко не одинаково. Наиболее сильно сужен межглазничный промежуток у узкочерепной полевки, у которой он никогда не превышает 3 мм (табл. 7).

Таблица 7

Некоторые черепные измерения и относительные размеры межглазничного промежутка у серых полевок.

| Вид | Кондилобазальная длина | Скуловая ширина | Межглазничный промежуток | Отношение к межглазничному промежутку | |
|----------------------|------------------------|-----------------|--------------------------|---------------------------------------|-----------------|
| | | | | кондилобазальная длина | скуловая ширина |
| Обыкновенная полевка | (21,5—25,5) | 24,5 | (11,1—14,0) | 13,5 | (3,3—3,6) |
| Полевка-экономка | (20,2—28,6) | 26,0 | (12,0—15,0) | 14,2 | (3,4—4,2) |
| Пашенная полевка | (20,8—27,0) | 26,0 | (12,0—15,3) | 15,0 | (3,3—3,4) |
| Узкочерепная полевка | (24,7—25,3) | 24,6 | (11,8—12,9) | 12,2 | (2,3—2,8) |
| | | | | 2,5 | 2,5 |
| | | | | 9,8 | 4,8 |

Как показала Куллаева (1956) на примере рыжих полевок, ширина межглазничного промежутка является показателем развития жевательной мускулатуры: он наименьший у видов с наиболее развитой жевательной мускулатурой. Развитие челюстной мускулатуры связано с пережевыванием значительного количества жестких кормов, разрыхлением почвы и вырызанием дерновины при прокладывании ходов. Мы видим, что у уз-

кочерепной полевки, роющей норы в плотных грунтах, межглазничный промежуток наименьший, а у полевки-экономки, которая почти не роет и устраивает свои убежища в кочках и навесах дерновины, межглазничный промежуток наиболее широкий.

В то время как ширина межглазничного промежутка так резко различается у серых полевок, у них мало отличий в строении зубного ряда верхней челюсти. Как абсолютная длина зубного ряда, так и его отношение к кондилобазальной длине черепа у всех рассматриваемых нами полевок почти одинаковы и равны соответственно 5,6—5,8 мм и 0,21—0,23. Мало различий и в длине диастемы, отношение которой к кондилобазальной длине черепа составляет у этих полевок 0,28—0,32.

При сравнении нижних челюстей оказалось, что в этих костях у всех видов данной группы полевок имеются различия. У пашенной полевки и полевки-экономки челюсти в задней части более высоки, чем у обыкновенной и узкочерепной оплевок. Венечный отросток у них сильно загнут назад. У обыкновенной и узкочерепной полевок изгиб резцов более пологий (8,6 по сравнению с пашенной полевкой и полевкой-экономкой, у которых радиус изгиба резцов равен соответственно 7,2 и 7,8). Это вполне подтверждает имеющееся в литературе указания о том, что у роющих грызунов увеличивается радиус изгиба резцов (Наумов Н., 1948). Таким образом, по ветвям нижней челюсти диагностировать серых полевок вполне возможно (рис. 11).

В позвоночнике серых полевок замечены различия в шейных позвонках и хвостовом отделе. В шейном отделе это различие выражается в величине остистого отростка на эпистрофее, который наиболее сильно развит у узкочерепной полевки. Возможно, что развитие остистого отростка на эпистрофее связано с усиленной нагрузкой на мышцы (ромбовидную и краиальную): соединяющие краиальный край лопатки с остистым отростком эпистрофеи идвигающие лопатку вперед при рытье передними лапами. Остистый отросток развивается на эпистрофее довольно поздно, вероятно, к моменту начала рытья. У обыкновенных полевок в возрасте 5—10 дней на эпистрофее не заметно еще никакого отростка. Даже в возрасте 15—20 дней на месте гребня на эпистрофее появляется лишь малозаметный бугорок.

На втором грудном позвонке у серых полевок остистый отросток развит слабо по сравнению с мышами и крысами (Гамбарян, 1951). Вероятно, это связано с тем, что бег полевок плавный, без прыжков как у мышей, и роль остистого отростка второго грудного позвонка как органа амортизации утрачивается.

В хвостовом отделе различий между видами полевок замечены в количестве позвонков и их форме. Так, у относительно короткохвостовых узкочерепной и пашенной полевок кроме относительно малого количества позвонков замечено укорочение самих позвонков.



Рис. 11. Нижние челюсти серых полевок. 1 — полевка-экономка, 2 — пашенная полевка, 3 — обыкновенная полевка, 4 — узкочерепная полевка.

Таблица 8

Размеры хвоста у серых полевок

| | Длина тела | Длина хвоста | Отношение длины хвоста в % к длине тела | Количество позвонков в хвосте |
|----------------------|------------|--------------|---|-------------------------------|
| Обыкновенная полевка | 105,0 | 34,5 | 32,8 | 16,8 (16—17) |
| Полевка-экономка | 127,0 | 44,8 | 35,9 | 18,2 (18—19) |
| Пашенная полевка | 91,6 | 26,2 | 28,5 | 15,2 (15—16) |
| Узкочерепная полевка | 106,0 | 24,9 | 23,4 | 13,6 (13—14) |

На строении внутренних органов животных отражается различная их активность, способы питания, состав кормов и т. д.

Основной пищей серых полевок являются вегетативные части растений. В момент созревания семян полевки охотно поедают их. Питаясь кормом, богатым клетчаткой, полевки вынуждены пропускать через пищеварительный тракт большое количество пищи. Полевки съедают за сутки корм по весу либо равный весу тела, либо даже больше его (Свириденко, 1945; Наумов, 1948; Величко и Мокеева, 1949). Для поедания большого количества корма и для усвоения его полевки имеют большой объем пищеварительного тракта.

Желудок полевок рода *Microtus* состоит из 2 частей. Большую часть желудка занимает кардиальная часть, которая имеет тонкие, хорошо растягивающиеся стенки и лишена пищеварительных желез. Сюда попадает поедаемая животными пища и отсюда она лишь порциями поступает в пилорический отдел, стенки которого толстые и растягиваются лишь немногим. При наполнении желудка пищей у всех полевок исследуемой группы кардиальная часть его увеличивается в ширину. Поэтому наполненные желудки у всех полевок имеют почти одинаковую форму. У голодных зверьков желудки отличаются у разных видов (рис. 12). У обыкновенной и пашенной полевок кардиальная часть при голодании сильно сокращается и в длину и в ширину. У полевки-экономки кардиальная часть желудка при голодании сильно сужается, но в длину уменьшается мало.

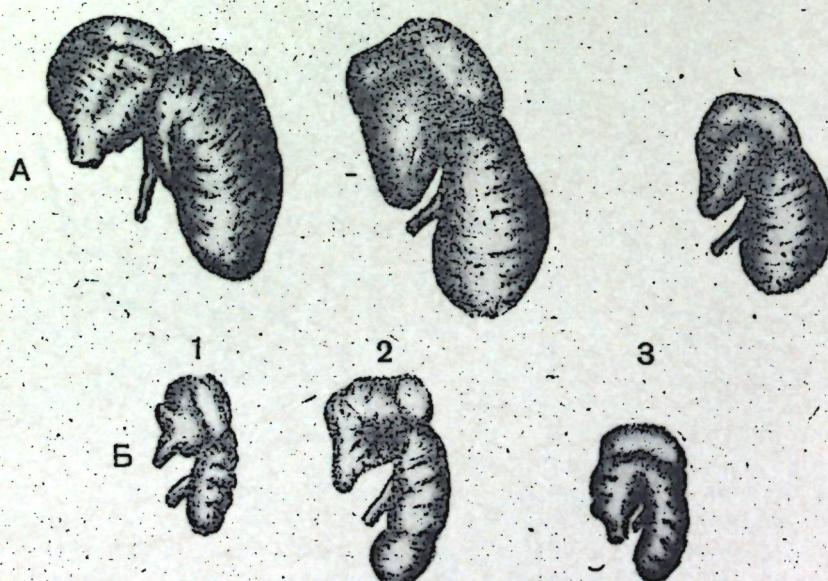


Рис. 12. Желудки серых полевок. А — наполненный, Б — пустой желудок. 1 — обыкновенная полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — пашенная полевка.

У серых полевок наибольшее значение в пищеварении имеет задний отдел кишечника, в котором происходит разложение клетчатки (Наумов, 1939; Величко и Мокеева, 1949). Задний отдел включает слепую кишку со слепым отростком и толстую кишку. Как показал рентгеноскопический анализ (Величко и Мокеева, 1949), особенно долго пища задерживается в слепой кишке, которая у полевок является своего рода «брюховым чаном».

Наиболее развит задний отдел кишечника у узкочерепной и обыкновенной полевок, хотя общая длина кишечника у них меньше, чем у двух других полевок. Это объясняется тем, что узкочерепная и обыкновенная полевки более остальных питаются травянистой пищей.

Помимо удлинения заднего отдела кишечника по сравнению с тонкой кишкой, увеличение его объема достигается также путем расширения кишечника, т. е. увеличения всасывающей поверхности стенок кишечников.

Таблица 9

Характеристика кишечника серых полевок

| Отношение длины кишечника к длине тела | Длина отделов кишечника в % от его общей длины | | | Отношение заднего отдела кишечника к тонкой кише | Отношение площади стеноок заднего отдела кишечника к тонкой кише |
|--|--|---------------|---------------------------------|--|--|
| | тонкая кишка | толстая кишка | слепая кишка с слепым отростком | | |
| Обыкновенная полевка | 6,5 | 44,2 | 36,4 | 19,4 | 1,2 |
| Полевка-экономка | 6,6 | 45,2 | 35,5 | 19,3 | 1,1 |
| Пашенная полевка | 7,3 | 45,6 | 32,6 | 21,8 | 1,1 |
| Узкочерепная полевка | 5,0 | 41,8 | 33,8 | 24,4 | 1,3 |

У узкочерепной полевки площадь заднего отдела кишечника (2691 кв. мм) превышает площадь тонкой кишки (1804 кв. мм) почти в полтора раза. У полевки же экономки задний отдел кишечника по площади стенок (2425 кв. мм) меньше даже, чем площадь стенок тонкой кишки (2594 кв. мм).

Возрастные изменения кишечника, прослеженные нами у обыкновенных полевок, подтверждают ранее указанное положение Полякова и Пегельман (1953), что при переходе на самостоятельное питание увеличивается длина кишечника. Мы подметили также, что у молодых полевок, питающихся молоком матери, задний отдел кишечника короче тонких кишечников и имеет меньшую площадь стенок. Слепая кишка у них очень тонкая. У подрастающих полевок, полностью питающихся самостоятельно, хотя задний отдел кишечника и длиннее тонкой кишки, всасывающая его поверхность почти в 1,5 раза меньше площади стенок тонкого кишечника.

Относительное развитие различных внутренних органов полевок тесно связано с их образом жизни. Так, относительный вес сердца у узкочерепной полевки и полевки-экономки значительно меньше, чем у пашенной и обыкновенной полевок. Это вполне согласуется с ранее высказанный В. Поповым (1951, 1952) мыслию, что норники и приводные грызуны имеют наименьшее сердце. Пашенная и обыкновенная полевка наиболее активные представители рассматриваемой группы и имеют более развитое сердце. Относительный вес сердца у молодых полевок выше, чем у взрослых. Вероятно, это связано с несовершенной терморегуляцией молодых зверьков.

Являясь кроветворным органом, селезенка довольно быстро реагирует на различные изменения в организме. Поэтому величина ее очень изменчива даже в пределах одного вида.

Таблица 10

Весовая характеристика внутренних органов серых полевок

| Вес органа в % от веса тела | Обыкновенная полевка | | | Полевки | | |
|-----------------------------|----------------------|-------------------|---------------|----------|--------------------------|------------------------------|
| | моло- дые | полу- взрослые | взрос- лые | экономка | пашен- ная взросл. | узкоче- репная взросл. |
| Сердце | 1,24 | 0,91 | 0,79 | 0,53 | 0,79 | 0,43 |
| Печень | 6,31 | 7,31 | 7,70 | 8,50 | 7,00 | 5,00 |
| Селезенка | 0,78 | 0,52 | 0,39 | 0,66 | 0,53 | 0,15 |
| Почка | 1,6 | 1,25 | 0,81 | 1,02 | 1,05 | 0,61 |

Каких-либо объяснений различий других внутренних органов полевок мы не нашли и поэтому в заключении лишь приводим данные относительно печени и почек (см. табл. 10).

На основании наших далеко не полных исследований по экологической морфологии серых полевок Волжско-Камского края видно, что путем изучения морфологических признаков можно уточнять экологию вида. Так, по ряду признаков (см. стр. 35), замеченных у пашенной полевки, можно утверждать, что эта полевка по отношению ко всем другим рассмотренным нами видам наиболее приспособлена к лазанию. У полевки-экономки мы не нашли никаких адаптивных черт, характеризующих ее как роющего зверька. По строению костей конечностей и нижней челюсти наиболее приспособлена к рытью узкочерепная полевка.

Более грубая шерсть (в связи с сильным развитием ости) у пашенной полевки так же свидетельствует о том, что пашенной полевке чаще других полевок приходится соприкасаться с твердыми предметами (деревьями и кустарниками).

Относительный вес сердца у полевки-экономки и узкочерепной полевки значительно меньше, чем у обыкновенной и пашенной полевок. Это еще раз подтверждает, что две последние полевки ведут более активный образ жизни, чем первые.

Таким образом, изучение морфологических особенностей строения животных позволяет полнее и глубже познавать их экологию.

ЛИТЕРАТУРА

Барбаш-Никиторов И. И. Некоторые наблюдения над крысоголовой полевкой *Microtus, rutilus stimmingi* Nehring. Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 6, 1946.
Башенина Н. В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки. Зоолог. журн., т. XXXII, в. 4, 1953.

Бородян Л. П. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов. Зоолог. журн., т. XXX, в. 6, 1951.

Величко М. А. О некоторых особенностях строения пищевода и желудка диких грызунов. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 20, в. 2, сер. анатом., кн. 2, 1939.

Величко М. А. и Макеева Т. М. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов. Труды Всесоюз. ин-та защ. раст., в. 2, 1949.

Виноградов Б. С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae. Изв. Петрогр. обл. ст. защ. раст. от вредит., вып. III, 1922. К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих. Тр. Зоолог. ин-та АН СССР, т. VIII, в. 1, 1946.

Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.

Гамбариан П. П. Роль остистого отростка второго грудного позвонка некоторых грызунов. Зоолог. журн., т. XXX, в. 2, 1951.

Голенищев Н. Н. Влияние питания, температуры и света на развитие и размножение обыкновенной полевки. Автореферат. Всесоюз. ин-т защиты раст., 1954.

Заселина Р. А. Очерки по экологической остеологии грызунов в Татарской АССР. Уч. зап. Каз. гос. ун-та им. В. И. Ульянова-Ленина, т. 115, кн. 8, 1955.

Исааков Ю. А. Краткий очерк фауны млекопитающих и птиц Молого-Шексинского междуречья. Тр. Дарвиновского заповедника, в. 1, 1949.

Калабухов Н. И., Ладыгина Н. М. Возникновение эколого-физиологических особенностей у млекопитающих под воздействием внешней среды. Зоол. журн., т. 32, № 2, 1953.

Карасева Е. В. Особенности использования территории полевкой-экономкой в Ярославской области по данным мечения зверьков. З-я экол. конференция, Тезисы докл., ч. III, Киев, 1954.

Карасева Е. В., Аланын В. В. Основные черты природного очага безжелтушного лептоспироза приозерно-болотного типа. Зоолог. журн., т. 33, в. 2, 1954.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных, 1944.
Кулаева Т. М. Материалы по экологии филина. Изв. КФАН СССР, сер. биол. и с/х наук, в. 1, 1949. Сравнительная экология ряжих полевок Татарской АССР. Автореферат. Ленинград, ЗИН АН СССР, 1956.

Леви Э. К. Изменение некоторых морфологических признаков обыкновенной полевки под влиянием условий жизни. Автореферат. Всесоюз. ин-т защ. раст., 1955.

Матвеев Б. С. Биоморфология головного мозга позвоночных, Тр. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол. в 1949 г., 1951.

Наумов Н. П. Экологические особенности степных мышей и полевок. Зоол. журн., т. 18, в. 4, 1939. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1948.

Никольская В. Н. Особенности строения конечностей некоторых млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автореферат. Зоол. ин-т АН СССР, 1954.

Огнев С. И. Звери СССР и прилегающих стран. т. VII. Изд. АН СССР, М.—Л., 1950.

Пегельман С. Г. Влияние температуры и питания на внутренние органы и реакции крови у некоторых грызунов. Труды Всесоюз. ин-та защ. раст., в. 2, 1949.

Поляков И. Я. и Пегельман С. Г. Некоторые изменения физиологических особенностей обыкновенной и общественной полевок в процессе индивидуального развития. Зоол. журн., № 6, т. 32, 1953.

Попов В. А. Анatomические исследования как один из методов экологического анализа. 2-я эколог. конферен. по проблеме массов. размнож. животных и их прогн. Тезисы докл., ч. 3, 1951. Результаты изучения и реконструкции фауны наземных позвоночных животных за 30 лет Татарской АССР. Изв. КФАН СССР, сер. биол. и с/х наук, № 3, 1952.

Свириденко П. А. Роль деятельности человека в нахождении и ограничении численности лесных мышевидных грызунов. Зоол. журн., т. XXIV, в. 6, 1945.

Строганов С. У. Fauna млекопитающих Валдайской возвышенности. Зоол. журн., т. XV, в. 3, 1936.

Ходашева К. С. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения. Тр. ин-та географии, в. 54, Матер. по биогеографии СССР, 1953.

Чецова Н. Ю. Определение возраста полевок *Microtus gregalis* по пластическим признакам. Тр. Всесоюз. ин-та защ. раст., в. 2, 1949.

Guilday John E. Sexual dimorphism in the Pelvic Girdle of *Microtus pennsylvanicus*. Journ. of Mammalogy, v. 32, No 2 1951.

Quay M. B. Observations on Mammals of the Seward Peninsula, Alaska. Journ. of Mammology, v. 32, No 1, 1951.

Wasilewski W. Badania nad zmienoscia *Microtus oeconomus* Pall w Bialowieskim Parku Narodowym. Annales Univ. Mariae Curiae-Sklodowska. Lublin-Polonia, vol. IX, 8, 1956 a.

Wasilewski W. Badania nad zmienoscia morfologiczna Nornika burego (*Microtus agrestis* L.) Annales Univ. Mariae Curiae-Sklodowska. Lublin-Polonia, vol. IX, 6, 1956.

Р. А. ЗАЦЕПИНА.

МАТЕРИАЛЫ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ МЫШЕЙ РОДА APODEMUS

Настоящая статья является результатом дальнейшего развития эколого-морфологических исследований, проводимых в лаборатории зоологии Казанского филиала Академии наук СССР. (В. Попов, 1950, 1952; Зацепина, 1955; Кулаева, 1956, 1958; Назарова, 1958). В данной статье мы поставили задачей осветить особенности строения скелета у трёх видов мышей рода *Apodemus*: полевой мыши — *Apodemus agrarius* (Pall.), лесной мыши — *Apodemus sylvaticus* (L.) и желтогорлой мыши — *Apodemus flavicollis* (Milch.) в связи с особенностями их образа жизни.

Материал собирался в окрестностях города Казани, где желтогорлая мышь особенно охотно заселяет спелые широколиственные леса с доминированием дуба и листвы (В. Попов, Миронов, 1949), лесная мышь встречается в разреженных участках и лесных полосах, полевая — по опушкам лесов, в поймах рек и в полях.

Особенности биотопического размещения, передвижения и характера роющей деятельности мышей рода *Apodemus* дают возможность предполагать наличие морфологических различий в строении их скелета. Даные, приводимые в статье, основываются на сопоставлении 11 скелетов полевой мыши, 8 скелетов лесной и 11 скелетов желтогорлой мыши.

В. Попов (*in litt.*) высказывает предположение о том, что в связи с переходом лесных мышей к жизни в открытых биотопах происходит укорочение их хвоста. Наши данные подтверждают это предположение не только для лесной мыши, но и для всей группы мышей рода *Apodemus*. Мы сравнивали относительные длины хвоста и количество позвонков в нем у полевой, лесной и желтогорлой мышей и получили следующие данные.

Длина тела и хвоста в таблице приводится средняя из 20 измерений — 10 взрослых самцов и 10 самок.

Таблица 1

| Виды | Длина тела | Длина хвоста | Длина хвоста в % от длины тела | Количество туловищных позвонков | Количество хвостовых позвонков | Кол-во хвостовых позвонков в % от туловищных позвонков |
|------------------|------------|--------------|--------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|--|
| Полевая мышь | 100 | 72 | 72,0 | 29 | 27 (26—29) | 93,1 |
| Лесная мышь | 91 | 82 | 90,2 | 29 | 29 (28—30) | 100,0 |
| Желтогорлая мышь | 123 | 121 | 98,3 | 29 | 32 (31—32) | 113,0 |

Как видно из таблицы, у полевой мыши — обитательницы открытых биотопов относительно короткий хвост. У желтогорлой мыши, почти не выходящей из-под полога леса, хвост наиболее длинный, и количество хвостовых позвонков максимальное. Можем отметить, что количество хвостовых позвонков мышей может служить дополнительным надежным критерием для определения двух близких видов лесных мышей.

В позвоночнике, кроме разницы в длине хвоста и количестве позвонков в нем, обращает на себя внимание развитие остистого отростка второго грудного позвонка. Гамбарян (1951) обратил внимание на сильное развитие такого отростка у серой крысы. Он пишет, что остистый отросток вместе с треугольной пластинкой и сухожильными тяжами представляет из себя своеобразный орган амортизации, который ослабляет сотрясения позвоночного столба и толовы при падении на передние конечности во время прыжка. Гамбарян говорит, что пружинистые приспособления кисти и наличие гиалинового хряща в суставах не всегда достаточны, чтобы обезвредить действие резкого толчка на позвоночный столб во время прыжка. Поэтому у животных, передвигающихся прыжками, возник специальный орган, который может противодействовать сильному толчку. Таким органом Гамбарян считает орган амортизации, в основе которого лежит остистый отросток второго грудного позвонка.

Мы сравнивали степень развития второго грудного позвонка у мышей рода *Apodemus*. Длина остистого отростка измерялась от основания его до вершины. (рис. 1). Поскольку из всех разыгрываемых нами трех видов мышей только желтогорлая передвигается прыжками, мы могли ждать, следуя за положением Гамбаряна (1951), что у желтогорлой мыши будет наиболее сильно развит остистый отросток второго грудного позвонка. Однако, измерения показали другое. Длина отростка в процентах от длины позвоночника¹ составляет у полевой мыши 4,7%, у желтогорлой 4,1% и у лесной мыши 3,4%. Можно предположить, что относительное увеличение остистого отростка полевой мыши вызвано использованием резцов при прокладывании ходов в ометах и стогах, куда собираются на зимовку полевые мыши. Некоторое подтверждение этого мы видим в большом развитии жевательной мускулатуры у полевой мыши и в наличии валиков на черепе, как и у представителей рода *Rattus*. Возможно, функциональное значение остистого отростка второго грудного позвонка значительно шире, чем предполагает Гамбарян (1951).

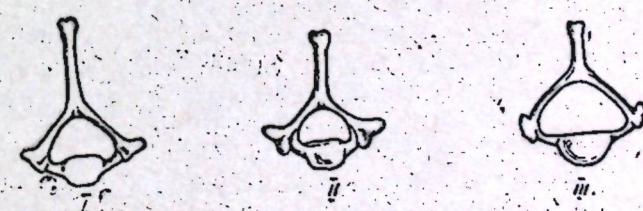


Рис. 1. Второй грудной позвонок с остистым отростком.
I. Полевая мышь — 4,7%; II. Желтогорлая мышь — 4,1%; III. Лесная мышь — 3,4%.

Как мы знаем из литературы, специализация к рытью приводит к относительному укорочению конечностей (Гамбарян, 1953), а приспособление к прыжкам ведет к удлинению задних конечностей. В группе рассматриваемых нами генетически близких грызунов у одних роющая деятельность выражена относительно сильнее, у других меньше, одни часто передвигаются прыжками, другие преимущественно бегают. Это обстоя-

¹ Берется длина позвоночного столба без хвостового его отдела.

тельство и побудило нас остановиться на особенностях строения конечностей у мышей. В таблице 2 мы объединили данные по измерению отдельных костей.

Выяснилось, что наиболее укороченные как задние, так и передние конечности у полевой мыши. У лесной и желтогорлой мышей они относительно одинаковы, а задняя конечность длиннее у лесной, чем у желтогорлой мыши.

Таблица 2

| Виды | Длина костей в % от длины позвоночника | | | | | Ширина лопатки в % от длины ее | Ширина лобковой в % от длины тазовой кости |
|------------------|--|------------|---------------|-------|--------|--------------------------------|--|
| | плена | предплечья | тазовой кости | бедра | голени | | |
| Полевая мышь | 20,9 | 23,8 | 29,1 | 26,9 | 30,5 | 66,3 | 3,8 |
| Лесная мышь | 22,2 | 24,1 | 29,5 | 28,7 | 35,1 | 71,4 | 4,3 |
| Желтогорлая мышь | 21,6 | 24,8 | 32,6 | 29,9 | 33,4 | 71,1 | 5,5 |

Относительная длина лопатки у всех 3-х видов одинакова. У полевой мыши можно отметить небольшое сужение ее по сравнению с двумя другими видами.

Узкая специализация грызунов к рытью приводит к сужению и удлинению лопатки у роющих грызунов. (Гамбарян, 1953). Относительное сужение лопатки полевой мыши, видимо, связано с тем, что она роет несколько больше лесной и желтогорлой мышей.

Плечевая кость относительно короткая у полевой мыши и наиболее удлиненная у лесной. Укорочение плеча полевой мыши, видимо, также связано с ее относительно большей роющей деятельностью по сравнению с двумя другими видами.

Наиболее существенное отличие в строении плечевой кости можно видеть на медиальном ее надмыщелке (рис. 2). Как видно на рисунке, он сильно увеличен у лесной и особенно у желтогорлой мыши. На медиальном надмыщелке прикрепляется группа мышц — сгибателей пальцев.¹ У желтогорлой и лесной мышей эта группа мышц развита относительно сильнее, чем у полевой мыши. Так, вес этих мышц в % от веса тела² составляет для желтогорлой мыши 0,26%, для лесной — 0,21%, а для полевой мыши всего 0,16%. Видимо, в связи с болееенным развитием этой группы мышц у желтогорлой и лесной мышей увеличивается медиальный надмыщелок плечевой кости. Последнее, несомненно, находится в связи с лазанием лесных мышей по кустарниковой и древесной растительности.

У полевой мыши медиальный надмыщелок невелик, на нем хорошо видна f. supra-condyloideum, которой нет у лесной и желтогорлой мышей. В f. supra-condyloideum медиального надмыщелка проходит у полевой мыши срединный нерв и артерия. У лесной и желтогорлой мышей срединный нерв проходит в том же месте непосредственно среди мышц. Наличие f. supra-condyloideum на медиальном надмыщелке плечевой кости мы обнаружили также у белки, бурундука, сони лесной, у сусликов — рыжеватого, крапчатого и малого, у сурка, хомяка обыкновенного и у хомячка Эверсмана, т. е. у грызунов прыгающих и роющих. Значение

¹ Круглый пронатор — m. pronator teres, длинный ладонный мускул — m. palmaris longus, поверхностный сгибатель пальцев — m. flexor digitorum profundus, локтевой сгибатель кисти — m. flexor carpi ulnaris, лучевой сгибатель кисти — m. flexor carpi radialis.

² Учитывая различную наполненность пищеварительного тракта, мы брали в данном случае вес тела без веса пищеварительного тракта с его содержимым.

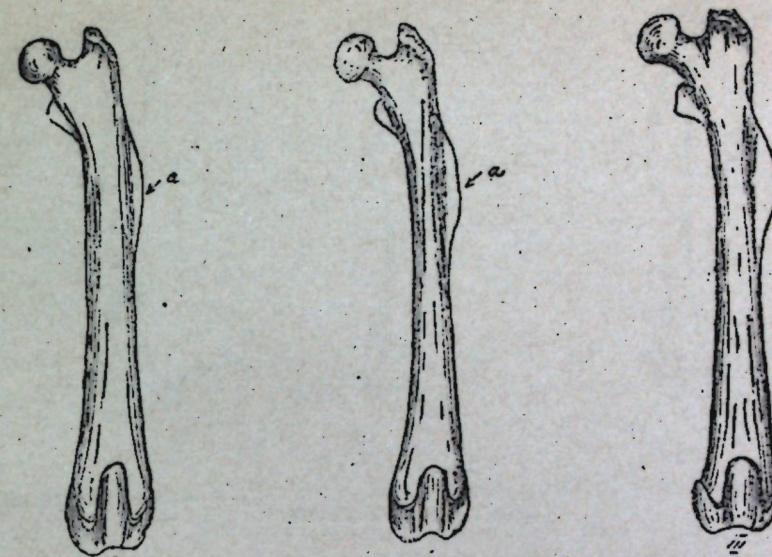


Рис. 2. Плечевая кость.
I. Полевая мышь, II. Лесная мышь, III. Желтогорлая мышь.
а) медиальный надмыщелок.

I. supra-condyloideum, видимо, защитное — она защищает нерв и артерию от ударов извне.

У лесной и полевой мышей предплечье развито относительно одинаково, а у полевой мыши, так же как и другие кости конечностей, предплечье укорочено. Однако, локтевой отросток локтевой кости, т. е. место прикрепления мышц — разгибателей локтевого сустава, у полевой мыши развит сильнее, чем у 2-х других видов мышей. Так, длина олекранона в % от длины локтевой кости составляет: у полевой мыши 14,1%, у желтогорлой — 13,0%, у лесной — 11,9%. На относительное увеличение олекранона у роющих грызунов указывают также Гамбарян (1953), Никольская (1954), Кулаева (1956), Назарова (1958).

Как видно из таблицы 2, относительные длины тазовых костей полевой и лесной мышей почти одинаковы. Желтогорлая мышь имеет наиболее удлиненную тазовую кость. При сопоставлении тазовых костей обращает на себя внимание ширина лобковой кости — наибольшая она у желтогорлой мыши и наименьшая у полевой (таблица 2). Ширина лобковой кости в данном случае берется средняя для самцов и самок.

На тазовых костях всех трех видов мышей хорошо видны половые отличия, описанные Кулаевой (1949) для серых полевок, а именно: у самок лобковая и седалищная кости, окружающие bogaten obliquatum, вытянуты; лобковая кость самок, по сравнению с лобковой костью самцов, сужена; так, они составляют в % от длины тазовой кости:

Полевая мышь — для ♀♀ 4,3, для ♂♂ — 6,7;

Лесная мышь — . . . 3,7, . . . — 5,3;

Желтогорлая мышь — . . . 3,2, . . . — 4,2;

Бедро, как и остальные кости конечностей, у полевой мыши укорочено (таблица 2). Как видно на рисунке, 3-й вертлуг бедренной кости полевой мыши без перерыва переходит в большой вертлуг. У желтогорлой мыши он прерывается и непосредственно в большой вертлуг не переходит. Наиболее широкая и утолщенная бедренная кость у полевой мыши, а наиболее тонкая и узкая у лесной.

Суставный блок для коленной чашечки у полевой мыши более узкий, чем у желтогорлой и лесной. Ширина его в % от диаметра нижнего эпифиза бедра составляет у полевой мыши 37,5%, у лесной 44,8% и у желтогорлой 46,1%.



Рис. 3. Бедро.

I. Полевая мышь, II. Лесная мышь, III. Желтогорлая мышь. а) третий вертлуг бедрной кости.

Наиболее тонкую и длинную голень имеет лесная мышь. У желтогорлой и лесной мышей голень относительно одинакова по длине. Большеберцовая кость полевой мыши, по сравнению с той же костью лесной и желтогорлой мышей, изогнута, гребень ее ясно виден, и она значительно шире узкой, относительно прямой большеберцовой кости лесной мыши. Голень желтогорлой мыши по изогнутости и относительной длине занимает промежуточное положение между 2-мя предыдущими.

Чем вызваны такие различия в строении бедра и голени мышей рода *Apodemus*, мы пока сказать не можем.

ЛИТЕРАТУРА

Астанин Л. П. Морфологическая характеристика видов рода *Apodemus*. Изв. научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XIX, в. II, Ленинград, 1936.

Виноградов Б. С. К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих. Труды Зоологич. ин-та АН СССР, т. VIII, в. 1.

Гамбари П. П. Роль остистого отростка второго грудного позвонка некоторых грызунов. Зоологич. журн. АН СССР, т. XXX, в. 2, 1951. Адаптивные особенности передних конечностей слепца. т. I, в. VIII. Зоологич. сборн. АН Армян. ССР, 1953.

Кулаева Т. М. Материалы по экологии филина. Извест. КФАН СССР, в. I, 1949. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР. Автореферат диссертации, Ленинград, 1956.

Назарова И. В. Экологоморфологический очерк серых полевок Волжско-Камского края. 1958. Настоящий сборник.

Никольская В. Н. Особенности строения конечностей некоторых млекопитающих в связи с лазающим образом жизни. Автореферат диссертации, Ленинград, 1954.

Попов В. А., Миронов Н. Ф. Материалы по экологии желтогорлой мыши. Известия КФАН СССР, в. I, 1949.

Попов В. А. Анатомические исследования как один из методов экологического анализа. Тезисы докладов II-й экологической конференции, Киев, 1951. Результаты изучения и реконструкции фауны наземных позвоночных животных за 30 лет ТАССР. Известия КФАН СССР, в. 3, 1952.

Б. В. НЕКРАСОВ.

ФУНКЦИОНАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ ВЬЮРКОВЫХ ПТИЦ

Часть первая

Семейство вьюрковых (*Fringillidae*) представляет собой обширную систематическую группу, охватывающую около 122 видов—Майр и Амадон (Mayr E. and Amadon D., 1951). Представители его распространены по всему свету, за исключением Мадагаскара, Австралии, Океании и Антарктики, явно преобладая в северной умеренной зоне, и заселяют самые различные биотопы. Многие виды вьюрков достигают очень высокой численности. Это — явно процветающая группа, обнаружившая большие приспособительные возможности. Одной из самых важных особенностей птиц семейства вьюрковых, отличающей их от большинства других воробьиных, является весьма далеко зашедшее приспособление к зерноядности, которое в первую очередь отразилось на строении их челюстного аппарата. Все птицы этого семейства имеют массивные коницкие клювы, образуя вместе с родственными семействами ткачиковых (*Ploceidae*) и овсянок (*Emberizidae*) группу конусоклювых. Разные виды (иногда роды) вьюрков приспособились к преимущественному питанию семенами и плодами определенных групп высших растений, в связи с чем у них выработались специфические видовые или родовые приемы кормодобывания. Диапазон растительных кормов, используемых всеми видами этого семейства, весьма велик, охватывая самые различные группы высших растений, как древесных, так и травянистых. В результате мы видим в строении челюстного аппарата современных вьюрковых птиц большое разнообразие. Сказанное относится как к величине и форме клюва, так и к развитию челюстной мускулатуры. Однако до сих пор в орнитологической литературе уделяется мало внимания морфологическим адаптациям этой интересной группы. Тщательному сравнительному экологоморфологическому исследованию подверглось лишь подсемейство галапагосских дарвиновых вьюрков (*Geospizinae*), адаптивную радиацию которых изучал Лэк (Lack D., 1949).

Несмотря на то, что биология вьюрков европейской фауны изучена довольно хорошо, экологоморфологических работ, посвященных отдельным видам, существует очень мало. В статье Фидлера (Fiedler W., 1951) содержатся описания челюстной мускулатуры ряда видов европейских вьюрков, однако функциональное обоснование описанных различий в строении челюстного аппарата в ней отсутствует. Сравнительно хорошо изучены в этом отношении лишь клести, издавна привлекавшие внимание многих исследователей, и дубонос, которому посвящена специальная статья Симса (Sims R. W., 1955)..

Исходя из вышеприведенного можно считать своевременной постановку вопроса о функциональном значении особенностей челюстного аппарата различных видов, выяснению которого и посвящена настоящая статья.

В статье рассматриваются 18 видов из семейства выорковых фауны Европейской части СССР, а также три вида семейства овсянок и два вида семейства ткачиковых, привлекавшиеся в качестве сравнительного материала:

Данное исследование основывалось на полевых наблюдениях над изучаемыми птицами, на дополнительных наблюдениях в неволе, на морфологическом изучении фиксированных в жидкостях экземпляров и на широком использовании литературы, как отечественной, так и зарубежной.

Как известно, выорковые птицы заглатывают различные семена, которые являются их основной пищей, не целиком, а предварительно очищают их от твердых наружных оболочек—шелушат их.

В работе Шварца (Schwartz M., 1908) шелущение семян выорками ставится в связь с особым строением их клюва, в частности, рогового неба, однако автор не объясняет, как происходит этот процесс.

Длительные наблюдения над пятнадцатью видами европейских выорков в условиях клеточного содержания позволили вскрыть механизм шелущения семян у этих птиц, причем выяснилось, что этот механизм является общим, единым для всех исследованных нами выорковых. Правда, у некоторых родов, например, у дубоносов, замечаются уклонения от описываемого ниже общего типа, но эти уклонения являются лишь его модификациями.

Способность выорков очищать семена от твердых наружных оболочек связана с особым устройством их челюстного аппарата. Толстый, крепкий клюв этих птиц имеет обычно конусообразную или оживальную¹ форму и одет мощной рамфотекой, которая достигает особенно значительной толщины и твердости на небе и на режущем крае нижней челюсти (рис. 2, а). Роговое небо выорков имеет поверхность сложной формы. Оно снабжено несколькими продольными валиками, общее количество которых может достигать семи. Наиболее обычным является следующее расположение небных валиков: по срединной линии неба проходит один продольный валик, книзу от него—пара промежуточных валиков, а между последними и режущим краем надклювья (*tomia*)—пара боковых валиков (Рис. 1, а). Каждый боковой валик отходит от переднего конца срединного валика в непосредственной близости от края надклювья, далее следует вдоль неба до конца рамфотеки, становясь все выше и все более удаляясь от края надклювья. Между *tomia* и боковым валиком образуется про-

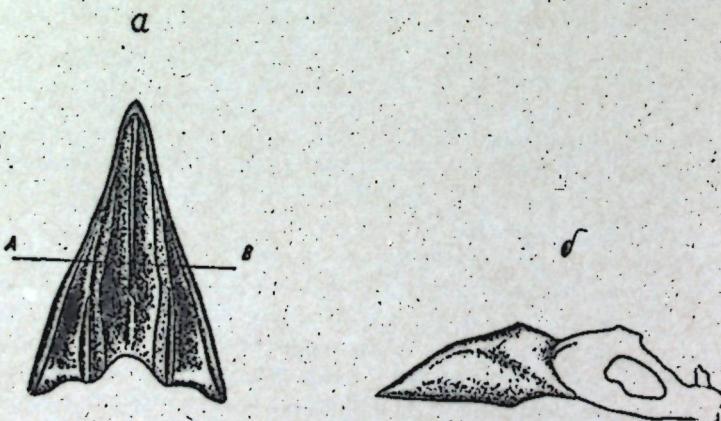


Рис. 1. а) Роговое небо зеленушки. б) Нижняя челюсть зеленушки, вид сбоку.

¹ Оживальная форма—форма зажургленного конуса.

дольное углубление, боковая борозда, достигающая наибольшей ширины и глубины ближе к основанию клюва.

У некоторых форм, например, у родов *Phygilla* и *Coccothraustes*, промежуточная пара валиков совсем отсутствует. Поверхностным структурам рогового неба у выорков соответствуют сходные образования на костном небе, где у всех видов хорошо прослеживаются один срединный и два боковых валика. Срединный и промежуточный валики обычно невелики, наибольшей величины всегда достигает боковой валик, ограничивающий изнутри боковое углубление. Ротовой край подклювья, заостренный наподобие лезвия ножа, при закрытом клюве как раз входит в это углубление, касаясь его дна. Происходит это потому, что наружная боковая поверхность рамфотеки нижней челюсти не вертикальна, а склонена (имеет наклон) книзу—вверх. Образуемый краем подклювья острый гребень достигает наибольшей высоты ближе к основанию клюва соответственно наибольшей глубине боковой борозды (рис. 1, б), равным образом основание его достигает на этом участке наибольшей толщины. Боковая борозда рогового неба в совокупности с острым краем подклювья и очень подвижным языком образует у выорковых весьма совершенный дробяще-шелущий аппарат.

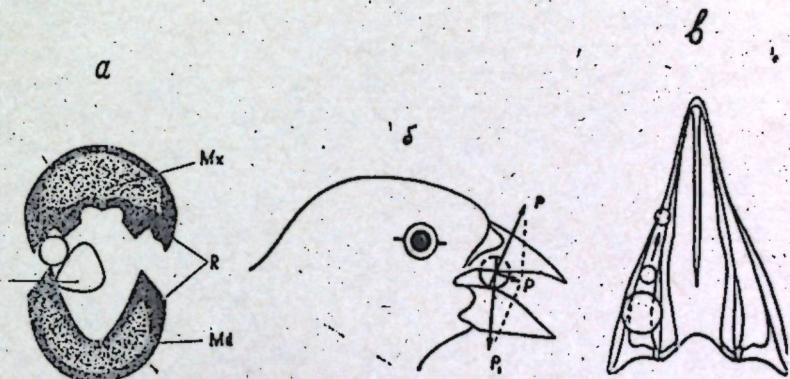


Рис. 2. Расположение зерна в клюве выорковой птицы (зеленушки) и действующие на него силы.

а) поперечный срез клюва,

б) вид клюва сбоку,

в) схема заклинивания зерен в боковой небной борозде.

Mx—верхняя челюсть, M—нижняя челюсть, R—рамфотека, L—язык.

Механическая обработка семян в клюве выорковой птицы происходит по следующей схеме. Птица схватывает зерно кончиками челюстей, подводит под него конец языка и языком перемещает его к краю клюва ближе к его основанию. В результате зерно устанавливается в проксимальной половине клюва сбоку, с одной стороны (безразлично, правой или левой) таким образом, что его продольная ось расположена вдоль бокового углубления неба¹. При смыкании челюстей острый край подклювья надавливает снизу на зерно. Чтобы птица могла теперь беспрепятственно расколоть оболочку семечка, нужно, чтобы последнее было надежно зафиксировано в приданном ему положении и не могло бы избежать прилагаемого к нему давящего усилия челюстей. Из рисунка 2, а видно, что если обрабатываемый в клюве предмет подвергается снизу давлению края нижней челюсти, то он предохраняется от смещения книзу свишающим вниз режущим краем надклювья, а от соскальзывания внутрь клюва—боковым валиком. Кроме того, при раскусывании семян

¹ Подавляющее большинство семян, употребляемых в пищу выорками, имеют более или менее вытянутую, удлиненную, реже округлую форму.

вьюрки всегда поддерживают их изнутри-снизу языком. При этом язык отведен вбок, в ту сторону, на которой расположено зерно, и наклонен в эту сторону, касаясь зерна своей верхней поверхностью (спинкой). Однако можно почти с уверенностью сказать, что равновесие обрабатываемого предмета в момент сжатия челюстей достигается без помощи языка, т. к. давление, оказываемое на него языком, ничтожно в сравнении с усилиями прилагаемыми к зерну в точках его соприкосновения с челюстями. Роль языка при обработке семян в клюве будет показана ниже. Таким образом, возможность поперечных смещений зерна в клюве исключается, однако оно может еще сдвигаться в продольном направлении, вдоль боковой небной борозды, как яствует из рисунка 2, б. Поскольку силы P_1 и P_2 , действующие на раскалываемый в клюве предмет в точках соприкосновения его с надклювьем и подклювьем, направлены под некоторым углом друг к другу, то их результатирующая R будет стремиться вытолкнуть этот предмет из клюва вперед. В случае небольшой поверхности соприкосновения зерна с челюстями простая сила трения, противодействующая такому перемещению, может оказаться недостаточной. Однако здесь приходит на помощь еще одно приспособление. Именно, расстояние между боковым небным валиком и краем надклювья постепенно уменьшается, и пространство между ними к концу клюва почти сходит на нет. Зерно, перемещаясь вперед по сужающейся борозде, обычно неминуемо заклинивается между внутренней поверхностью края надклювья и боковым небным валиком (Рис. 2, в). Теперь уже любые дальнейшие перемещения зерна, исключены, пока сжаты челюсти птицы; зерно надежно зафиксировано в дробящем аппарате клюва, и давящее усилие, которое способны развить, челюстные мышцы, может быть использовано полностью. Наблюдения над различными вьюрками показывают, что расположение обрабатываемого предмета в клюве, действительно, зависит от его величины: чем мельче семена, тем ближе к концу клюва устанавливает их птица при раокусывании. Это вполне соответствует и распределению давящих усилий в разных точках клюва. Именно, чем дальше зерно расположено от основания клюва, а следовательно, и от точек приложения к челюстям силы жевательных мышц, тем меньшему давящему усилию оно подвергается. Но, с другой стороны, чем меньше размер зерна, тем меньшее давящее требуется для его раскусывания, т. к. в общем можно утверждать, что с уменьшением размеров семян уменьшается и прочность их оболочек¹.

Когда зерно окончательно установлено в клюве птицы, ее челюсти начинают смыкаться, острый край подклювья надавливает снизу на оболочку зерна и раскалывает или взрезает ее (Рис. 3, а). Затем начинается самый процесс шелушения, который протекает следующим образом.

Птица вставляет острый край (лезвие) подклювья в образовавшуюся в оболочке зерна щель. Последующие движения челюстей при шелушении довольно сложны. Здесь имеют место, во-первых, движения надклювья и подклювья относительно друг друга в вертикальном направлении, т. е., движения открывания — закрывания клюва, происходящие с очень большой частотой и очень малой амплитудой, во-вторых, такого же характера горизонтальные, боковые смещения нижней челюсти относительно верхней: Оба этих движения складываются, и в результате траектория движения какой-нибудь точки края нижней челюсти на поперечном срезе клюва будет представлять собой эллипс, вытянутый в вертикальном направлении; а последовательность движения при этом такова (если взять самую нижнюю точку траектории за исходную): кверху-наружки — кверху-внутрь — книзу-внутрь — книзу-наружки. Иначе говоря, «шелуша-

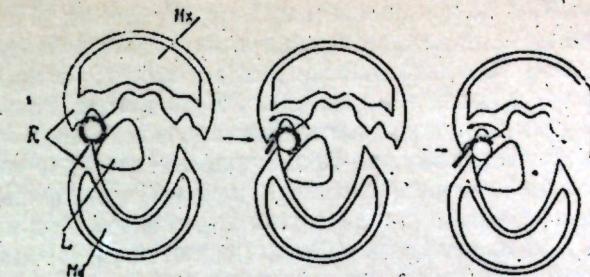


Рис. 3. Механизм шелушения семян в клюве вьюрковой птицы (поперечный разрез клюва). а, б, в — последовательные стадии шелушения.

щие» движения челюстей вьюрка по своему характеру напоминают жевательные движения многих млекопитающих. При каждом смыкании челюстей режущий край подклювья все дальше внедряется между оболочкой семечка и его ядрышком; отделяя их друг от друга (Рис. 3, б, в).

В течение всего времени обработки зерна оно находится в соприкосновении с языком, расположение которого по отношению к зерну описано выше. При каждом размыкании челюстей язык немного подвигает семечко кнаружи, кроме того, поворачивает его вокруг его продольной оси¹ на некоторый угол, так что оно вращается в клюве в направлении, противоположном встречному движению лезвия подклювья. Таким путем оболочка семечка постепенно отделяется от ядрышка и выходит из клюва вбок в распластанном виде, свешиваясь вниз и, в конце концов, выпадая из клюва. В процессе шелушения зерна фиксация его происходит лишь в моменты смыкания челюстей, т. е. только тогда, когда она действительно необходима. Наоборот, в моменты размыкания челюстей выступает необходимость свободного перемещения зерна в клюве птицы с целью более удобного расположения его для дальнейшей обработки. Это перемещение производится языком в интервалах между смыканиями челюстей. Следует отметить, что при раскалывании и шелушении семян нижняя челюсть всегда бывает несколько смещена в ту сторону, на которой находится обрабатываемый предмет.

При неравномерной толщине оболочек поедаемых вьюрками семян или плодов, то-есть, если в оболочках имеются источники, швы и т. п., птицы обычно располагают эти семена в клюве так, чтобы их оболочка раскалывалась по шву. В качестве примера можно привести семена кипопли, которые имеют оболочку, состоящую из двух половинок, соединенных швом. Вьюрки устанавливают их в клюве всегда так, что плоскость шва ориентируется вертикально и параллельно боковой небной борозде, так что лезвие подклювья давит как раз на шов, расчленяя оболочку на две половинки. Нетрудно оценить приспособительное значение этой плавки вьюрковых птиц, т. к. совершенно очевидно, что раскалывание оболочек семян по шву требует значительно меньшего давящего усилия, чем раздавливание оболочек тех же семян при любой иной ориентировке их в клюве. Речь шла здесь пока о шелушении таких семян, у которых оболочка легко отстает от ядрышка. Но вьюрки без особых затруднений очищают даже зерна злаков, у которых оболочки, в отличие от большинства других семян, не отделяются свободно от ядрышка, а совершают прирастанием к муцинистому содержимому — эндосперму. При поедании таких зерен вьюрки, расположив их обычным образом в клюве, взрезают их оболочку по хорошо заметному шву, а затем эндосперм отделяется от оболочки, которая как бы выкабливается такими же дви-

¹ В случае шарообразной формы зерна продольной осью здесь будет считаться ось, параллельная боковой борозде.

¹ Хотя с уменьшением размеров семян относительная толщина, а следовательно, и прочность их оболочек возрастает, абсолютные значения этих величин уменьшаются.

жениями челюстей, как при шелушении других семян. Интересно отметить, что различные жесткие семена, например, семена березы, различных маревых, щирицы и т. п., выорковые птицы обычно захватывают клювом не по одному, а сразу по несколько. В то время, как одно семечко очищается от оболочки, остальные лежат в ротовой полости, дожидаясь своей очереди и, повидимому, не мешая работе языка и челюстей. Очищенные от оболочек небольшие семена выорки проглатывают целиком, но более крупные семена и плоды, например, семена подсолнечника, калины, крушины и т. п., они, как правило, после шелушения дробят, размельчают на несколько частей, помещая их описанным выше способом в свой дробяще-шелушащий аппарат. Движения челюстей при этом ничем не отличаются от движений, имеющих место при шелушении. В данном случае еще больше, чем при шелушении, обращает на себя внимание сходство с жевательными движениями млекопитающих, хотя, разумеется, это размельчение носит примитивный характер и не является еще настоящим разжевыванием. Тем не менее, для птицы весьма полезна даже такая примитивная механическая обработка пищи, так как она ускоряет ее переваривание. Любопытно, что при поедании мягких кормов, не требующих никакой механической обработки (муравьиные куколки, мякоть спелого яблока) выорки воопределяют те же движения, которыми они пользуются при раздроблении обычных для них твердых кормов, то есть, пытаются размельчать, «разжевывать» их. Это свидетельствует о том, что такой образ действий является для птиц данного семейства глубоко укоренившимся, представляя собой безусловно-рефлекторный ответ на любую пищу, попадающую в их ротовую полость. В связи с описанными выше особенностями работы клюва выорковых птиц при шелушении семян стоит неравномерное развитие его рамфотеки, которая достигает особой мощности лишь в области самого дробяще-шелушащего аппарата, то есть бокового небного валика и наружного края надклювья, а также гребня, образуемого режущим краем подклювья. Поскольку их челюстям приходится испытывать большие нагрузки при раскусывании твердых оболочек семян, понадобилось также укрепление их костной основы, что выразилось как в приобретении большей массивности надклювья, так и в значительном увеличении длины симфиза нижней челюсти по сравнению с большинством других воробьиных птиц. В строении челюстного аппарата выорков остается невыясненной роль срединного и промежуточных валиков рогового неба. Они никогда не достигают такого развития, как валики боковой пары, а промежуточные валики, как уже упоминалось выше, могут и совсем отсутствовать.

Здесь уместно вспомнить, что и на костном небе отсутствуют образования, соответствующие промежуточным валикам рогового неба. Шварц в упомянутой выше статье (1908) предполагал, что все небные валики служат для предохранения зерна от поперечного смещения в клюве в момент раскалывания оболочки зерна. Однако по нашим наблюдениям срединный и промежуточные валики не имеют прямого отношения к процессу раскусывания и шелушения семян, так как любые семена, независимо от их размеров, во время шелушения соприкасаются только с боковым валиком. Остается только предположить, что эти валики играют некоторую роль на стадии, предшествующей шелушению. Захватив в клюв семечко или плод, птица иногда подолгу перемещает его языком во рту, стараясь придать ему наиболее удобное для обработки положение. Это бывает, как правило, при крупных размерах захваченного предмета. Срединный и промежуточные небные валики, повидимому, помогают фиксации в промежуточных положениях перемещаемого в клюве предмета, препятствуя его поперечным смещениям.

Большой интерес представляет сравнение выорков с птицами близко родственных семейств ткачиковых и овсяниковых, равным образом при-

способившихся к питанию семенами. В нашем распоряжении было только два вида ткачиков, домовый, *Passer domesticus* L, и полевой, *P. tonsanus* воробы, еще недавно относимые систематиками к выоркам. Принадлежность рода *Passer* к семейству ткачиковых была впервые установлена Сушкиным, который отнес их к особому подсемейству *Passerinae* (1923). Сушкин показал, что важным систематическим критерием является строение рогового неба, которое у рода *Passer* вполне типично для ткачиковых, т. е. снабжено тремя продольными валиками, из которых один, очень узкий, проходит по срединной линии неба, а два боковых валика, в отличие от выорков, значительно расширяются кзади, образуя лировидную фигуру (рис. 4, а). У представителей подсемейства *Passerinae*, в том числе у рода *Passer*, кроме того, срединный валик сзади заканчивается небольшим, но четко обозначенным утолщением, а боковые валики, тесно примыкающие к каудальному концу срединного, связаны позади него узкой поперечной перемычкой (Сушкин, 1927). Как и у выорков, заостренный край подклювья входит при закрытом клюве в боковое продольное углубление, расположение между ротовым краем надклювья и боковым небным валиком. Таким образом, воробы по устройству челюстного аппарата весьма близки к выорковым. Как и последним, воробым свойственна повадка шелушения семян. Однако, кроме уже названных выше структурных особенностей, легко заметить в челюстном аппарате воробьев следующие отличия по сравнению с выорками: боковые валики их рогового неба сравнительно низки, а ограниченные ими боковые продольные углубления — неглубоки (рис. 4, б). Гребень, образуемый краем подклювья, ниже и значительно тупее, чем у выорковых (рис. 4, б, в). Иными словами, эти отличия можно было бы охарактеризовать, как черты менее высокой специализации челюстного аппарата.

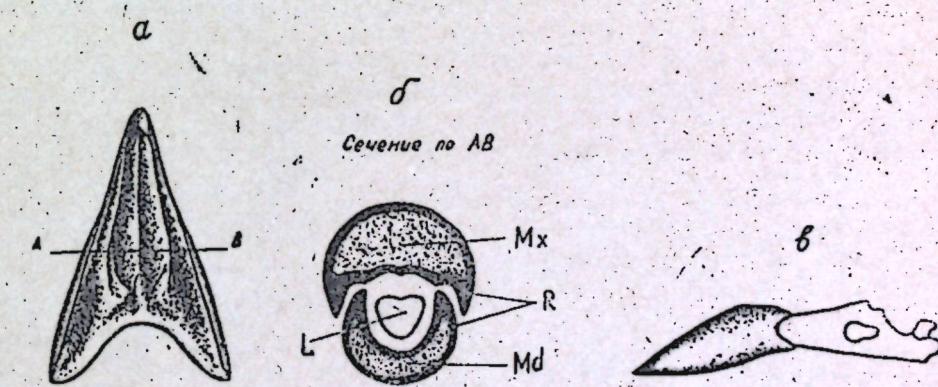


Рис. 4. Челюстной аппарат домового воробья.
а) роговое небо;
б) поперечный срез клюва;
в) нижняя челюсть, вид сбоку.

Из имеющихся в литературе сведений о питании рассматриваемых двух видов воробьев известно, что состав пищи у обоих видов весьма сходен. В их рационе преобладает растительная пища, за исключением короткого периода в конце весны — начале лета. Позднее воробы всецело переключаются на питание созревающими, еще мягкими зернами культурных злаков (пшеница, просо, овес, ячмень) и недозрелыми семенами других сельскохозяйственных культур (конопля, подсолнечник), а также различными ягодами и плодами, склевывая, например, посевы культурных злаков больше всего страдают от воробьев во время вызревания и в

значительно меньшей степени — после созревания, то есть, когда зерна затвердевают. В конце лета и в начале осени воробы обоих видов в значительной степени переходят на семена сорняков.

И здесь в составе их пищи можно подметить известную закономерность: поедаются либо семена диких злаков, всегда имеющие мелкие размеры, либо мелкие семена некоторых других травянистых растений, а в зимнее и ранневесенне время к семенам и зернам добавляются почки плодовых деревьев и кустарников. Таким образом, изучение имеющихся сведений по питанию домового и полевого воробьев приводит к заключению, что в составе их пищи преобладают либо мягкие корма, каковые созревающие семена различных сельскохозяйственных культур, главным образом культурных злаков, ягоды, плоды и почки фруктовых деревьев, либо мелкие семена травянистых растений с тонкими, слабыми оболочками. Механическая обработка в клюве таких растительных кормов не требует от птицы ни больших мускульных усилий, ни совершенного устройства дробящего-шелушащего аппарата клюва.

Воробы обычно собирают семена с земли, либо выклевывают зерна из колосьев, что не требует каких-либо особых приемов, а следовательно, и особых морфологических приспособлений. Клювы воробьев, по форме близкие к пологому конусу, но слегка вздутые (рис. 5, а, б)¹ больше всего напоминают клювы наименее узко специализированных форм выорковых. Наблюдения над обоими видами воробьев в неволе показывают, что применяемые ими приемы механической обработки семян в клюве весьма близки к тем, которые наблюдаются у выорков, однако они менее совершенны. Следует отметить, что даже стремление очищать поедаемые семена от оболочек выражено у воробьев слабее, чем у выорков, и они шелушат семена менее искусно и более медленно, чем последние. Например, поедая семена конопли, воробы дробят их оболочки на куски неправильной формы, в отличие от выорков, которые всегда раскалывают оболочку этих семян на две половинки по шву. Упомянутое различие обусловлено тем, что выорки всегда располагают семена в клюве таким образом, чтобы плоскость шва была ориентирована вдоль боковой небной борозды и вертикально, тогда как воробы устанавливают семена в клюве как придется. Крупные зерна культурных злаков: овса, пшеницы — воробы даже не пытаются очищать от их собственной оболочки, они

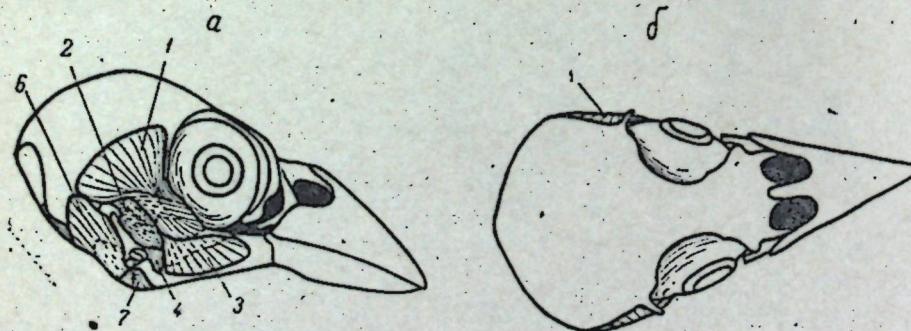


Рис. 5. Голова полевого воробья с отпрепарированной поверхностью челюстной мускулатурой.

а) вид сбоку;
б) вид сверху.

1. Musculus adductor mandibulae externus, ростральная доля; 2. То же, каудальная доля; 3. То же, центральная доля; 4. M. adductor posterior; 5. M. depressor mandibulae; 6. M. stylo-hyoideus; 7. M. genio-hyoideus.

¹ Все рисунки голов с отпрепарированной челюстной мускулатурой для удобства сравнения приведены к одному размеру таким образом, что расстояние между ростральным краем орбиты и каудальным краем черепа сделано везде одинаковым.

лишь дробят их на куски и в таком виде проглатывают, в то время как выорки обязательно удаляют эту оболочку, поедая только эндосперм.

Это свидетельствует о том, что повадка шелушения у воробьев не так глубоко укоренилась, как у выорков. Все сказанное здесь о воробьях позволяет заключить, что они менее специализированы к механической обработке зерновых кормов (семян).

Имеющиеся в нашей литературе весьма исполненные данные по питанию других представителей подсемейства Passerinae фауны СССР позволяют все же отметить у них ряд особенностей, общих всем видам этой группы. Так, во-первых, они питаются либо поспевающими зернами культурных злаков и недозрелыми семенами других сельскохозяйственных культур, либо мелкими семенами трав, отдавая предпочтение злакам, почками, зелеными частями травянистых растений, и, во-вторых, разыскивают и добывают свой корм, как правило, на земле. Следовательно, всем этим птицам свойственно питание такими растительными кормами, которые сравнительно легко добываются и в большинстве своем не требуют тщательной механической обработки.

Сообразно с этим и строение клюва птиц подсемейства Passerinae не обнаруживает черт высокой специализации, свойственных большинству выорковых, и даже наименее узко специализированным выоркам они значительно уступают в искусстве шелушения семян. Однако вполне возможно, что подсемейство Passerinae является значительно уклоняющейся частью весьма обширного и разнообразного семейства ткачиковых.

Птицы семейства овсянковых, по строению челюстного аппарата существенно отличаются от выорковых. Клюв большинства овсянок Старого Света в большей или меньшей степени сужен, сжат с боков в дистальной половине и всегда имеет резкий перегиб, излом вниз на уровне передней части ноздри (рис. 6, а, б). Роговое небо сзади не заходит

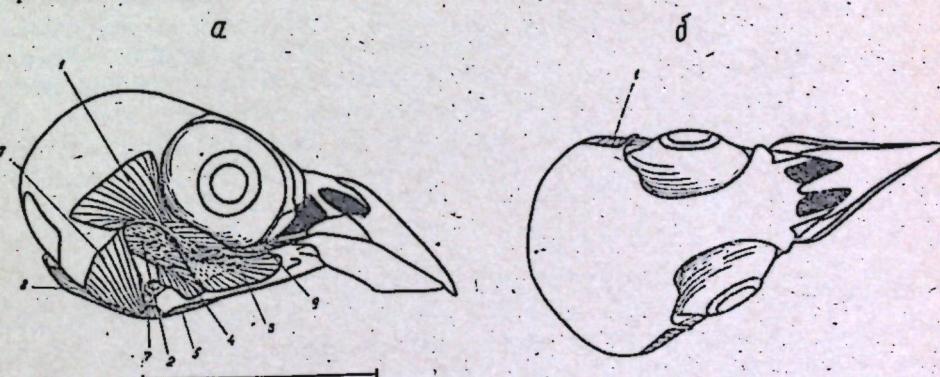


Рис. 6. Голова обыкновенной овсянки.

а) вид сбоку;

б) вид сверху.

9. M. pseudotemporalis superficialis

далее линии этого перегиба, (следовательно, режущий край надклювья каудальному от линии перегиба не ороговевает). Небо у овсянок уплощенное, в отличие от глубокого вогнутого, сводчатого неба выорковых и ткачиковых. Три продольных валика рогового неба, расширяясь кзади, у большинства видов сливаются, образуя бугор, занимающий каудальную третью или даже половину рогового неба (рис. 7, а). Как правило, наружный край надклювья отделен от бокового небного валика боковым продольным углублением, в которое входит острый край подклювья. Однако, у некоторых овсянок край надклювья в области небного бугра подвернут внутрь и сливается с поверхностью неба. К числу таких видов относится обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella* L., у которой,

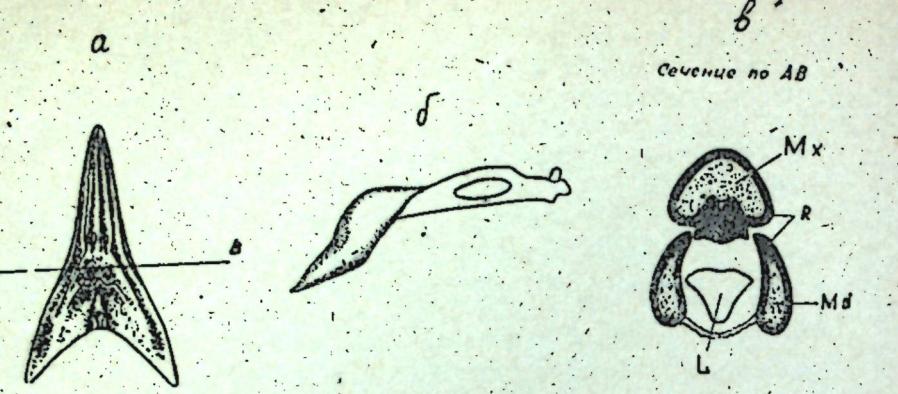


Рис. 7. Челюстной аппарат обыкновенной овсянки.

- а) роговое небо;
- б) нижняя челюсть, вид сбоку;
- в) поперечный срез клюва.

благодаря подогнутому краю надклювья боковое углубление неба развито очень слабо, а в области небного бугра оно совсем сглажено, так что поверхность неба латерально от бугра стала совсем плоской (рис. 7). А у просянки, *Emberiza calandra* L., остаток боковой небной борозды заметен лишь в вершинной трети неба, и край надклювья настолько подогнут внутрь, что боковая поверхность рамфотеки надклювья плавно переходит непосредственно в поверхность необыкновенно высокого и сжатого с боков небного бугра (рис. 8, б). Шестакова (1937) описала у овсянок ряд переходов от типичного строения рогового неба к только что описанному, образующих морфологический ряд, в котором крайними формами являются, с одной стороны желтогорлая овсянка (*Emberiza elegans* Temm), у которой край надклювья лишь слегка утолщен и втянут внутрь, с другой стороны — просянка и приближающаяся к ней обыкновенная овсянка. Режущий край подклювья у овсянок всегда в большей или меньшей степени подогнут внутрь, образуя выемку, расположенную как раз напротив небного бугра. Эта выемка лучше выражена у овсянок с подвернутым краем надклювья, достигая наибольшего развития у просянки, у которой край подклювья под небным бугром резко подвернут внутрь и на этом участке утолщен и закруглен (рис. 8, а, б).

Как известно, овсянки, подобно выоркам, всегда освобождают от оболочек поедаемые ими семена. Упомянутые различия в морфологии челюстного аппарата разных видов овсянок заставляют предположить, что и механизм шелушения семян у овсянок с разным строением рогово-

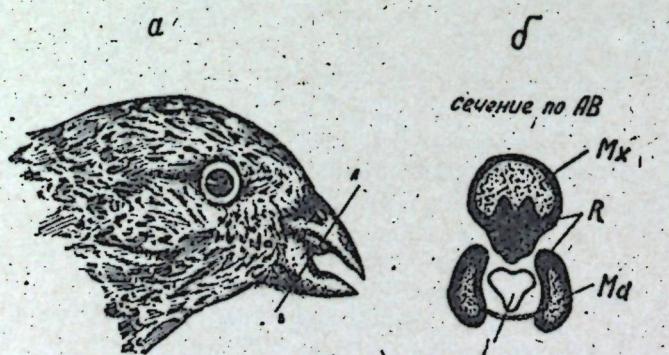


Рис. 8. Челюстной аппарат просянки.

- а) голова с полуоткрытым клювом, (вид сбоку);
- б) поперечный срез клюва.

го неба неодинаков. Мы имели возможность наблюдать в неволе два вида этого семейства: обычновенную и камышевую, *Emberiza sch. schoeniclus* L., овсянок, — относящихся по устройству челюстного аппарата к двум различным описанным выше группам. У камышевой овсянки небный бугор совсем невысокий, закругленный, так что он даже не виден сбоку при открытом клюве птицы (рис. 9, а), и отделен от края надклювья хорошо развитой боковой бороздой (рис. 9, б). Выемка на краю

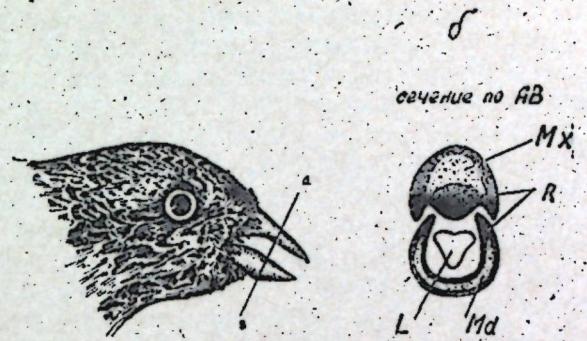


Рис. 7. Челюстной аппарат камышевой овсянки.

- а) голова с полуоткрытым клювом, (вид сбоку);
- б) поперечный срез клюва.

подклювья выражена слабо. Оказалось, что мелкие семена двудольных растений камышевая овсянка шелушит по «выорковому» типу, то есть помещает их в боковую небную борозду с одной стороны клюва и раскалывает их оболочку, надавливая на нее заостренным краем подклювья. Однако семена злаков, которые обычно сильно вытянуты в длину, обрабатываются камышевой овсянкой совершенно иначе. Птица располагает зерно языком поперек клюва, так что оно ложится как раз в выемку, образуемую краями подклювья; при закрывании клюва небный бугор надавливает на оболочку зерна, которое снизу поддерживается языком. При этом способе шелушения семян овсянка быстро чередует смыкания — размыкания челюстей, причем в моменты размыкания челюстей она быстро вращает язык зерно вокруг его продольной оси, кроме того, более крупные зерна злаков часто переворачиваются в клюве на 180° в горизонтальной плоскости, то есть, конец зерна, направленный первоначально влево, ориентируется направо и наоборот. Движения челюстей овсянки при шелушении семян осложняются еще тем, что, благодаря перегибу клюва, в части, расположенной рострально от перегиба, происходят продольные смещения подклювья относительно надклювья: при закрывании клюва подклювье немного скользит назад по надклювью (рис. 10). Как видно из рисунка, скорость движения конца подклювья при закрывании клюва (вектор V^1) можно разложить на две взаимно перпендикулярные составляющие, из которых V^1 будет означать скорость перемещения данной точки в вертикальном направлении, а V^2 — скорость ее продольного перемещения. Благодаря такому продольному движению нижней челюсти при шелушении зерна в клюве овсянки происходит некоторое перекатывание его вдоль клюва, носящее возвратно-поступательный характер, так что зерно вращается вокруг своей продольной оси, перпендикулярной продольной оси клюва. Псевдомому, выемка подклювья при этом предохраняет зерно от излишнего смещения вдоль клюва в момент наибольшего сближения челюстей, когда оболочка зерна испытывает максимум давления со стороны небного бугра. В результате этих движений внешняя оболочка зер-

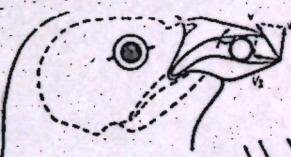


Рис. 10. Движение челюстей овсянки при обработке зерна в клюве (схема).

на! быстро отстает от него и выбрасывается птицей изо рта. Такой способ механической обработки семян в клюве является уже специфическим «овсяночным», будучи связан с особенностями строения клюва, присущими только этому семейству (наличие небного бугра и подогнутых краев подклювья, образующих выемку). Повидимому, большинство видов овсянок, имеющих типичное для семейства строение рогового неба, пользуется обоими способами, причем переход к «овсяночному» способу неизбежен во всех случаях поедания более крупных семян, т. к. ротовая полость овсянок очень мала, благодаря сжатому с боков клюву, уплощенному роговому небу и сближенным краям подклювья, а боковая небная борозда в соответствии с этим очень узка. Обыкновенная овсянка, которая почти совсем лишена боковой небной борозды, практически уже не может пользоваться «вьюрковым» способом шелушения семян и, действительно, все предлагаемые ей семена она пытается шелушить лишь описанным выше «овсяночным» способом, к которому клюв этой птицы приспособлен в большей степени, чем у большинства других видов данного семейства. Небо обыкновенной овсянки снабжено высоким, резко выступающим в профиль бугром, а край подклювья сильно подогнут внутрь, образуя явственную выемку. Если учесть, что описанные особенности строения челюстного аппарата обыкновенной овсянки достигают своего крайнего выражения у просиянки, то становится совершенно очевидным, что «овсяночий» способ шелушения семян является для просиянки единственным возможным. По величине небного бугра эта овсянка превосходит все другие виды семейства. Наибольшего развития достигает у нее и выемка на краях подклювья, совершенно тупых и резко подвернутых внутрь в области бугра. Поскольку эти специфические овсяночные черты строения клюва выражены у просиянки наиболее ярко, у нее следует ожидать и наибольшего совершенства особого, присущего только овсянкам механизма шелушения семян. Итак, у птиц семейства овсянковых появился новый, специфический «овсяночный» способ шелушения семян, который вызвал соответствующие изменения в строении их челюстного аппарата. Последний в пределах рода *Emberiza* отличается большим разнообразием. С одной стороны, некоторые восточносибирские и дальневосточные виды овсянок (*E. spodocephala* Pall., *E. tristrami* Swinhoe, *E. chrysophrys* Pall) по строению рогового неба сохраняют сходство с вьюрками, так как у них небные валики не сливаются на всем протяжении рогового неба, а чебый бугор, образуемый расширением заднего конца срединного валика, развит очень слабо. Естественно предположить, что эта группа овсянок пользуется преимущественно «вьюрковым» способом обработки семян в клюве, а «овсяночий» способ находится здесь в зачаточном состоянии, в соответствии с чем находится слабое развитие обеспечивающих его структур. С другой стороны, группа овсянок с более западным распространением (*E. cirlus* L., *E. citrinella* L., *E. leucocephala* L., *E. calandra* L.), утрачивая боковую небную борозду, приобретает такое строение клюва, которое у наиболее специализированных форм этой группы совершенно исключает пользование «вьюрковым» способом шелушения семян. Наоборот, «овсяночий» способ достигает у них наибольшего совершенства. Представители двух других родов семейства овсянковых, имеющихся в нашей фауне, *Plectrophenax* и *Calcarius*, по строению клюва на выходят за пределы различий между разными представителями рода *Emberiza*, поэтому трудно ожидать у них каких-либо отличий в работе челюстного аппарата.

Отличия в образе жизни птиц семейства овсянок, по сравнению с вьюрками, вкратце, сводятся к тому, что все они являются более наземными птицами, добывающими свой корм всегда на земле, и что в составе

их пищи значительно большее место занимают животные корма. Из растительных кормов в их рационе преобладают молодые побеги трав и мелкие семена травянистых растений, которые подбираются с земли. Овсянки склевывают семена непосредственно с растений лишь в том случае, если они могут достать их с земли, то есть, только у совсем лизких трав (Науман, Naumann S. F., 1900). Из этого следует, что самый ассортимент растительных кормов, доступных овсянкам, значительноуже по сравнению с тем, который используется вьюрками. Меньшая растительноядность овсянок и отсутствие у них специальных приемов кормодобывания наводят на мысль об их меньшей специализации к механической обработке растительных кормов по сравнению с родственной группой вьюрковых птиц. С этим как будто согласуются и некоторые черты строения их челюстного аппарата. Клюв у овсянок заметно слабее, чем у вьюрков, в частности, нижняя челюсть менее прочна, обладая значительно более коротким симфизом. Как показал Шварц (1908), перегиб клюва, свойственный овсянкам, создает неблагоприятные условия для работы жевательной мускулатуры, уменьшая развиваемые ею давящие усилия по сравнению с прямым клювом, так что «изогнутые подклювья менее притоны для раскусывания зерен, чем прямолинейно проходящие нижние челюсти». Что касается челюстной мускулатуры овсянок, то она даже у наиболее растительноядных видов, какова, например, обыкновенная овсянка, заметно уступает по своему развитию мускулатуре большинства вьюрков (рис. 6, а, б; ср. также рис. 11 и последующие). Все это показывает, что челюстной аппарат птиц этого семейства неспособен к большим давящим усилиям, что подтверждается и непосредственными наблюдениями.

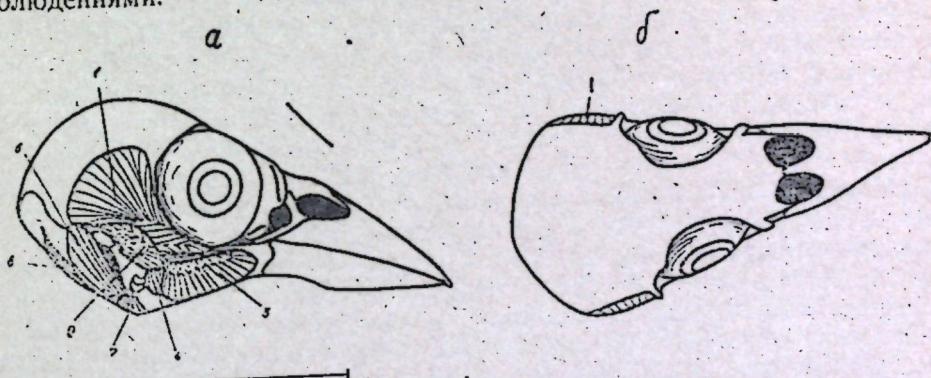


Рис. 11. Голова зяблика с отрециарированной поверхностью челюстной мускулатуры.
а) вид сбоку;
б) вид сверху.

Однако описанные особенности строения челюстного аппарата овсянок отнюдь не свидетельствуют о его примитивности. Наоборот, эти птицы по строению клюва являются наиболее отклоняющимися среди всех наших конусоклювых. Нельзя упускать из виду тот факт, что наибольшее сходство с вьюрками по строению клюва, в частности рогового неба, сохранили те виды овсянок, которые меньше всего связаны с растительной пищей (упомянутые выше сибирские и дальневосточные виды). В то же время характерные овсяночные черты строения клюва лучше всего выражены у видов, наиболее специализированных к питанию семенами, каковы обыкновенная овсянка и просиянка. Нам известно также, что эти черты возникли в связи с появлением у овсянок нового, специфичного для них способа механической обработки семян в клюве. Следовательно, птицы семейства овсянок тоже весьма сильно специализованы к питанию семенами, но характер этой специализации совершенно иной, чем у вьюрков.

¹ Речь идет не о собственной оболочке зерновки злака, а об одевающих ее цветочных и колосковых чешуях.

В настоящее время он не может считаться вполне выясненным в связи с недостатком сведений о составе растительных кормов этих птиц и роли отдельных видов кормов в их рационе. Но ясно, что эволюция челюстного аппарата овсянок шла не в сторону выработки больших давящих усилий, хотя отдельные виды могут, повидимому, составлять исключение в этом отношении. Здесь имеется в виду в первую очередь просняка, обладающая довольно мощным клювом: Науман (1900) отмечает, что большой клюв этой овсянки приспособлен преимущественно к шелушению семян с очень твердыми оболочками.

Выорки, ткачики и овсянки, вероятно, произошли от одного корня,¹ причем исходная предковая форма, повидимому, имела роговое небо с тремя продольными валиками и шелушила семена, помещая их в боковую небную борозду и воздействуя на них краем подклювья. В процессе последующей дивергенции этих трех групп наиболее заметные отклонения от исходного типа в механизме шелушения семян, а следовательно, и в строении челюстного аппарата, произошли у овсянок.

Приспособления к зернядности возникли в эволюции птиц независимо в нескольких совершенно различных систематических группах, достигнув разной степени совершенства. По характеру своих приспособлений к питанию семенами различные зернядные птицы могут быть разделены на две группы. Первая группа характеризуется заглатыванием зернового корма целиком, совершенно без какой-либо предварительной механической обработки его в клюве. Сюда относятся куриные птицы, голуби, рябки. Вся работа по размельчению корма у них падает на мускульный желудок, который в связи с этим имеет мощную развитую мускулатуру и всегда содержит в большом количестве камешки-жерновки, специально заглатываемые птицами для этой цели. Птицам второй группы свойственна тщательная предварительная механическая обработка семян в клюве—освобождение их от твердых оболочек, которые затем выбрасываются, и, при больших размерах семян,— дальнейшее измельчение их ядрышек. К этой группе птиц принадлежат выорки, а также родственные им ткачики и овсянки. Из других воробынных птиц, эта повадка отмечена только у жаворонков рода *Melanocorypha*, которые, однако, в искусстве шелушения семян значительно уступают конусклювым. Возможно, что и другие жаворонки очищают семена от оболочек. С шелушением и измельчением семян связано развитие особых структур в челюстном аппарате, в первую очередь, небных валиков. Слабо развитые небные валики имеются у некоторых жаворонков, а также у сорокопутов, синиц, врановых, можно ожидать их присутствие в зачаточном состоянии и у многих других воробынных птиц. Поэтому естественно предположить, что небные валики выорков и других родственных им групп зернядных птиц не являются новообразованием и что выорки при переходе к питанию семенами лишь использовали эти полученные ими в наследство от предковых форм образования, претерпевшие у них дальнейшее развитие в связи с появлением новой функции.

Появление повадки шелушения семян, очистки их от трудно переваримых оболочек следует считать весьма ценным приобретением в эволюции данной группы зернядных воробынных птиц, так как оно облегчает работу пищеварительного тракта и значительно повышает его коэффициент полезного действия. Однако даже такая механическая обработка пищи в ротовой полости этих птиц является недостаточной для подготовки ее к перевариванию, в отличие от настоящего пережевывания у млекопитающих, поэтому часть этой работы выполняется мускульным желудком.

¹ Еще недавно все эти три группы птиц относили к одному семейству.

Клювы современных выорков устроены весьма разнообразно, обнаживая в ряде случаев черты очень высокой специализации. Мы попытаемся здесь установить зависимость между характером питания и строением челюстного аппарата у каждого из рассматриваемых видов этого семейства.

Род настоящие выорки — *Fringilla* Linnaeus, 1758 Зяблик (*Fringilla coelebs* L.)

Это—широко распространенный вид, населяющий почти всю Европу, а также северо-западную Африку и западные части Азии. Зяблик—обитатель лесов самого различного типа, довольно невзыскательный в выборе мест для гнездования, но, с одной стороны, избегающий сплошных густых массивов леса, с другой стороны, как правило, тесно связанный с наличием высокостволового древостоя, который должен присутствовать хотя бы в виде отдельных куртин либо даже единичных крупных деревьев.

Одной из особенностей питания зяблика является переключение его в летнее время почти исключительно на поедание насекомых. С апреля по середину августа животные корма преобладают в рационе этой птицы, составляя около 100% в течение мая—июля (Формозов и Осмоловская, 1950). Зяблик охотится за своей добычей обычно в кронах деревьев, неторопливо передвигаясь по толстым ветвям и схватывая с поверхности веток и с листвьев малоподвижных открыто сидящих насекомых, главным образом мелких жуков, реже гусениц бабочек, а также пауков. Кроме того, насекомые разыскиваются на земле. Значительно реже он ловит в воздухе летающих насекомых, двукрылых и бабочек, вспархивая с веток, наподобие муходоловок. Таким образом, животные корма играют очень видную роль в рационе данного вида, особенно если учесть, что птенцы зяблика выкармливаются исключительно насекомыми и пауками. В течение всего остального времени года зяблик питается исключительно растительной пищей, которая в общегодовом балансе его кормов составляет около 75% (Нитхаммер, Niethammer G., 1937; Уизерби, Witherby H. F. и др., 1952). Состав растительных кормов, употребляемых этим видом, весьма разнообразен. На счетывается около 15-ти видов деревьев и около 36 видов травянистых растений, принадлежащих к 12 различным семействам, семена которых поедаются зябликом. А весь список его растительных кормов содержит около 67 названий. Среди травянистых растений наиболее заметное место по количеству видов занимают различные крестоцветные, затем злаки и сложноцветные. Но одно знание состава пищи птицы еще не дает возможности понять особенности ее трофических приспособлений. В данном случае сформулированное здесь положение подтверждается особенно хорошо: в составе растительных кормов зяблика трудно найти что-либо специфичное, четко выделяющее его по сравнению с многими другими видами выорков. Тем не менее, у зяблика есть очень важная особенность в питании: почти все поедаемые этой птицей семена и плоды подбираются с земли, после их осыпания, и лишь в виде немногих исключений берутся непосредственно с самих растений. В лесах зяблик подбирает с земли высыпавшиеся из раскрывшихся шишек семена хвойных деревьев: сосны, ели, пихты,— а также опавшие семена и плоды многих лиственных пород: ольхи, бересклета, вяза, граба, букка. Лишь ягоды рябины, добываемые ради их семян, зяблик склевывает непосредственно с деревьев (Науман, 1900). Так же обстоит дело и с семенами всевозможных травянистых растений, поедаемых зябликом. Эта птица, повидимому, неспособна удерживаться на тонких стеблях и веточках травянистых растений, так же, как и на тонких ветках периферийной части крон деревьев: в кронах деревьев она всегда ходит по толстым, крепким сучьям, не гнувшись под ее весом.

Поэтому зяблик лишь собирает с земли опавшие семена, либо склевывает их со стелющихся (вроде птичьей гречихи) или полегших растений.

Таким образом, рассматриваемый вид отличается, во-первых, значительной многоядностью при отсутствии заметной специализации к питанию семенами какой-либо определенной группы растений, во-вторых, отсутствием каких-нибудь специальных приемов кормодобывания: всевозможные семена и плоды подбираются птицей, за редкими исключениями, лишь с земли, после их осыпания. Следовательно, зяблик принадлежит к числу наименее специализированных видов среди выорковых птиц.

Соответственно этому и в челюстном аппарате данного вида мы не находим каких-либо особых морфологических адаптаций. Клюв зяблика — сравнительно слабый, тонкий, приближающийся к форме очень полого правильного конуса (Рис. 11, а, б). Это — неспециализированный зерноядный, так сказать, универсальный клюв. Питание насекомыми в течение всего сезона размножения также не связано с какими-то особыми приспособлениями, так как зяблик берет открыто ползающих насекомых с поверхности ветвей и листьев.

Давящие усилия, развиваемые этой птицей, по своей величине принадлежат к числу средних среди известных для выорковых птиц вообще. Так, зяблик свободно раскусывает семена конопли и с заметным трудом раскалывает средней величины семена подсолнечника.¹ В связи с этим весьма любопытен тот факт, что зяблик справляется с весьма крупными и твердыми плодами буква. Раскусить буковый орешек этой птице, конечно, не под силу. Зяблик добирается до ядрышка трехгранных плодов буква, расклевывая одну из его боковых стенок и извлекая содержимое через образовавшееся отверстие. Вероятно, подобным же образом расклевываются крупные, бобовидные семена магнолии. Следует отметить, что извлечение содержимого твердых плодов буква путем долбления отмечено среди выорков лишь у зяблика и близкого к нему юрка, являясь, пожалуй, единственной специфической кормовой повадкой выорков рода *Fringilla*. Как видно из рисунка 11, челюстная мускулатура зяблика не очень сильна. Особенностью ее строения, характерной вообще для данного рода, является сильное развитие ростральной доли *musculus adductor mandibulae externus*, место отхождения которой на черепе простирается до места отхождения *m. depressor mandibulae*, покрывающая сверху дорзальную часть каудальной доли первого из названных мускулов.

Юрок—*Fringilla montifringilla* L.

Юрок распространен по всему северу Европы и Азии в зоне тайги, доходя до северной границы настоящего леса и местами даже переходя за нее.

Это настоящий лесной таежный вид, населяющий леса разнообразных типов, и, в отличие от зяблика, который предпочитает разреженную древесную растительность, не избегающий сплошных глухих лесных массивов.

По своему образу жизни, в частности, по характеру питания, юрок очень близок к зяблику. К сожалению, питание этого вида изучено несравненно хуже, чем у зяблика. Только этим, вероятно, объясняется тот факт, что список известных нам растительных кормов юрка содержит меньшее количество видов растений, чем у зяблика. Известно 10 видов деревьев и кустарников, три вида ягодных (травянистых растений), и 32 вида прочих травянистых растений; семена которых употребляет в пищу эта птица, а весь список ее растительных кормов содержит около 48 наз-

¹ Речь идет о сухих семенах. Со свежими семенами, извлекаемыми из корзинок подсолнечника, зяблик справляется легко.

ваний. Травянистые кормовые растения из этого списка принадлежат к 16 различным семействам, то есть ассортимент употребляемых юрком семян трав более разнообразен, чем у зяблика. Но наиболее заметное место в его рационе также занимают крестоцветные и злаки. Поедаемые им семена юрок в большинстве случаев подбирает с земли после их осипания.

К числу отличий в его питании принадлежит поедание семян ягодных травянистых растений: воронки, черники, брусники, а также употребление в пищу семян большого количества ягодных деревьев и кустарников: кроме рябины — также можжевельника, бузины, шведского дерена. Судя по данным Новикова (1952), характеризующим питание юрка в течение всего времени пребывания его в гнездовой области, эта птица в летнее время чаще поедает растительные корма; чем зяблик; в частности, семена различных названных выше ягодных травянистых растений входят в состав его пищи с мая по сентябрь. Что же касается состава животных кормов и способов их добывания, то здесь юрок весьма близок к зяблику.

Сравнительно большая растительядность юрка находит отражение и в строении его челюстного аппарата. Клюв его очень сходен по форме и величине с клювом зяблика (Рис. 12, а, б), размеры их даже перекрыва-

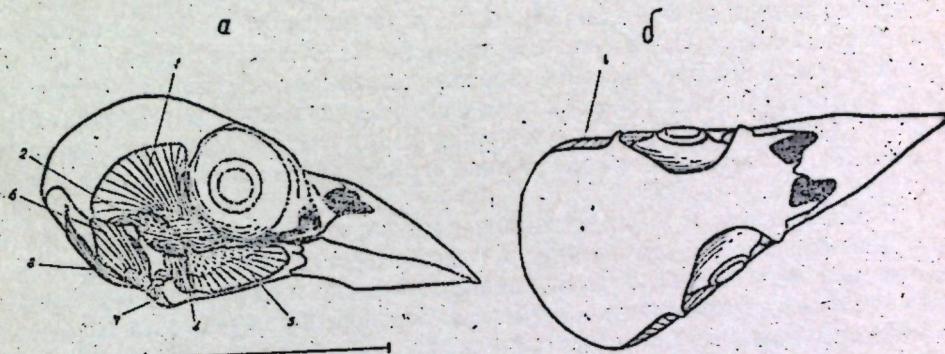


Рис. 12. Голова юрка.
а) вид сбоку;
б) вид сверху.

ются у обоих видов, но в среднем клюв юрка крупнее, кроме того, пропорции его несколько иные: он относительно толще и короче, чем клюв зяблика. Вся челюстная мускулатура юрка несколько массивнее, сильнее, чем у зяблика. Особенно хорошо заметно более значительное развитие ростральной доли *m. adductor mandibulae externus*, место отхождения которой на черепе более обширно. Вполне соответствует с этим юрок несомненно способен развивать большие давящие усилия, чем зяблик, например, семена подсолнечника средней величины он раскалывает без труда. В строении клюва юрка имеется еще одна особенность, которую следует рассматривать как черту большей специализации к растительным кормам по сравнению с зябликом. Именно, у него боковая небная борозда в своей задней части резко углублена, а боковой валик неба на этом участке сравнительно высокий и заостренный. Очень острый режущий край подклювья в своей задней части снабжен четко обозначенным зубцом, который при закрытом клюве входит в описанную впадину в каудальной части боковой борозды (рис. 13 б). У зяблика же режущий край подклювья тупее и зубец отсутствует (рис. 13 а), сообразно с этим и боковая небная борозда лишена глубокой впадины в своей задней части, а боковой валик на этом участке совсем низкий и тупой. Ясно, что клюв юрка является более совершенным инструментом для шелушения семян, чем клюв зяблика, кроме того, как отмечалось выше, этот инструмент приводится в действие более мощной челюстной мускулатурой.



Рис. 13. а) Нижняя челюсть синицы, вид сбоку;
б) Нижняя челюсть юрка, вид сбоку.

Подводя итог всему сказанному о челюстном аппарате юрка, можно заключить, что он принадлежит к описанному выше неспециализированному выорковому типу, несколько уклоняясь от него в связи с относительно большой растительноядностью этого вида.

Род щеглы—*Carduelis* Brisson, 1760

Чиж—*Carduelis spinus* L.

Этот вид населяет хвойные леса севера и средней полосы Европы, заходя на восток до бассейна Иртыша, а также встречается изолированно в горных лесах Пиренеев, Крыма, Кавказа и Малой Азии. Другая большая часть его разорванного ареала охватывает Дальний Восток. В гнездовый период чиж связан в основном с еловыми лесами, и, например, в Европейской части СССР южная граница его ареала совпадает с южной границей ели. Это—настоящая лесная птица, охотно гнездящаяся в густых сомкнутых ельниках.

Основной пищей чига являются различные древесные семена, которых насчитывается в его рационе 7 видов. Кормится чиж почти всегда на самих деревьях, очень ловко подвешиваясь даже к самым тонким концевым веточкам, чтобы достать семена из березовых сережек или ольховых «шишечек». Семена ольхи, по утверждениям очень многих авторов, являются наиболее излюбленным его кормом, предпочитаемым любым другим семенам. Своим заостренным, сильно ожатым с боков в дистальной половине клювом чиж способен вскрывать даже зеленые, недозревшие «шишки» ольхи, крепкие деревянистые чешуи которых еще плотно сомкнуты. Добравшись до «шишки», птица быстрым движением воизнает концевую часть раскрытоого на небольшой угол клюва между чешуями, так что кончики надклювья и подклювья приходятся у двух соседних углов ромба, образуемого горловой частью кроющей чешуи «шишки». Затем чиж делает головой резкое вращательное движение вокруг продольной оси клюва, которое сбъочно совмещается с одновременным наклоном головы в ту сторону, в которую происходит вращение. Это движение может быть направлено как по часовой стрелке, так и в обратном направлении. Оттого, что концы клюва разведены, врачающий момент, раздвигающий чешуи «шишки», получается заметно больше, чем если бы поворот головы совершился при закрытом клюве. Сразу вслед за таким движением следует смыкание челюстей и захват их концами семечка.¹ Понятно, что при таком движении упругая крепкая чешуйка «шишки» оказывает сильное сопротивление клюву, и это противодействие стремится сдвинуть надклювье и подклювье относительно друг друга в поперечном направлении. Чтобы преодолеть это сопротивление, требуется значительное напряжение мышц, перемещающих подклювье относительно надклювья в поперечном направлении, то есть т. н. *pterygoidei*. Само же вращательное движение совершается шейными мышцами. В связи с этим чиж в состоянии начать

¹ Семена расположены по два под каждой чешуйей, под двумя нижними сторонами ромба.

использование урожая ольховых семян задолго до их окончательного созревания; сопровождающегося раскрытием «шишек».

Чиж очень хорошо приспособлен к добыванию семян деревьев, выделяясь своими иоклювательными способностями к лазанию. Во время кормежки он принимает самые разнообразные позы, часто подвешиваясь вниз боком, вниз спиной и даже вниз головой. В весеннеое время, едва начинаят оттапыриваться чешуи еловых шишечек, чиж начинает использовать урожай еловых семян, доставая их клювом из-под чешуй шишечек, для чего ему постоянно приходится повисать вниз головой, держась одной лапой за стержень (цветонос) шишечки. Менее охотно этот вид поедает семена травянистых растений, что имеет место главным образом при недостатке древесных семян.¹ В рационе чига насчитывается до 21 вида семян трав, относящихся к 9 различным семействам; подавляющее большинство их принадлежит к семейству сложноцветных. Большая часть травянистых кормовых растений чига растет в виде высоких бурьяндов. Кормится он обычно, сидя на верхушках стеблей и выбирая семена непосредственно из корзинок сложноцветных, или различных плодов других растений. Общее количество растительных кормов чига—около 39. Некоторую роль в летнем питании чига играют также насекомые, которые иногда преобладают и в пище птенцов.

Форма клюва этого вида находится в полном соответствии с той работой, которую ему приходится чаще всего выполнять при кормежке. Клюв чига—умеренной длины, сравнительно тонкий, сильно заостренный к концу и резко сжатый с боков в своей концевой половине, причем эта сжатость у него выражена в большей степени, чем у любого из европейских выорков (рис. 14, а, б). Такой клюв представляет собой превосход-

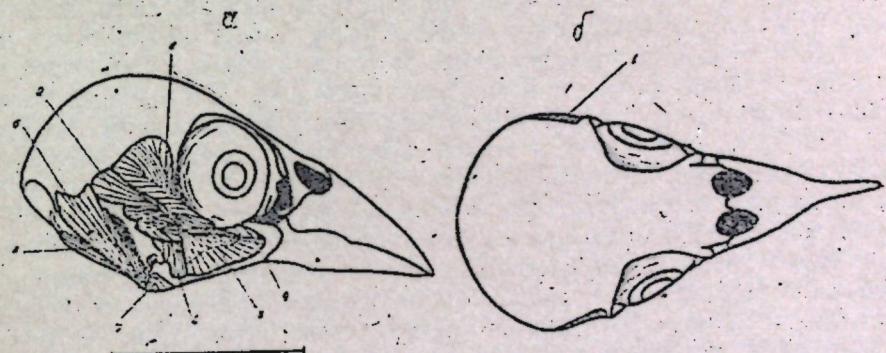


Рис. 14. Голова чига.

а) вид сбоку;
б) вид сверху.

ный инструмент для доставания мелких семян прежде всего из ольховых «шишечек», затем из шишечек ели и других хвойных деревьев, сережек берес, а также из корзинок сложноцветных. Это своего рода извлекательный пинцет с тонкими острыми кончиками. Таким образом, давая характеристику клюву чига, можно сказать, что он принадлежит к извлекательному типу с преимущественной специализацией к добыванию древесных семян. Челюстная мускулатура у этого вида слабая, так как ему приходится иметь дело главным образом с мелкими семенами, шелушение которых не требует больших давящих усилий. Так, сухие семена конопли чиж уже в не в состоянии раскусить². Но т. *pterygoideus*, сдвигающий под-

¹ Нам известен, однако, случай, когда чиги в конце лета кормились семенами мари белой, щирицы и чернобыльника при наличии вблизи обильно плодоносящих берес.

² В природе чиг кормится семенами конопли, видимо, тогда, когда они еще не затвердели.

клювье относительно надклювья в поперечном направлении, развит у него лучше, чем, например, у близкой к нему чечетки, в связи с описанными выше особенностями работы клюва при вскрывании ольховых «шишек». Место его прикрепления больше заходит снизу на наружную поверхность каудальной части нижней челюсти. Из прочих особенностей челюстной мускулатуры чиж можно отметить несколько большее развитие ростральной доли *m. adductor mandibulae externus* по сравнению с другими близкими видами.

Чечетка—*Carduelis flammea* L.

Это—северный вид, населяющий тундру и таежные леса Евразии и Северной Америки. В период размножения чечетка держится преимущественно в лиственных насаждениях, главным образом в березовых, ольховых или ивовых, от высокоствольного леса до кустарниковой тундры, часто поселяется в речных долинах, но явно избегает густого темного леса.

Наиболее излюбленным кормом чечетки являются некоторые древесные семена, в первую очередь семена березы, предпочитаемые, по свидетельству большинства авторов, любым другим, затем семена ольхи и ели. В своих кормовых повадках чечетка обнаруживает много общего с чижом. Подобно последнему, она кормится главным образом на деревьях, ловко лазает и подвешивается в разных позах к семенным сережкам; но, на наш взгляд, она заметно уступает чижу в этом искусстве. Так, чечетка гораздо реже подвешивается вниз головой, да и в других необычных позах она не может оставаться так долго, как чиж. Далее, если чиж весьма свободно выбирает семена из раскрывшихся еловых шишек, повиснув при этом вниз головой, то чечетке для этого обычно недостает ловкости, и, действительно, в природе чечетка использует еловые семена, как правило, после их высыпания из шишек, подбирая их с земли. Семена ольхи чечетка, в отличие от чига, начинает использовать, видимо, только после естественного раскрывания ольховых «шишек», так как, по нашим наблюдениям, эта птица почти не в состоянии вскрывать недозрелые «шишки» с плотно сомкнутыми чешуями. Наряду с древесными семенами (4 вида) чечетка широко использует для питания семена различных трав, в основном, вие периода размножения. В ее рационе насчитывается около 33 видов семян травянистых растений, принадлежащих к 18 различным семействам. Первое место среди них опять-таки принадлежит сложноцветным, но, в отличие от чига, заметную роль играют также крестоцветные, хотя они поедаются менее охотно. Это сближает чечетку с менее узко специализированными представителями данного рода, каковы обыкновенная и горная конопляники. Любопытен факт употребления чечеткой в пищу семян зонтичных (Данилов Н. Н., *in litt.*), обычно избегаемых вьюрками. Общий список растительных кормов этого вида содержит около 39 названий. Летом этот вид дополняет свой рацион насекомыми, которыми, как пишет Уизерби (1952), вскармливаются и птенцы.

Таким образом, чечетка, приближаясь к чижу по своей приспособленности к питанию древесными семенами, все же менее специализирована в этом направлении и является значительно более многоядной. Соответственно этому и челюстной аппарат чечетки менее специализирован, чем у чига. Хотя ее клюв тоже значительно сжат с боков в своей концевой половине, однако он утончается к концу более плавно, не образуя такого резкого сужения, как у чига (рис. 15, а, б); так что клюв этой птицы представляет собой более грубый инструмент. Челюстная мускулатура этого вида по своему строению и степени развития близка к таковой чига, но места отхождения ростральной и каудальной долей *m. adductor mandibulae externus* почти одинаковы по своей протяженности. Питаюсь различными мелкими семенами, чечетка, как и чиж, не нуждается в боль-



Рис. 15. Голова обыкновенной чечетки.

а) вид сбоку;
б) вид сверху.

шой силе челюстных мышц. А *m. pterygoideus* у нее развит слабее, так как ей не приходится вскрывать недозрелых «шишек» ольхи, которая вообще занимает второстепенное место в ее питании.

Говоря о трофических приспособлениях чечетки, нельзя не коснуться вопроса о подвидовых различиях в этом отношении. На территории СССР обитает два признаваемых всеми подвида: обыкновенная чечетка, *Carduelis f. flammea* L. и пепельная чечетка, *C. f. exilipes* Coues. Ареал последнего подвида расположен к северу от ареала номинального подвида (*C. f. flammea*), то-есть занимает северные части Азии и северной Америки, кроме того, многие исследователи относят к этому подвиду также птиц, населяющих самую северную, тундровую часть Скандинавии и Кольского полуострова. Экологическое различие между обоими подвидами заключается в первую очередь в том, что обыкновенная чечетка чаще тяготеет к высокоствольному лесу, тогда как пепельная чечетка населяет главным образом тундру, поросшую карликовой бересой и стланцевым ивняком. Все, что говорилось здесь до сих пор о чечетке, относится к номинальному подвиду. Морфологический пепельной чечетка отличается от него вполне четко не только своей более светлой окраской, но и заметно меньшими размерами клюва (рис. 16, а, б). Портенко (1939) считает, что в Анадырском крае основным кормом пепельной чечетки являются семена ольхи. Во время кочевок ею поедаются семена главным образом бересы и высоких сорняков. Однако, короткий клюв этого подвида менее пригоден для добывания ольховых семян, чем клюв обыкновенной чечетки, и естественно предположить, что именно семена бересы в большин-

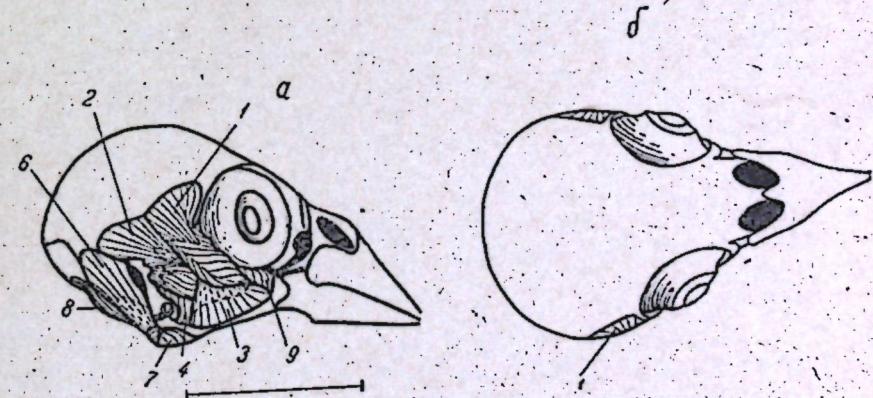


Рис. 16. Голова пепельной чечетки.

а) вид сбоку;
б) вид сверху.

стве случаев являются ее главным кормом, к которому добавляются семена трав. В питании же обыкновенной чечетки семена ольхи, как хорошо известно, играют немалую роль. Наконец, уместно вспомнить еще об одной встречающейся в Евразии форме чечеток, систематическое положение которой до сих пор остается спорным. Речь идет о большеклювой чечетке *Carduelis flammea holboelli* (Brehm). Типичная большеклювая чечетка представляет собой как бы сильно увеличенную обыкновенную чечетку, соответственно и клюв ее значительно крупнее. Отличается он и более скатой в концевой части формой (рис. 17, а, б). Челюстная мускулатура большеклювой чечетки развита сильнее, чем у обыкновенной, как абсолютно, в связи с более крупными общими размерами птицы, так и относительно: место отхождения на черепе т. *adductor mandibulae externus* занимает сравнительно большую площадь, причем сильнее развита ростральная доля этого мускула. Эта чечетка, например, без труда раскусывает сухие семена кипопли, что совершенно не под силу обыкновенной и пепельной чечеткам.

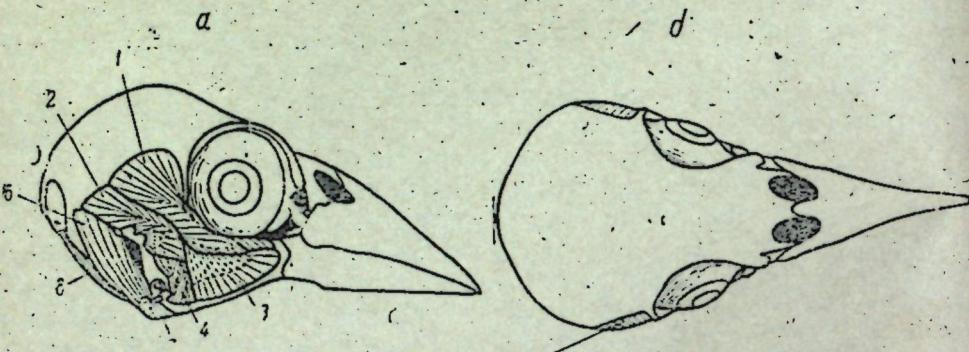


Рис. 17. Голова большеклювой чечетки.
а) вид сбоку;
б) вид сверху.

Эта форма представляет собой настоящую загадку для орнитологов. Во время зимних кочевок она встречается обычно в небольшом количестве в стайках обыкновенной чечетки, причем зачастую среди птиц одной стаи можно встретить различные переходы по величине от обыкновенной чечетки к большеклювой. Портенко (1939) установил, что большеклювая чечетка встречается на гнездовых в самых различных точках азиатской части ареала обыкновенной чечетки. Это обстоятельство, наряду с упомянутым выше, привело данного автора к заключению, что большеклювую чечетку следует считать не подвидом, а всего лишь типом личной изменчивости обыкновенной чечетки, своеобразной мутацией. Однако, в связи с недостаточной изученностью вопроса, в частности, с полным отсутствием сведений о характере наследственной передачи свойств данной формы, это мнение нельзя считать окончательным.

Но каково бы ни было систематическое положение большеклювой чечетки, нас в данный в момент интересует функциональная сторона ее морфологических особенностей. Наши наблюдения показывают, что эта чечетка, благодаря своему более длинному и более скатому с боков клюву, гораздо успешнее извлекает семена из раскрывшихся еловых шишек, чем обыкновенная и, тем более, пепельная чечетки. К. А. Юдин (*in litt.*), однажды в конце зимы наблюдал стайку чечеток, кормившихся семенами лиственницы, которые они доставали из раскрывшихся шишек. Одна добытая из этой стайки чечетка оказалась большеклювой. Эти факты позволяют предположить, что большеклювая чечетка чаще, чем обыкновенная, питается семенами хвойных деревьев, которые она может успешно извлекать непосредственно из шишек.

Н. П. Воронов.

ВЛИЯНИЕ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ЖИЗНЬ ЛЕСА

Лесные млекопитающие, устраивая норы и добывая пищу в почве, затрагивают почти все генетические горизонты. В результате роющей деятельности, которая в условиях лесостепи продолжается почти круглый год, производится большая работа по выносу земли с различной глубины на поверхность почвы и перемешиванию почвенных горизонтов.

Главным типом роющей деятельности млекопитающих являются прикопки, причем основная масса прикопок производится зимой кротами и мышевидными грызунами, а летом барсуком и енотовидной собакой. Количество прикопок за зимний период достигает у мышевидных грызунов до 5000 на 1 гектар, а крота — до 350 на гектар. При устройстве одной жилой норы перемещается от 0,7 до 290 куб. дециметров земли. В местах интенсивной роющей деятельности на каждый квадратный метр выбрасывается в год до 5 куб. дециметров земли. При равномерном распределении ее по поверхности почвы получился бы слой земли толщиной примерно в 5 мм.

Выбросы крота — кротовины в большинстве случаев являются местом поселения муравьев, которые надстраивают кротовины и этим закрепляют их от размытия.

На полянах, опушках леса, широких просеках и вырубках количество таких «кротовых муравейников» достигает большой плотности. Возникает своеобразный микрорельеф. С его появлением существенно изменяется микроклимат приземного слоя воздуха. Кротовины и муравейники в большей степени подвергаются иссушающему действию солнечных лучей и ветра, чем ровная поверхность; на них почва промерзает раньше, больше подвергается действию ливневых и талых вод и постоянно испытывает влияние жизнедеятельности муравьев. Все это ведет к сильному изменению состава почвы и растительности на муравейниках и кротовинах.

Кратко рассмотрим изменение основных компонентов почвы.

Механический состав почвы. Нарушая механический состав почвы, роющие животные влияют на естественные условия существования древесных пород. Барсук, лиса, енотовидная собака выбрасывают почву при устройстве нор с глубины до 170 см., т. е. затрагивают все генетические горизонты почвы. Основные землеройки леса — крот и мышевидные грызуны в своей роющей деятельности ограничиваются, в основном, верхними горизонтами почвы, обычно до 30 см.; тем не менее они производят существенное изменение в механическом составе почв.

В таблице I приведен анализ механического состава почв кротовин и муравейников.

Таблица 1

Механический состав почв разновозрастных кротовин и муравейников

| Возраст кротовин и кротовых муравейников | 1— | 0,25 | 0,05 | Менее 0,01 | 0,005 | Менее 0,001 | Почва |
|---|-------|-------|-------|------------|--------|-------------|-----------------|
| | -0,25 | 0,05 | -0,01 | 0,01 | -0,005 | -0,001 | 0,001 |
| <i>Сосново-слойный лес, единично береза</i> | | | | | | | |
| Свеженарытая кротовина . . . | 0,08 | 91,56 | 2,38 | 5,98 | — | — | Песчаная |
| 2-х летняя . . . | 16,6 | 57,11 | 21,40 | 15,39 | 3,20 | 4,70 | Супесчаная |
| Старовозрастная . . . | 0,17 | 87,54 | 0,26 | 12,03 | — | — | Песчаная |
| Контроль . . . | 0,17 | 84,84 | 2,08 | 12,91 | — | — | — |
| <i>Смешанный лиственничный лес</i> | | | | | | | |
| Свеженарытая . . . | 1,01 | 42,61 | 42,61 | 13,74 | 2,23 | 5,65 | Супесчаная |
| 2-х летняя . . . | 0,71 | 37,05 | 45,24 | 16,97 | 2,83 | 5,35 | — |
| Старовозрастная . . . | 1,46 | 43,44 | 37,32 | 17,78 | 5,66 | 3,60 | 8,52 |
| Контроль . . . | 0,78 | 40,94 | 40,81 | 17,47 | 5,85 | 4,04 | 7,58 |
| <i>Опушка смешанного лиственного леса</i> | | | | | | | |
| Свеженарытая . . . | 0,62 | 36,55 | 39,82 | 23,01 | 5,06 | 5,79 | Легкий суглинок |
| 2-х летняя . . . | 0,71 | 35,09 | 44,62 | 19,88 | 1,22 | 7,14 | 11,22 |
| Старовозрастная . . . | 1,09 | 41,04 | 36,46 | 21,41 | 5,46 | 6,96 | 8,99 |
| Контроль . . . | 1,83 | 31,92 | 40,98 | 25,27 | 3,53 | 8,22 | 13,52 |

Из таблицы не видно закономерных изменений в механическом составе почвы в связи с изменением возраста кротовин, но сдвиги в ту или иную сторону от контроля значительны.

Структура почвы. Нарытая кротом и выброшенная на поверхность земля в большинстве случаев бесструктурна и представляет собой пылеватую массу. Такая же аморфная масса земли получается в результате прикопок хищников и мышевидных грызунов. При рытье-норы или проектировании хода землероем, видимо, очень сильно измельчают почву, поэтому первоначально рыхлая почва кротовин, не заселенных муравьями, за один — два года постепенно расплывается и уплотняется, зарастая мхом и сорняками.

Если выбросы располагаются на склонах, то часть нарытой почвы сносится талыми и ливневыми водами в места микропонижения. Таким образом, в течение длительного времени из года в год лесные землерои поставляют пылеватый материал для эоловых и делювиальных процессов.

Но в тех случаях, когда муравьи поселяются на выбросах млекопитающих и, в частности, на кротовинах, структура почвы со временем изменяется. Благодаря постепенному задерниению муравейников почва принимает мелкокомковатую структуру.

Содержание гумуса и микроорганизмов в почве

Мы уже отмечали, что нарытые кротовины, впоследствии превратившиеся в муравейники, сохраняются длительное время, подвергаясь действию биотических и абиотических факторов, в результате чего значительно изменяется естественный процесс почвообразования.

В связи с этим мы сделали химический (главным образом на содержание гумуса и РН) и микробиологический анализ почв разновозрастных кротовин и кротовых муравейников. Результаты этого анализа сведены в таблицу 2.

Таблица 2

Химический и микробиологический анализ почв разновозрастных кротовин

| Места взятия проб | Количество бактерий на 1 грамм почвы | Количество грибов на 1 гр. почвы | Гумус | РН воды |
|---|--------------------------------------|----------------------------------|-------|---------|
| | | | Почвы | |
| Сосново-слойный лес | Свеженарытая кротовина | 6034 | 1810 | 0,75 |
| | 2-х летняя кротовина | 6875 | 1207 | 0,67 |
| | Старовозрастный мурав. | 6985 | 3232 | 1,26 |
| | Контроль | 8476 | 1836 | 2,27 |
| Смешанный лиственничный лес с доминированием липы | Свеженарытая кротовина | 8478 | 609 | 0,91 |
| | 2-х летняя кротовина | 21968 | 202 | 1,49 |
| | Старовозрастный мурав. | 17942 | 408 | 2,39 |
| | Контроль | 26791 | 202 | 2,45 |
| Опушка смешанного лиственного леса | Свеженарытая кротовина | 13747 | 410 | 3,19 |
| | 2-х летняя кротовина | 5949 | 409 | 3,48 |
| | Старовозрастный мурав. | 7935 | 2025 | 2,62 |
| | Контроль | 20607 | 4742 | 3,53 |

Из таблицы видно, что на всех свеженарытых кротовинах гумус уменьшился по сравнению с контролем, причем в сосново-слойном лесу — более чем в 3 раза, в смешанном лиственном лесу на супесчаных почвах — на 1,7 и только на легких суглинках опушки смешанного лиственного леса изменение было незначительным. Это понижение гумуса вполне понятно, так как почва, выбрасываемая из нижележащих горизонтов, как правило менее гумусирована.

На 2-летних кротовинах и старовозрастных кротовых муравейниках наблюдается общая тенденция к накоплению гумуса. Видимо, условия для его образования на таких кротовинах настолько благоприятны, что в некоторых случаях количество гумуса превышает контроль в два раза, как например, на кротовинах в смешанном лиственном лесу.

Внешние факторы — такие, как иссохение или замерзание, сказываются на муравейнике значительно сильнее, чем на ровной поверхности. Поэтому процесс почвообразования должен идти во всех частях муравейника не равномерно, что подтверждается нашими материалами (см. таблицу 3).

Таким образом, на поверхности муравейника гумуса значительно больше, чем внутри его.

Таблица 3

Количество гумуса в различных участках муравейника

| Поверхность муравейника | Гумус по Тюрину | Разрез муравейника (внутренняя его часть) | Гумус по Тюрину | РН воды |
|-------------------------------------|-----------------|---|-----------------|---------|
| Вершина | 3,29 | На вершине | 3,65 | 6,48 |
| | 3,04 | 16 см в глубь (от вершины) | 3,61 | 6,49 |
| Подошва | 4,81 | На уровне поверхности почвы (подошва) | 2,72 | 5,65 |
| | 4,82 | | 2,59 | |
| Контроль (0,5 м. от муравейника) | 1,09 | 13 см. в глубь от поверхности почвы | 0,59 | 5,48 |
| | 40 | | 1,21 | 5,51 |
| | | 98 | 1,08 | 5,67 |
| | | | 0 | |

Большая пропитанность корнями злаковой растительности (главным образом овсяниц и мятыников) и лучшие условия разложения органических веществ являются, с нашей точки зрения, основной причиной увеличения гумуса на поверхности муравейников.

Неравномерность распределения гумуса на муравейнике — уменьшение на боках и увеличение около подошвы — объясняется смывом гумуса с боков к подошве муравейника.

Что касается водной суспензии РН, то она указывает на слабокислую реакцию почв муравейников и кротовин на всех участках. Резкой разницы РН на разновозрастных кротовинах не наблюдается. Хотя можно было бы предполагать увеличение кислотности на старовозрастных муравейниках, так как длительное существование колонии муравьев на сравнительно небольшом участке связано с выделением и накоплением муравьиной кислоты. Последняя является одной из сильных органических кислот и, несомненно, принимает участие в разложении органических веществ.

В нашу задачу не входит подробное микробиологическое исследование, и мы предприняли определение только количественного состава бактерий и грибов в почве в зависимости от возраста кротовин и муравейников. Однако, этот вопрос интересовал нас потому, что он при изучении роющей деятельности лесных млекопитающих ставится впервые. Исследования собранных нами образцов проведены в лаборатории микробиологии Биологического института КФАН СССР.

Из таблицы 2 видно, что количество колоний бактерий на всех кротовинах и старовозрастных муравейниках меньше, чем на контроле. Но, как мы уже говорили выше, гумус с возрастом кротовин имеет тенденцию к накоплению. Такую же картину мы наблюдаем и в отношении бактерий.

Количество грибов на разновозрастных кротовинах и муравейниках несколько не согласуется с количеством гумуса и количеством колоний бактерий. У грибов наблюдается более закономерная связь со степенью кислотности почвы: на всех разностях почв с увеличением кислотности понижается количество грибов. Доминирующими видами грибов в почвах являются: *Penicillium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Mucor* среди бактерий — *Vac. megatherium*, *Vac. mycoides*, *Bac. subtilis* и *Vac. cereus*.

По мнению В. В. Докучаева и В. Р. Вильямса оподзоленные почвы лесостепи возникли своеобразным путем почвообразования с участием травянистой растительности под покровом осветленных широколиственных лесов в своеобразных климатических условиях этой зоны. Мы не ставили перед собой вопроса о генезисе почв Татреспублики, но наши попутные исследования в связи с роющей деятельностью млекопитающих еще лишний раз подтверждают учение Докучаева и Вильямса. Образование микрорельефа путем роющей деятельности крота и деятельности муравьев создает своеобразные условия для поселения злаковой растительности и накопления гумуса на старовозрастных муравейниках. Это, в свою очередь, вызывает быстрый процесс задорнения почвы муравейников.

Дерновый почвообразовательный процесс особенно сильно проявляется на границах луга с лесом: на лесных полянах, опушках леса и вырубках. Вкрапливание дернового процесса почвообразования и сопутствующей ему луговой растительности в лесные участки способствует общему наступлению степи на лес. Этот процесс усиливается, если сознательная деятельность человека не воспрепятствует этому явлению.

Влияние роющей деятельности млекопитающих на лесную растительность

Выше мы проследили изменение лесных почв под влиянием роющей деятельности млекопитающих. Эти изменения касались, главным образом, физических, механических и химических свойств почвы. Естественно, что с изменением почвы происходит и изменение растительного покрова.

Изменение лесной растительности под влиянием роющей деятельности млекопитающих идет по двум направлениям: путем непосредственного воздействия на растение при прокладывании ходов, обрывании корней, засыпании растений выбросами земли и т. д., и путем косвенного воздействия — изменения растительного покрова на выбросах и прикопках в связи с изменением здесь механического и химического состава почв.

Лесные землерои устраивают свои гнездовые норы на различной глубине от 10 до 170 см, т. е. затрагивают корневую систему как травянистой, так и древесной растительности. Однако, гнездовые норы и ходы основных землероев леса — крота и мышевидных грызунов, устраиваются в верхних горизонтах, где сосредоточена корневая система молодых деревьев и травянистой растительности.

Судя по длине ходов и объему камер, наибольшее количество корней повреждается при устройстве нор крупными хищниками. Однако, большая рассредоточенность нор показывает, что они не могут играть значительной роли как в почвообразовательных процессах, так и в изменении растительности.

На изрытых кротом участках сеть кротовых ходов достигает больших размеров. Иногда на 5 квадратных метров лесной площади приходится один кротовый ход (Воронов, 1953). На некоторых колониях крота мы подсчитали по объему выброшенной земли, что на 1 кв. метр приходится до четырех кротовых ходов. Таким образом, около 6% площади оказались перерытой кротом, и в этих участках были оборваны все корни.

Необходимо учесть, что некоторые кротовые ходы сохраняются длительное время, вероятно, десятки лет, являясь «торными дорогами» для самого крота и для мышевидных грызунов. Пользуясь постоянно кротовыми ходами, эти животные настолько «отрабатывают» стени хода, что они становятся гладкими, не доступными для проникновения в них корней растений. Обрыв корней кротом во время его роющей деятельности и повреждения их мышевидными грызунами, несомненно, отражаются на продуктивности вегетативной массы растений.

Так, на сильно изрытой кротом и мышевидными грызунами площадке в 20 кв. метров в смешанном лиственном лесу весной 1949 года было насчитано 70 кротовых и «мышьиных» прикопок. Площадка была на $\frac{3}{4}$ покрыта подснежными выбросами колбасообразной формы. 11/VI—1949 г. было произведено взвешивание зеленой массы с 1 кв. метра; оказалось: на изрытой площадке зеленая масса весит 571 грамм, на контроле — 867 грамм; потеря в весе — 35%.

На опушке того же смешанного лиственного леса, примерно при та-
кой же степени изрытости почвы, на 1 кв. метре оказалось зеленой мас-
сы 312 гр., на контроле — 667, что составляет потерю в весе — 52%.

Надо заметить, что на полянах, опушках леса и вообще на более освещенных участках лесная растительность сильно изреживается от роющей деятельности животных. Так, на поляне смешанного листвен-
ного леса в двух участках нами были вырезаны из дерновой почвы два ку-
бика вместе с кротовым ходом. В лаборатории были подсчитаны все обор-
ванные корни в вырезанном участке хода. В первом куске кротового хода
длиною всего 23 см насчитано 121 корешок травянистой растительно-

сти, из которых обрвано 111 — 91,7%; в другом кротовом ходе длиной 22 см. корней было всего 94, обрванных 88, или 93,7%.

Из древесной растительности наибольший вред причиняется молодым сеянцам, особенно на питомниках. В 1948 году в Свияжском лесничестве на питомнике площадью 0,5 гектара кротом было уничтожено около 20% всходов сосны.

К нам неоднократно поступали жалобы от колхоза им. Калинина (Юдинского района ТАССР) на повреждение кротом огородных культур: лука, помидоров и картофеля (огороды колхозников расположены на опушке смешанного лиственного леса).

Однако, роющая деятельность крота и вообще млекопитающих не ограничивается обрывом корней растений.

Не в меньшей степени сами растения подвергаются засыпанию нарытой почвой. Нижеприведенная таблица 4 показывает, что процент засыпания растений в некоторых случаях достигает 12. Правда, такой высокий процент приходится только на пойму Волги.

Таблица 4

Засыпание травянистой растительности выбросами крота

| Места заложенных площадок | Площадь колонии в квадратных метрах | Количество кротовин | Площадь занятая кротовыми выбросами в квадратных метрах | % % засыпаний площади от всей территории |
|---|-------------------------------------|---------------------|---|--|
| Опушка молодого березняка Пойма смешанного лиственного леса | 300 | 160 | 17,0 | 5,6 |
| | 234 | 170 | 18,0 | 7,6 |
| Опушка на поляне лиственного леса | 18 | 14 | 1,4 | 7,7 |
| Пойма Волги, Юнусовский остров | 15 | 18 | 1,8 | 12,0 |
| Поляна смешанного лиственного леса Сараловское лесничество | 26 | 28 | 2,9 | 11,1 |

Таким образом, при устройстве нор, прокладывании подземных ходов и при прикопках лесные млекопитающие производят обрывы корней, засыпают растения выбросами земли и тем самым изреживают живой надпочвенный покров леса, в том числе и молодую поросль древесных пород.

Живой надпочвенный покров, как утверждает Нестеров (1949) является одновременно составной частью леса и средой древесных растений. Далее Нестеров отмечает, что живой покров определяет особенности почвы и микроклимата и имеет большое значение в возобновлении леса, его развитии, смене пород. Живой надпочвенный покров защищает всходы от ожогов солнцем, от заморозков, от иссушающего действия ветра. Но для успешного лесовозобновления надпочвенный покров не всегда оказывает равнозначное влияние. Такие теплолюбивые растения, как кипрей, бодяк, мелколепестник и другие, не являются опасными конкурентами для всходов древесных растений и могут защищать их от заморозков и ожогов. Мотыльковые растения — клевер и другие обогащают почву азотом и улучшают условия развития леса. Некоторые шляпные грибы создают на корнях растений микоризу, которая помогает использовать органические вещества.

Но хорошо известно, что луговая злаковая растительность является злейшим врагом леса — препятствует успешному его возобновлению. Она заглушает молодые всходы деревьев. Отрицательную роль травянистого покрова в лесовозобновлении отмечали ряд лесоводов и, в первую очередь, Морозов (1949).

Условия для благоприятного существования луговой растительности

в лесу создаются на старовозрастных кротовых муравейниках, где, как мы уже упоминали, в силу наличия биотических и абиотических факторов, создаются крайне неблагоприятные условия для лесной растительности.

На таких кротовинах и муравейниках могут выживать только мало требовательные к условиям почвы и температурному режиму растения, каковыми являются большей частью луговые злаки.

Старовозрастные муравейники и кротовины со своей специфической растительностью вносят резкую пестроту в общий фон окружающего травяного покрова (см. таблицу 5.).

Таблица 5

Растительность на старовозрастном кротовом муравейнике в молодом сосновке зеленошишнике

| Название растений | На муравейнике | На контрольных площадках | | | | Биологическая особенность растений |
|----------------------------------|----------------|--------------------------|----|---|----|------------------------------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| Полевица Agrostis syreitschikovi | 240 | — | — | — | 45 | Рыхлокустист. |
| Бор развесистый Milium effusum | 2 | — | — | 8 | — | Корневищ. |
| Келерия Koeleria Delavignei | — | — | 11 | — | — | Длиннокорн. |
| Вейник Calamagrostis epigeios | — | 35 | 2 | — | 7 | Длиннокорн. |
| Костер безостый Bromus inermis | — | — | 3 | — | — | Рыхлокустист. |
| Ожига волосистая Luzula pilosa | — | — | — | — | 3 | Низовой |
| Мятлик Poa angustifolia | — | 4 | — | — | — | Длиннокорн. |
| Будра Glechoma hederacea | — | — | 1 | 2 | — | Стелющееся |
| Ландыш Convallaria majalis | — | — | — | 3 | — | Длиннокорн. |
| Подмареник Galium mollugo | — | — | — | 1 | — | Стелющееся |
| Ястребинка Hieracium pilosella | — | — | — | — | 6 | Длиннокорн. |
| Звездчатка Stellaria graminea | — | 1 | — | — | — | Полукустист. |
| Mox sp | 1 | — | — | — | — | Кустарник. |
| Брусника Vaccinium vitis idaea | — | — | 2 | 2 | — | — |
| Ракитник Cytisus sp | — | 1 | — | — | — | — |

На старовозрастных кротовинах и муравейниках в молодом сосновке господствует полевица, ей сопутствуют только бор развесистый и мох sp. На муравейниках и старовозрастных кротовинах, расположенных в других типах леса, господствующей растительностью являются также злаки и в первую очередь овсяница красная, мятлики и полевицы.

Концентрация немногих видов злаков и, в первую очередь, таких, как овсяница красная, полевица обыкновенная и мятлики, на старых кротовинах и муравейниках объясняется большой приспособленностью их к специфическим условиям муравейников и кротовин. Экологическая пластичность перечисленных выше растений позволяет им не только заселять кротовины и муравейники, но и вытеснять оттуда другую растительность. Имея длинную, сильно разветвленную корневую систему, эти злаки образуют плотную и крепкую дерновину, которая препятствует развитию подземных органов других растений. Конкуренцию с этими злаками выдерживают иногда только вероника дубравная и бор-раскидистый, являющиеся длиннокорневищными растениями.

Разумеется, мы не имели возможности проследить весь процесс смены растительности на всех стадиях задернения муравейников и старовозрастных кротовин. Этот период длится десятилетиями. Свеженарытые кротовицы в течение года остаются почти не заросшими, если не считать пробивающуюся с краев кротовины засыпанную растительность. На следующий год кротовины покрываются молодым мохом — Brachyte-

cium salebrosum и печеночниками — *Marchantia polymorpha*. Интересно отметить, что мхом *Brachythecium* застают кротовины, просуществовавшие более года, и старовозрастные.

Якушев (1941) заселение кротовин мхом объясняет нетребовательностью его к условиям жизни, особым устройством листвьев, которое дает возможность поглощать влагу и удерживать ее между рядами клеток в период засухи.

Одновременно со мхом на 1—2 летних кротовинах поселяются жгучая крапива, звездчатка и др. В последующие годы, в связи с изменением эдафических условий, кротовины заселяются злаковой растительностью.

Наблюдается закономерное распределение растительности на самом муравейнике. Приведем такое распределение растительности на одном из старовозрастных муравейников в молодом березняке:

I. Верхушка муравейника

| | | |
|---|-----|--------|
| 1. Овсяница красная <i>Festuca rubra</i> | 99% | 15,3 % |
| 2. Вероника дубровка <i>Veronica diamaedrys</i> | 1% | |

II. Средина муравейника:

| | |
|---|--------|
| 1. Вододушка — <i>Bupleurum aureum</i> | 30,7 % |
| 2. Овсяница красная — <i>Festuca rubra</i> | |
| 3. Мятлик обыкновенный — <i>Poa trivialis</i> | |
| 4. Вероника дубровка — <i>Veronica diamaedrys</i> | |

III. Основание муравейника:

| | |
|--|--------|
| 1. Бурра — <i>Glechoma hederacea</i> | 54,0 % |
| 2. Купальница — <i>Trollius europaeus</i> | |
| 3. Полмареник мягкий — <i>Galium mollugo</i> | |
| 4. Вододушка — <i>Bupleurum aureum</i> | |
| 5. Коротконожка — <i>Brachypodium silvaticum</i> | |
| 6. Звездчатка <i>Stellaria holostea</i> | |
| 7. Тысячелистник <i>Achillea millefolium</i> | |

Примерно такую же картину мы наблюдаем на муравейниках и в других типах леса. Основание, как правило, заселено большим количеством видов, из которых преобладают представители разнотравья.

Особенно отчетливо это видно на муравейниках, расположенных на опушке смешанного лиственного леса. На середине муравейников и особенно на их вершинах концентрируется преимущественно злаковая растительность. Такая приуроченность не случайна: несмотря на незначительную величину муравейников или старовозрастных кротовин, все их части имеют специфические микроклиматические условия. Почва у подошвы муравейника значительно влажнее, чем на вершине, содержит больше гумуса и в меньшей степени подвергается воздействиям микроклимата. На вершинах муравейников, где почва бесструктурна и более иссушена, может расти только не требовательная к влаге растительность.

Концентрация рыхлокустовой злаковой растительности на старовозрастных кротовинах и муравейниках показывает определенную стадию дернового процесса.

По Вильямсу (1949), в процессе дернового почвообразования такие растения, как мятыники, овсяницы и полевицы, характеризуют рыхлокустовый период задерниения почвы.

В ходе задерниения кротовин в лесных условиях можно установить пока два периода: мохово-крапивный продолжительностью около 3 лет и рыхлокустовой продолжительностью около 20—25 лет. Продолжительность этого периода нами установлена на основании, распросов сотрудников лесхоза и местного населения, выкашивающего поляны. Плотнокустовой период, который сопровождается типично степными расте-

ниями — ковылем и типчаком, в наших исследованиях не наблюдался. После рыхлокустового периода кротовины снова покрываются мхом и, вероятно, разрушаются. Интересно отметить, что в рыхлокустовом периоде кротовые муравейники застают древесной растительностью — в первую очередь бересой и осиной (см. рис. 1).



Такое же явление отмечают Глумов и Красовский (1948) для зарослей в Троицком лесостепном заповеднике. Иногда интенсивность заселения муравейников древесной растительностью достигает большой величины. Так, на склонах лугового оврага в редком бересовом лесу на площади 2,5 га нами насчитано 345 кротовых муравейников, из которых

Таблица 6

| Видовой состав | Коли-чество | Проросло на выбросах | Возобновление | | | | состояние растений | | | |
|----------------|-------------|----------------------|---------------|-----------|----------|---------|--------------------|------|--------|------|
| | | | от семян | от корней | здоровых | усохших | Кол-во | % | Кол-во | % |
| Дуб | 14 | 1 (7,1%) | 14 | 100 | — | — | 14 | 100 | — | — |
| Липа | 3 | — | 1 | 33,3 | 2 | 66,7 | 3 | 100 | — | — |
| Вяз | 6 | 1 (16,6%) | 4 | 66,6 | 2 | 33,4 | 5 | 83,4 | 1 | 16,6 |
| Клен | 28 | 4 (14,2%) | 19 | 67,9 | 9 | 32,1 | 8 | 28,5 | 20 | 71,5 |
| Лещина | 4 | — | 4 | 100 | — | — | 2 | 50,0 | 2 | 50,0 |
| Бересклет | 1 | — | — | — | 1 | 100 | 1 | 100 | — | — |
| Черемуха | 1 | — | — | — | 1 | 100 | 1 | 100 | — | — |
| Рябина | 2 | — | 1 | 50,0 | 1 | 50,0 | 2 | 100 | — | — |
| Ель | 1 | — | 1 | 100 | — | — | — | — | 1 | 100 |
| Итого | 60 | 6 (10%) | 44 | 73,3 | 16 | 26,7 | 36 | 60,0 | 24 | 40,0 |

Контрольные площадки

| | | | | | | | | | | |
|-------|----|---|----|------|---|------|----|------|----|------|
| Клен | 14 | — | 13 | 92,9 | 1 | 7,1 | 11 | 78,6 | 3 | 21,4 |
| Вяз | 25 | — | 22 | 88,0 | 3 | 12,0 | 15 | 60 | 10 | 40,0 |
| Липа | 2 | — | — | — | 2 | 100 | 2 | 100 | — | — |
| Итого | 41 | — | 35 | 85,3 | 6 | 14,7 | 28 | 68,3 | 13 | 31,7 |

Обращает внимание состояние растений на пробных площадках. Из таблицы видно, что процент отхода на участках, изрытых кротом, больше, чем на контроле. Это явление вполне понятно, ибо при интенсивной роющей деятельности крота происходит обрывание корней у молодых, еще не окрепших деревцов.

Таким образом, данные, приведенные в таблице, говорят о некоторой отрицательной роли роющей деятельности крота и других млекопитающих в возобновлении леса.

Однако нельзя отрицать положительной роли крота в тех случаях, когда он своими выбросами засыпает опавшие семена древесных растений, сохраняя их, с одной стороны от выедания мышевидными грызунами, а с другой, обеспечивая стратификацию и лучшую всхожесть.

При анализе земли, выброшенной кротами и желтогорлыми мышами, нами обнаружено, что на один выброс крота или желтогорлой мыши приходится около 3,5—4 семян липы (см. таблицу 7).

Таблица 7

Количество семян, засыпанных выбросами земли крота и желтогорлой мыши

| Выбросы крота | Выбросы желтогорлой мыши | | |
|-----------------|--------------------------|-----------------|-----------------|
| | Размер выбросов | Обнаружено | Размер выбросов |
| Размер кротовин | Обнаружено | Размер выбросов | Обнаружено |
| 670 кв. см | 2 орешка липы | 598 кв. см | 4 орешка липы |
| 500 | 15 | 340 | нет ничего |
| 180 | нет ничего | 1628 | 2 орешка липы |
| 758 | 2 орешка липы | 760 | 5 |
| 590 | нет ничего | | |

539, 6 кв. см: Около 4

741 кв. см. 3,5

131 (38%) имели молодую поросль березы. Зарастание кротовин и муравейников березой мы склонны объяснить тремя причинами.

1. Во время сенокоса растительность муравейников, а вместе с нею и молодая поросль березы из года в год остаются нетронутыми.

2. Скот, как правило, обходит муравейники и кротовины и не вытаптывает развивающиеся на них березки.

3. Семена березы, упавшие на кротовины, попадают в лучшие условия произрастания, чем на задернелом лугу. В этом отношении старые кротовины и муравейники можно считать «стацией» переживания березы, а следовательно, и расширения ее ареала. Но, учитывая исключительную способность березы размножаться самосевом и быстро расширять свою территорию, приходится признать, что кротовины и муравейники играют при этом лишь косвенную роль.

Таким образом, мы подошли к вопросу о непосредственном влиянии роющей деятельности млекопитающих на лес.

В отечественной литературе имеется слишком мало сведений, которые говорили бы о влиянии роющей деятельности на возобновление леса. Нам пока известно два таких источника.

Андрушкин (1939) приводит данные Бирда о том, что барсуки способствуют ускорению наступления леса на прерию. К сожалению, автор не приводит никаких материалов, расшифровывающих это положение. Снигиревская (1947) изучавшая деятельность грызунов в сосновых лесах Башкирского заповедника, отмечает положительную роль роющей деятельности мышевидных грызунов в прорастании семян сосны. Но это положение также не подкрепляется конкретными данными.

Пытаясь выяснить значение роющей деятельности в возобновлении лесных пород, мы закладывали пробные площадки размером 10×10 м в количестве 3-х, на участках с изрытой почвой* и на контрольных площадках, где роющей деятельности млекопитающих нами не обнаружено. На тех и других участках подсчитывались все молодые деревца в возрасте до 4—5 лет. Мы ясно представляем себе, что при возобновлении лесных пород, на участках, изрытых землероями, нельзя приписывать последним ведущей роли, ибо здесь имеется влияние целого комплекса факторов. Например, как показали результаты учетных работ, 26,7% молодой поросли возобновляется не семенами, а корневыми отпрысками.

Далее, необходимо учитывать роль дождевых червей, о которых писал Ч. Дарвин (1881): «многие семена обязаны своим прорастанием тому обстоятельству, что они были покрыты экскрементами червей». Большое значение имеет также живой покров, определяющий своеобразие микроклимата, и другие факторы.

Результаты учета лесовозобновления на участках, подвергшихся влиянию роющей деятельности крота, и на контрольных площадках приведены в таблице 6.

При рассмотрении таблицы обращает на себя внимание более разнообразный видовой состав древесных пород на пробных площадках, подвергшихся роющей деятельности, чем на контрольных. На пробных площадках 10% возобновления приходится на выбросы крота, чего нет на контроле. Однако, против ожидания, на контрольных площадках от семян проросло больше, чем на пробных площадках, изрытых землероями.

Причина такого явления нам не совсем ясна. Вероятнее всего, в участках с более густым и разнообразным древостоем концентрируется больше мышевидных грызунов, которые и выедают значительную часть семян.

* На каждой площадке в среднем насчитывалось 20 подснежных кротовых выбросов и 8 ходов.

Анализы пороев были сделаны осенью 1952 года. В это время роющая деятельность была незначительной, а урожай дуба и других древесных пород крайне низкий.

Суммируя изложенное выше, мы видим, что роющая деятельность млекопитающих, главным образом крота, имеет как положительное значение, определяя накопление гумуса и обеспечивая лучшую всхожесть семян на выбросах, так и отрицательное значение, связанное с обрыванием корней, иссушением почвы, вклиниванием в лес луговой растительности и пр.

Роющую деятельность млекопитающих мы должны рассматривать и как важнейший фактор аккумуляции гумуса.

Выбрасывая на поверхность почвы землю из нижних горизонтов, землерои как бы «погружают» гумусовый горизонт. На выбросах, благодаря застанию их травянистой растительностью, образуется новый гумусовый слой.

Процесс смены растительности на кротовинах и муравейниках подчинен, в основном, закономерности задернения залежей. Смена растительных микрогруппировок на кротовинах и кротовых муравейниках происходит не изолированно, а в тесной взаимозависимости с сообществом растений, являясь его составной частью. Поэтому смена старой растительной микрогруппировки и появление новой в какой-то степени должны отразиться на всем сообществе. Иногда, как отмечает Ярошенко (1953), изменение сообщества начинается именно с изменения микрогруппировок.

Появление кротовых муравейников в глубине леса и, вместе с ними, типично луговой растительности отрицательно влияет на возобновление леса, так как луговая растительность вступает в конкурентную борьбу с древесной растительностью.

Говоря о значении крота в жизни лесных ценозов, мы не должны забывать, что он в сосняковых лесах уничтожает массу вредных насекомых — как, например, личинок майского хруща и щелкунов — и приносит этим бесспорную пользу лесному хозяйству.

В широколиственных лесах положительная роль крота менее очутима. В его кормовом рационе ведущее место занимают дождевые черви. Кроме того, его роющая деятельность в лиственных лесах иногда отрицательно влияет на возобновление леса.

ЛИТЕРАТУРА

- Ландрушко А. М. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Изд. Ленингр. Гос. Ун-та, 1939.
Вильямс В. Р. Почвоведение. Изб. соч. в 2-х томах, 1949 г.
Воронцов Н. П. Из наблюдений над роющей деятельностью млекопитающих в лесу. Почвоведение № 10, 1953.
Глумов Г. А. и Красовский П. Н. Основные черты защеления залежей Троицкого лесостепного заповедника. Изв. Естеств.-науч. ин-та при Молот. Гос. Ун-те, в. 8, т. XII, Молотов. 1948.
Дарвин Ч. Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних (перевод с английского М. А. Мензбира). Москва, 1882.
Докучаев В. В. Сочинения т. 1—6. Изд. АН СССР, Москва, 1949—50.
Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., 1949.
Несторов В. Г. Общее лесоводство. М.—Л., 1948.
Сийгирёвская Е. М. Значение грызунов в сосновых лесах Башкирского заповедника. Тр. Башк. Гос. заповедника в. 1, 1947.
Якушев М. Д. К вопросу о роли почвенной фауны в смене растительного покрова на суходольном лугу. Почвоведение, № 5, 1941.
Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове. Географгиз, 1953.

Ю. К. ПОПОВ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЧЕРТ ЭКОЛОГИИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ МЕТОДОМ МЕЧЕНИЯ

В настоящее время, в результате широко проводимых исследований по экологии мышевидных грызунов, опубликовано довольно большое число работ, посвященных указанным животным. Однако, нужно заметить, что подавляющее большинство исследований посвящено изучению популяций. Работ, освещавших вопросы контакта между отдельными особями внутри популяции, характер использования ими территории, крайне мало. Необходимость организации достаточно эффективной борьбы с вредными в сельском и лесном хозяйствах видами грызунов и в особенности противоэпидемической защиты людей и домашних животных заставляет зоологов изучать указанные выше вопросы.

Значительный успех в изучении передвижения мышевидных грызунов, взаимоотношений между особями в популяции и в установлении индивидуальных ареалов был достигнут в результате проведения работ по мечению зверьков и наблюдения за меченными особями. Таким путем Варшавскому (1937) удалось установить у мышевидных грызунов наличие сезонных миграций из одних биотопов в другие. Фенюк и Попова (1949), обнаружили у них наличие миграций под влиянием инстинкта дома.

С 1946 г. мечением мышевидных грызунов в большом объеме стали заниматься сотрудники лаборатории экологии отдела паразитологии Института экспериментальной медицины им. Гамалея АМН СССР. Работы велись под руководством проф. Н. П. Наумова. В итоге исследований был напечатан ряд работ Наумова (1954, 1956), Карасевой и Кучерук (1954), Карасевой (1954, 1955), Меркова (1955), Туликовой, Кучерук и Лавровой (1956) и др. Ими изучался ряд вопросов экологии мышевидных грызунов, в частности изменение величины индивидуальных участков в зависимости от конкретных условий обитания и степень контакта между особями разных видов.

Публикуемые нами материалы по мечению грызунов получены в результате разработки темы «Вредные в сельском хозяйстве ТАССР грызуны и меры борьбы с ними». Работа по мечению проводилась в двух участках.

В Лайшевском районе мечение велось в отдельном колке молодого лилово-дубового леса с примесью орешника, рябины, березы и осин. С севера и запада этого участка находились поля с посевами ржи, пшеницы и овса, а с юга и востока — выгон. Общая площадь колка леса — около 4 гектаров. Размер постоянной площадки, на которой расставлялись живоловки, — 1,85 га. Площадка пересекалась небольшим оврагом,

Таблица 1

Видовой состав, количество помеченных грызунов и число попаданий меченых особей в живоловки

по дну которого шла малопроезжая дорога. В центре площадки находилась небольшая полянка. Схематический план этого колка леса и расположение на площадке ловушек-живоловок приведены на рис. 1.

В Юдинском районе мечение грызунов производилось в Раифском лесничестве: в 1955 г. — в перестойном липово-дубовом лесу на площадке, равной 2,5 га, где живоловки ставились на расстоянии 25 м одна от другой в шахматном порядке; в 1956 г. — в трех лесных биотопах: в липово-дубовом перестойном лесу, в спелом липово-еловом и на участке осинового приospевающего леса. На постоянных площадках размером в 1 гектар живоловки расставлялись в 14 метрах одна от другой. Расположение живоловок на площадках показано на рис. 3 и 4.

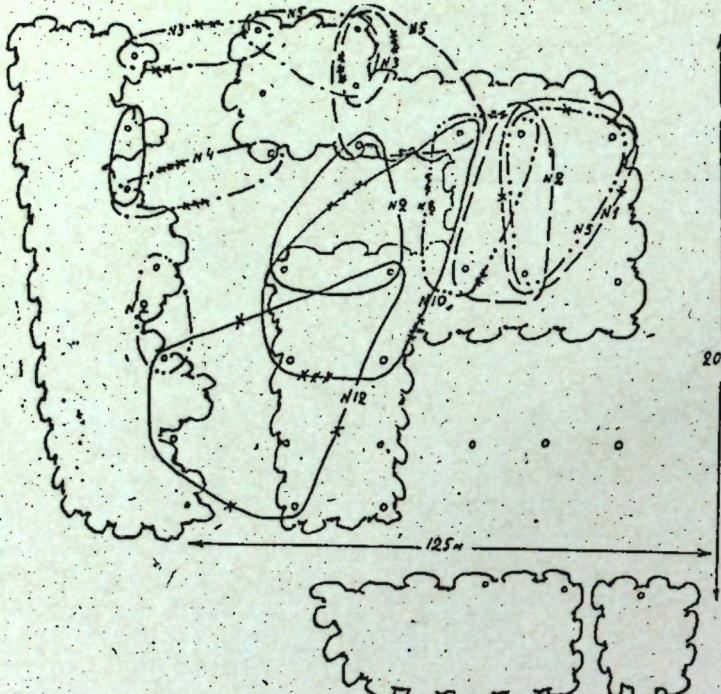


Рис. 1. Расположение индивидуальных участков деятельности мышевидных грызунов. (Лайшевский район. Молодой липово-дубовый лес. 1955 г.) — лесная мышь, — желтогорлая мышь, — полевая мышь, —..—.. рыжая полевка, — самка взрослая, —x— самец взрослый, —x—x—x самка молодая, —x—x—x самец молодой, о места расстановки живоловок.

Отлов мышевидных грызунов проводился обычными мышеловками-живоловками, которые стояли постоянно на одном месте. Во избежание гибели зверьков от дождей и росы задняя часть живоловки была защищена фанерками. Приманкой служила корочка ржаного хлеба доволю большого размера, чтобы предотвратить гибель зверьков от голода за ночь. Мечение проводилось путем ампутации пальцев по системе, предложенной проф. Наумовым, в результате чего каждый зверек имел свой порядковый номер. В 1954 году живоловки стояли по 3—5 дней в мае, июне, июле и октябре (520 сутко-живоловок); в 1955 г. в Лайшевском районе работы проводились по несколько дней в мае, июне, августе и октябре (490 с/живоловок), а в Юдинском районе как в 1955, так и в 1956 г. живоловки стояли с середины июня по середину августа (5800 с/живоловок). Основные полевые работы выполнены препаратором лаборатории А. В. Захаровым.

В результате продолжительного облова постоянных площадок меченные мышевидные грызуны попадали в ловушки неоднократно. На осно-

| Виды грызунов | 1954 г. | | | 1955 г. | | | 1956 г. | | |
|----------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------|
| | число помеченных зверьков | число попавших в живоловки | в ср. на 1 зверька | число помеченных зверьков | число попавших в живоловки | в ср. на 1 зверька | число помеченных зверьков | число попавших в живоловки | в ср. на 1 зверька |
| Лайшевский район | | | | | | | | | |
| Лесная мышь | 15 | 37 | 2,5 | 40 | 101 | 2,5 | — | — | — |
| Полевая мышь | 30 | 54 | 1,8 | 5 | 15 | 3,0 | — | — | — |
| Желтогорлая мышь | — | — | — | 5 | 14 | 2,8 | — | — | — |
| Домовая мышь | 1 | 1 | 1,0 | 2 | 4 | 2,0 | — | — | — |
| Рыжая полевка | 10 | 17 | 1,7 | 10 | 24 | 2,4 | — | — | — |
| Обыкновенная полевка | 4 | 5 | 1,2 | 1 | 1 | 1,0 | — | — | — |
| Итого . . . | 60 | 114 | 1,9 | 63 | 159 | 2,5 | — | — | — |
| Юдинский район | | | | | | | | | |
| Лесная мышь | — | — | — | 22 | 40 | 1,8 | 14 | 30 | 2,1 |
| Желтогорлая мышь | — | — | — | 67 | 121 | 1,8 | 33 | 68 | 2,1 |
| Рыжая полевка | — | — | — | 398 | 889 | 2,2 | 151 | 335 | 2,2 |
| Итого . . . | — | — | — | 487 | 1050 | 2,1 | 198 | 433 | 2,2 |
| Всего . . . | 60 | 114 | 1,9 | 550 | 1209 | 2,2 | 198 | 433 | 2,2 |

вании попадания их в различные живоловки мы сделали попытку выяснить индивидуальные районы деятельности отдельных зверьков, степень контакта между разными видами и отдельными экземплярами и характер использования ими территории. Для этого мы использовали данные отловов меченых зверьков, попавшихся в ловушки более 4-х раз за срок не менее 20 дней. По этим данным мы вычертли их индивидуальные районы деятельности (рис. 1, 2, 3, 4). На рисунках видно, что районы деятельности разных видов мышевидных грызунов на всех площадках взаимно перекрываются. Последнее позволяет говорить о совместном использовании одной и той же территории и, вследствие этого, о наличии между ними довольно тесного контакта.

Рассматривая распределение индивидуальных ареалов между особями одного вида, мы видим, что они так же взаимно перекрываются. Однако, здесь следует заметить некоторые особенности. Так, например, индивидуальные участки взрослых самок взаимно не перекрываются, а только иногда соприкасаются. В то же время районы деятельности взрослых самцов нередко перекрываются и перекрывают участки даже некоторых взрослых самок того же вида.

На приводимых рисунках также видно, что индивидуальные районы деятельности неполовозрелых особей взаимно перекрываются и обычно располагаются вблизи индивидуального участка взрослой самки того

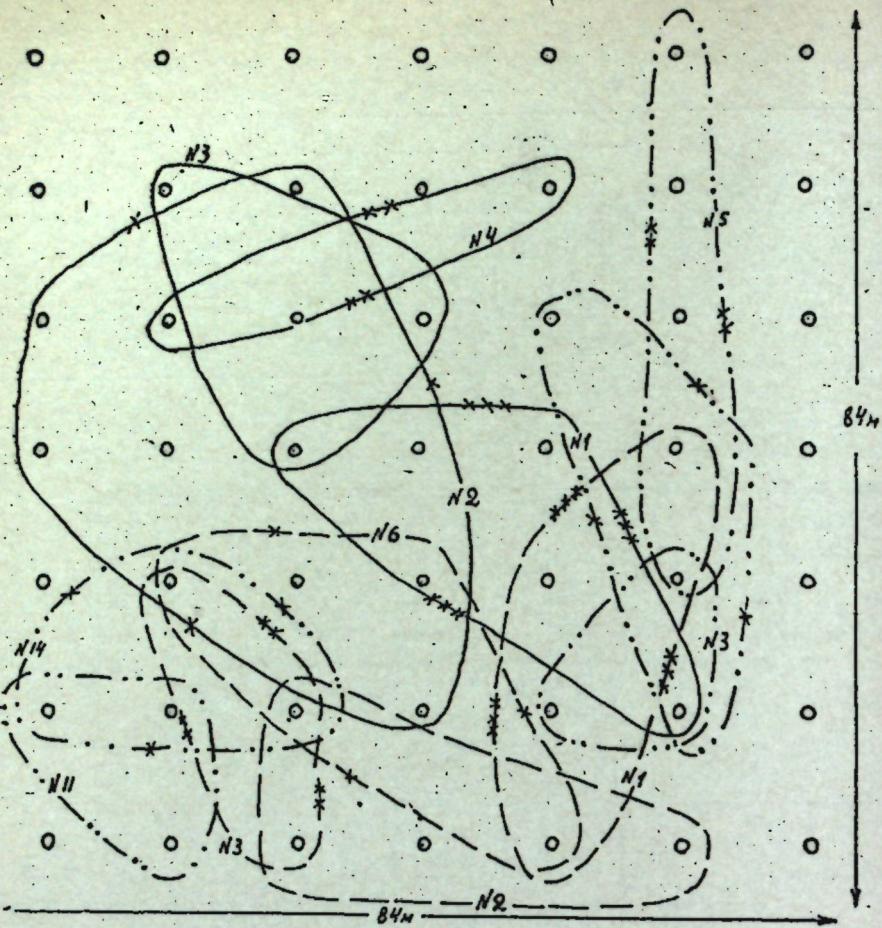


Рис. 2. Расположение индивидуальных участков деятельности мышевидных грызунов. (Юдинский район. Раифа, кв. 81: Перестойный липово-дубовый лес. 1956 г.). Условные обозначения как в рис. 1.

же вида. Последнее дает возможность говорить о том, что молодые после выхода из гнезда до половой зрелости держатся вблизи своего гнезда.

Для выяснения размеров индивидуальных районов деятельности у разных видов мышевидных грызунов мы взяли данные о расстоянии между крайними точками отловов меченых зверьков и подсчитали среднее расстояние для каждого вида (табл. 2).

Таблица 2
Расстояние в метрах между крайними точками поимки различных видов помеченных грызунов

| Вид | Лашевский район | | Юдинский район | | | |
|------------------|-----------------|--------------|----------------|--------------|-----------|--------------|
| | 1954 г. | | 1955 г. | | 1955 г. | |
| | в среднем | максимальное | в среднем | максимальное | в среднем | максимальное |
| Лесная мышь | 48 | 100 | 56 | 120 | 70 | 160 |
| Желтогорлая мышь | — | — | 52 | 100 | 65 | 160 |
| Полевая мышь | 46 | 80 | 57 | 95 | — | — |
| Рыжая полевка | 31 | 45 | 37 | 50 | 48 | 120 |

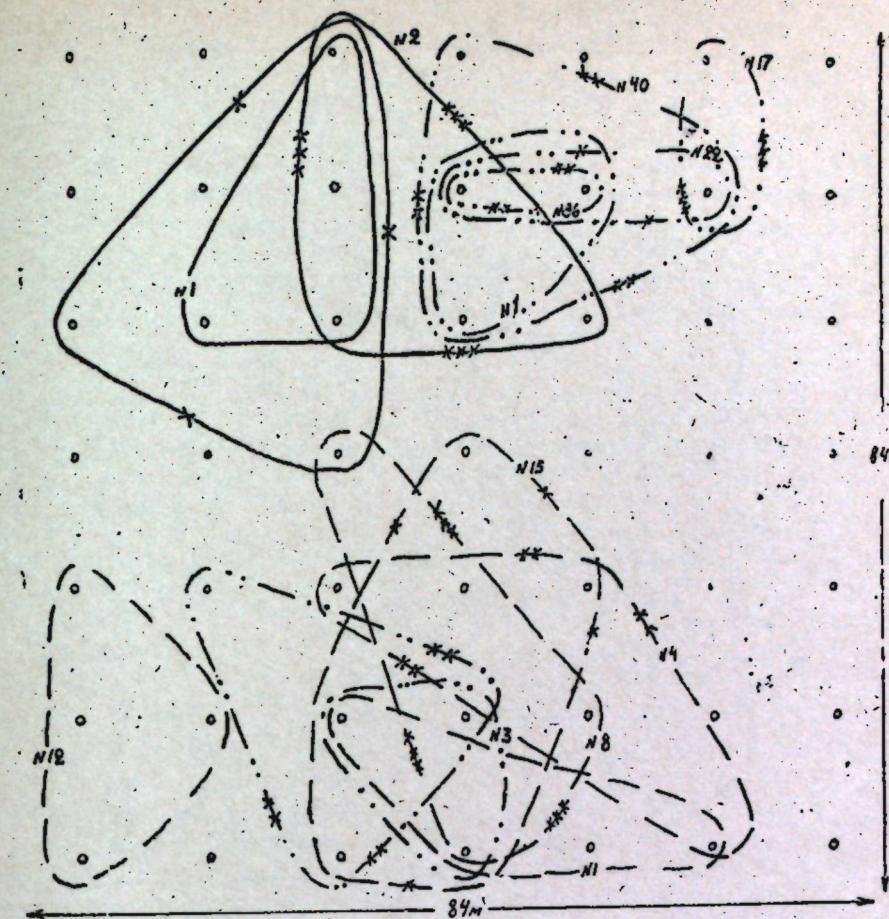


Рис. 3. Расположение индивидуальных участков деятельности мышевидных грызунов. (Юдинский район. Раифа, кв. 67. Липово-словый лес. 1956 г.). Условные обозначения как в рис. 1.

Из таблицы видно, что расстояние между крайними точками отловов меченых зверьков у лесных, желтогорлых и полевых мышей больше, чем у рыжих полевок. Разницу в размерах индивидуальных участков у указанных видов мы считаем возможным объяснить характером их питания. Рыжие полевки, поедающие больше, чем мыши, вегетативные части растений, находят себе пищу на сравнительно небольшой территории. Мыши же, питаясь в основном семенами, нуждаются в большей площади.

Данные таблицы 2 показывают также, что размеры индивидуальных участков у мышевидных грызунов в 1954 и 1956 г.г. были меньше, чем в 1955 г. Мы считаем, что это изменение индивидуальных участков деятельности по годам объясняется количеством кормов в том или ином

Таблица 3

Средние данные о расстоянии между крайними точками отловов меченых зверьков в метрах в различных лесных биотопах.

| Вид | Липово-словый лес | Осиновый лес | Липово-дубовый лес |
|------------------|-------------------|--------------|--------------------|
| Рыжая полевка | 34 | 36 | 35 |
| Желтогорлая мышь | 51 | 100 | 47 |
| Лесная мышь | 40 | 86 | 48 |

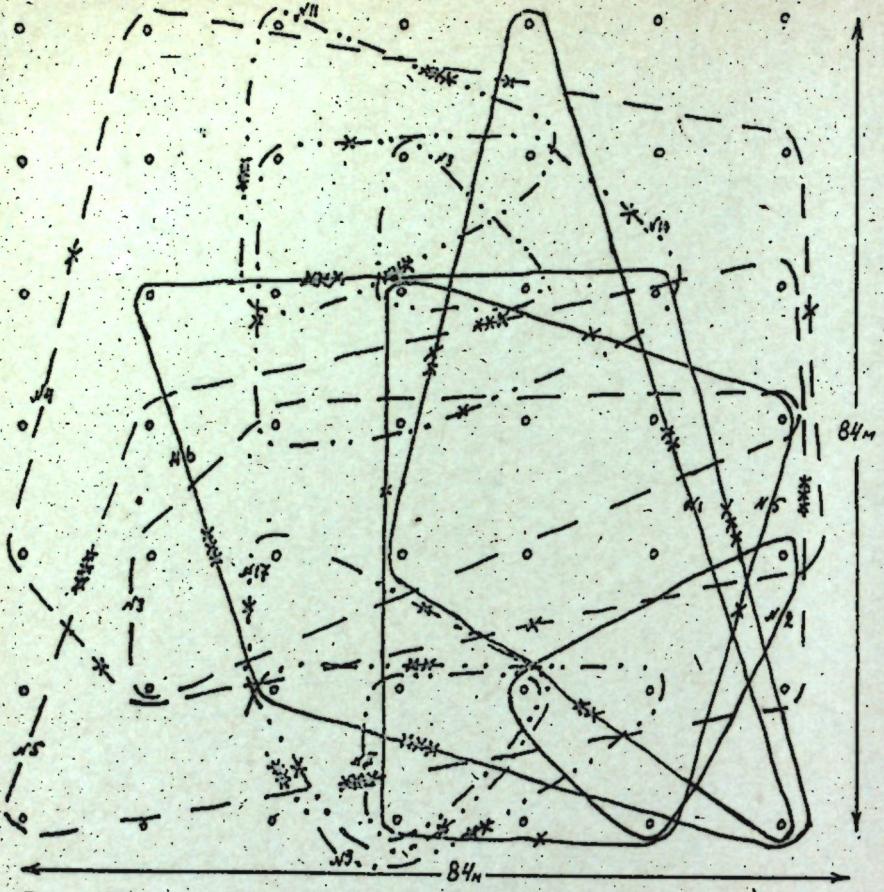


Рис. 4. Расположение индивидуальных участков деятельности мышевидных грызунов. (Юдинский район, Раифа, кв. 68, осиновый лес. 1956 г.) Условные обозначения как в рис. 1.

ду. Повидимому, в 1954 и 1956 г.г. обеспеченность кормами была лучше, чем в 1955 г., в результате чего и участки деятельности отдельных особей в эти годы были меньше, чем в 1955 г.

Как уже упоминалось, мечение мышевидных грызунов в 1956 г. в Раифском лесничестве мы проводили в трех различных лесных биотопах с целью выяснения разницы в размерах индивидуальных участков в зависимости от условий обитания.

Из таблицы 3 видно, что у лесных и желтогорлых мышей в осиновом лесу районы деятельности значительно больше, чем в липово-дубовом и липово-еловом. Это, несомненно, связано с бедностью кормовой базы для указанных видов в осиновых лесах. У рыжих полевок, в отличие от лесных и желтогорлых мышей, индивидуальные районы деятельности в среднем во всех указанных трех биотопах почти одинаковы. Последнее мы связываем с примерной равноточностью указанных биотопов в кормовом отношении для рыжей полевки, поедающей довольно много вегетативных зеленых кормов.

Помимо разобранных выше вопросов, мечение мышевидных грызунов на постоянных площадках в течение продолжительного времени позволило нам сделать следующее наблюдение.

У рыжих, лесных и желтогорлых мышей некоторые меченные особи отлавливались неоднократно в течение более или менее продолжительного времени, а другие — только один раз. По нашему мнению, это объясняется тем, что у указанных видов грызунов в тот или иной отрезок времени вегетационного периода часть особей популяции живет более

или менее стационарно на определенной площади. Они-то и попадаются по несколько раз в живоловки. Такое оседлое обитание, как нам кажется, обуславливается размножением этих особей в данный отрезок времени.

Другая часть популяции ведет подвижный — кочевой образ жизни. К ним относятся особи, которые в данный отрезок времени не участвуют в размножении. Ниже, в таблице 4 мы приводим имеющиеся у нас данные по этому вопросу. В графе «оседлые» указан процент особей, отлавливавшихся на постоянных площадках несколько раз в течение не менее 15 дней, а в графу «мигранты» включены зверьки, отловленные только один раз.

Таблица 4

Результаты отлова на постоянных площадках «оседлых» и «мигрирующих» особей в Раифском лесничестве

| Вид | С 15/VII до 1/VIII-55 г. | | | С 15/VII до 1/VIII-56 г. | | |
|------------------|--------------------------|-------------|----|--------------------------|-------------|----|
| | число помеченных особей | из них в % | | число помеченных особей | из них в % | |
| | «оседлых» | «мигрантов» | | «оседлых» | «мигрантов» | |
| Рыжая полевка | 182 | 66 | 34 | 43 | 51 | 49 |
| Желтогорлая мышь | 14 | 50 | 50 | 17 | 47 | 53 |
| Лесная мышь | 28 | 50 | 50 | 10 | 60 | 40 |

Из таблицы видно, что у рыжих полевок, лесных и желтогорлых мышей за указанный отрезок времени около половины популяции жила оседло на определенной территории, а другая часть популяции вела кочевой образ жизни.

Заканчивая статью, мы считаем возможным сделать некоторые предварительные выводы.

1. В результате совместного использования одной и той же территории, о чем говорит перекрывание индивидуальных участков деятельности различных видов мышевидных грызунов, между зверьками происходит достаточно тесный контакт для обмена паразитами.

2. У мышевидных грызунов во время их стационарной жизни, что совпадает с периодом размножения, индивидуальные районы деятельности взрослых самок одного и того же вида взаимно не перекрываются. У взрослых самцов район деятельности в этот период несколько больше, чем у самок, и часто перекрывает участки нескольких взрослых самок.

3. Индивидуальные участки неполовозрелых особей обычно располагаются вблизи района деятельности взрослой самки того же вида.

4. Размеры индивидуальных районов деятельности мышевидных грызунов зависят от количества корма в данном биотопе. Так, например, у желтогорлых и лесных мышей районы деятельности в липово-еловом и липово-дубовом лесах значительно меньше, чем в осиновом лесу.

5. Как показали работы по мечению грызунов, около половины популяции живет оседло, а другая часть популяции ведет кочевой образ жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Варшавский С. Н. Закономерности сезонных передвижений мышевидных грызунов. Зоолог. журн., т. XVI, в. 2, 1937.

Карасева Е. В. Особенности использования территории полевкой-экономкой в Ярославской области по данным мечены зверьков. Тезисы доклад. III-й зоол. конф., ч. III Киев, 1954.

Каравеса Е. В. и Кучерук В. В. Изучение подвижности обыкновенных полевок с помощью мечения зверьков. Тезисы докл. III-й эколог. конфер., ч. III. Киев, 1954.

Каравеса Е. В. Мечение наземных млекопитающих в СССР. Бюлл. МОИП, Отд. биологии, т. 60, в. 5, Москва, 1955.

Меркова М. А. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши юга Московской области и Таллермановской рощи. Бюлл. МОИП, Отд. биологии, т. 60, в. 1, Москва, 1955.

Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. Сб. «Фауна и экология грызунов», в. 4, МОИП, Москва, 1954. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей. Зоолог. журн., т. 35, в. 1, 1956.

Тулкова Н. В., Кучерук В. В. и Лаврова М. Я. Опыт мечения грызунов в лесополосах и байрачном лесу. Бюлл. МОИП, Отд. биологии, т. 61, в. 2, Москва, 1956.

Фенюк Б. К. и Попова А. А. Заметки о миграциях грызунов под влиянием инстинкта дома. Вестник микроб., эпидемiol. и паразитологии, т. 19, в. 1, Москва, 1940.

В. И. ГАРАНИН, В. А. ПОПОВ.

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ТРИТОНОВ РАЙФСКОГО
ЛЕСА (Татарская АССР)

Обыкновенный и гребенчатый тритоны (*Triturus vulgaris* L. и *T. cristatus* Laur.), заселяющие большую часть Европы и встречающиеся в довольно больших количествах почти во всех увлажненных типах леса, несомненно, имеют существенное значение в жизни лесных цепозов. Однако, до сего времени работ, освещающих экологию тритонов и их биоценологическое значение, крайне мало, и многие стороны жизни этих животных все еще остаются слабо изученными.

Отдельные сведения о распространении и биологии тритонов разбросаны в ряде работ, в частности у И. Бедряги (1889), А. Никольского (1918), Шрейбера (Schreiber, 1912), в определителе Терентьева и Чернова (1949). Довольно полные данные по анатомии и о развитии тритонов в условиях террациумного содержания имеются в работе Воронцовой, Лиознер, Маркеловой, Пухальской (1952). Некоторые материалы по экологии тритонов приведены в очерках по биологии земноводных А. Баникова и М. Денисовой (1956).

В нашей отечественной литературе нам известны только две работы, специально посвященные тритонам. Красавцев (1940) опубликовал исследование по экологии обыкновенного тритона в Предкавказье и Лавров (1944) написал небольшую заметку о результатах анализа содержимого желудка обыкновенного и гребенчатого тритонов, добытых в июне—1934—1941 гг. в Московской области.

Это обстоятельство побудило нас начать обработку материалов по экологии тритонов, собираемых нами уже более 10 лет в Раифском лесничестве, расположенному в 30 км на СЗ от Казани, параллельно с работами по изучению динамики фауны мелких лесных млекопитающих. Отлов животных производился в ловчие трапиши длиною в 15 метров, заложенные в различных типах леса. Осмотр ловчих трапишей производился один раз в сутки рано утром. В трапиши хорошо отлавливаются землеройки, мелкие грызуны, земноводные и наземные насекомые, особенно жуки (В. Попов, 1945). Наиболее полные сборы в течение всего вегетационного сезона производились с 1950 г. За восемь вегетационных сезонов добыто 4609 тритонов (табл. 1).

По отношению к общему числу земноводных тритоны составляют 32,2 процента (24,7—44,2); на долю обыкновенных тритонов приходится 79,3%, на долю гребенчатых — 20,7%. По годам это соотношение довольно сильно изменяется.

В настоящей статье мы останавливаемся на рассмотрении годовой и сезонной динамики численности тритонов, некоторых фенологических дат

Таблица 1
Количество амфибий, добытых в ловчие траншеи в 1950—1957 гг.

| Годы | Количество сутко-траншей | Количество добытых | | | | | |
|------|--------------------------|---------------------|-----------|--------------------|-----------|--------------------|-----------|
| | | тритон обыкновенный | | тритон гребенчатый | | бесхвостые амфибии | |
| | | к-во | на 10 с/т | к-во | на 10 с/т | к-во | на 10 с/т |
| 1950 | 1514 | 545 | 3,6 | 211 | 1,4 | 947 | 6,2 |
| 1951 | 1255 | 1385 | 11,0 | 346 | 2,8 | 1830 | 31,3 |
| 1952 | 938 | 501 | 5,3 | 36 | 0,4 | 881 | 9,4 |
| 1953 | 899 | 337 | 3,7 | 153 | 1,7 | 1230 | 13,7 |
| 1954 | 1152 | 169 | 1,5 | 39 | 0,3 | 324 | 2,8 |
| 1955 | 920 | 118 | 1,3 | 23 | 0,2 | 384 | 4,2 |
| 1956 | 1048 | 556 | 5,3 | 89 | 0,9 | 874 | 8,3 |
| 1957 | 774 | 64 | 0,8 | 37 | 0,5 | 229 | 2,9 |
| | 8500 | 3675 | 4,3 | 934 | 1,1 | 9699 | 11,4 |

и биотопического размещения тритонов. Материалы по размножению и питанию будут изложены в самостоятельной статье.

В качестве показателя численности тритонов мы взяли количество отловленных животных на 10 сутко-траншей (рис. 1). Максимальная численность имела место в 1951 году — 13,8, минимальная в 1957 году — 1,3. Таким образом, мы можем говорить о 10-кратном изменении численности тритонов. Если рассматривать кратность изменения численности для обыкновенного и гребенчатого тритонов отдельно, то мы видим, что при максимальной численности обоих видов в 1951 году минимум для гребенчатого тритона приходится на 1955 год, а для обыкновенного тритона на 1957 год, и, что очень интересно, кратность изменения численности у обоих видов равна 14.

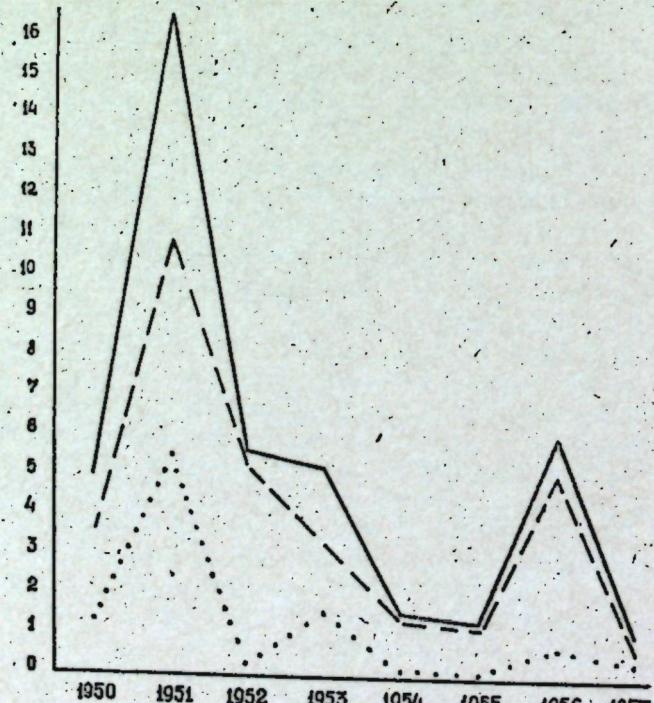


Рис. 1. Попадаемость тритонов по годам (на 10 сутко-траншей).

- Общее количество тритонов.
- Тритон обыкновенный.
- · · Тритон гребенчатый.

Учитывая довольно значительное изменение численности тритонов по годам, мы попытались нашупать факторы, определяющие динамику популяции, использовав для этого ряд метеорологических показателей: глубину снегового покрова, промерзаемость почвы, температурные условия и осадки в различные периоды вегетационного сезона. Четкой картины мы не получили. Видимо, ряды еще не достаточно велики, а метеорологические показатели, взятые нами с ближайшей метеорологической станции, расположенной виц лесного массива, не всегда достаточно хорошо отражают метеорологическую обстановку в приземном слое воздуха, к тому же в закрытых лесных биотопах. Контрольные микроклиматические наблюдения, произведенные нами в приземном слое воздуха в лесу, в поле и в пойме, при сопоставлении с данными метеорологической станции дали весьма значительные отклонения. Это говорит о том, что для выяснения роли тех или других метеорологических факторов в жизни животных необходимо вести наблюдения за животными и за метеорологическими показателями в одной и той же биотопической обстановке. Не располагая такими данными за ряд лет, мы сейчас можем только предположительно говорить, что высокий снеговой покров, высокие температуры в апреле и повышенная влажность во вторую половину лета благопреятствуют нарастанию численности тритонов. Промерзаемость почвы, видимо, не имеет отрицательного влияния, так как после глубокой промерзаемости почвы в зиму 1950—1951 г. была отмечена максимальная численность тритонов. В дальнейшем мы надеемся уточнить факторы, определяющие динамику численности тритонов.

Сезонная активность тритонов прослеживается довольно хорошо. Обыкновенные тритоны выходят из зимних убежищ несколько раньше гребенчатых. Первые встречи обыкновенных тритонов приходятся на середину апреля, в более поздние весны на конец апреля. Примерно в течение декады после первого появления обыкновенные тритоны довольно постоянно попадаются в ловчие траншеи. В мае попадаемость резко снижается и держится на низком уровне до июня-июля (см. рис. 2). В это время взрослая часть популяции тритонов ведет водный образ жизни, принимая участие в размножении. В траншеи попадаются почти исключительно цеполо-возрельые животные. Резкое возрастание попадаемости тритонов в траншеи совершило закономерно, по наблюдениям за ряд лет, приходится на начало августа и сентябрь и связано с выходом из воды взрослых животных и с периодом, когда у большинства молодых заканчивается метаморфоз и они покидают водоемы. Следует отметить, что процесс выхода из воды растягивается на довольно длительный срок. Если первые встречи молодых на суше приходятся на 19/VIII—50 г., то в некоторые годы, видимо, у части личинок, метаморфоз не заканчивается до наступления холода, и молодые зимуют в состоянии личинки. Такое явление мы отметили в 1953 году.

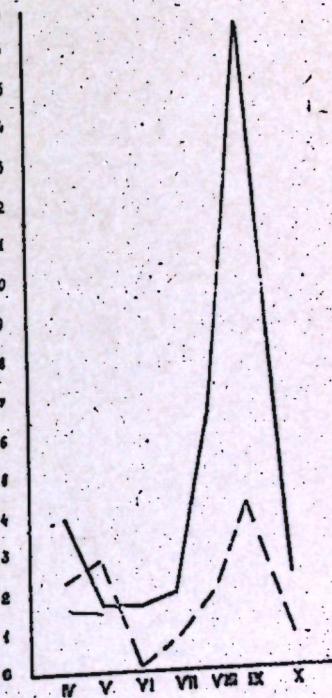


Рис. 2. Попадаемость тритонов за вегетационный сезон на 10 сутко-траншей (в среднем за 1950—1956 гг.).

- Тритон обыкновенный.
- Тритон гребенчатый.

Количество тритонов (на 10 сутко-траншей) по основным биотопам

| | | Липово-дубовый перестойный лес | Осиновый спелый и приспевающий лес | Сосново-еловый 2-х ярусный спелый лес | Березовый лес 20—30-летнего возраста | Смешанные лиственные молодняки | Зарастающая вы- рубка с посадка- ми лиственницы | По всем биотопам |
|---------------------|----------------------------------|-----------------------------------|--|---|--|--------------------------------------|---|---------------------|
| 1950 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 1,5 | 4,7 | 4,6 | 2,4 | 1,4 | 1,4 | 3,6 |
| | Количество | 48,9 | 85,7 | 80,0 | 78,4 | 81,8 | 93,3 | 72,1 |
| Тритон греб. | Количество | 1,6 | 0,7 | 1,1 | 1,1 | 0,3 | 0,1 | 1,4 |
| 1951 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 3,9 | 32,4 | 14,7 | 4,6 | 7,9 | 1,9 | 11,0 |
| | Количество | 82,6 | 85,8 | 89,7 | 65,6 | 92,2 | 87,2 | 80,0 |
| Тритон греб. | Количество | 0,8 | 5,3 | 1,6 | 2,3 | 0,6 | 0,1 | 2,8 |
| 1952 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 6,2 | 15,1 | 6,1 | 2,4 | 2,5 | 0,1 | 5,3 |
| | Количество | 94,7 | 90,9 | 97,7 | 85,7 | 100,0 | 100,0 | 93,3 |
| Тритон греб. | Количество | 0,3 | 1,5 | 0,1 | 0,4 | — | — | 0,4 |
| 1953 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 3,8 | 8,2 | 3,1 | 3,2 | 1,8 | 0,6 | 3,7 |
| | Количество | 88,5 | 73,3 | 80,8 | 36,4 | 88,4 | 88,8 | 68,7 |
| Тритон греб. | Количество | 0,5 | 2,9 | 0,7 | 5,6 | 0,2 | 0,08 | 1,7 |
| 1954 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 0,8 | 3,6 | 1,5 | 1,5 | 0,7 | 0,2 | 1,5 |
| | Количество | 84,6 | 82,1 | 95,2 | 64,5 | 81,8 | 100,0 | 81,2 |
| Тритон греб. | Количество | 0,1 | 0,7 | 0,07 | 0,8 | 0,1 | — | 0,3 |
| 1955 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 0,2 | 1,9 | 1,7 | 1,6 | 0,7 | 1,1 | 1,3 |
| | Количество | 100,0 | 96,0 | 91,3 | 61,3 | 100,0 | 92,3 | 83,7 |
| Тритон греб. | Количество | — | 0,08 | 0,1 | 1,0 | — | 0,1 | 0,2 |
| 1956 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 3,1 | 8,3 | 8,1 | 3,6 | 2,6 | 1,7 | 5,3 |
| | Количество | 83,3 | 82,1 | 95,3 | 80,0 | 89,3 | 93,3 | 86,2 |
| Тритон греб. | Количество | 0,6 | 1,8 | 0,4 | 0,9 | 0,3 | 0,1 | 0,9 |
| 1957 г. | | | | | | | | |
| Тритон обыкновенный | Количество % к общему количеству | 0,3 | 1,8 | 1,4 | 0,3 | 0,4 | 0,1 | 0,8 |
| | Количество | 42,8 | 46,1 | 45,1 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 57,6 |
| Тритон греб. | Количество | 0,4 | 2,1 | 1,8 | — | — | — | 0,5 |

Таблица 2

Гребенчатые тритоны выходят из зимних убежищ в конце апреля и даже в начале мая. Уход в воду для размножения идет видимо, вскоре за пробуждением от зимнего оцепенения, но поскольку в различных биотопах срок пробуждения различен, мы видим, что в течение мая количество попадающих в ловчие траншеи тритонов велико. Май является единственным месяцем, когда численность гребенчатых тритонов превышает численность обыкновенных. В июне отмечается массовый уход в воду взрослых половозрелых животных. Далее, как показывает рис. 2, идет медленное нарастание количества попадающих в траншеи гребенчатых тритонов с максимумом, как у обыкновенных тритонов, в сентябре. Наиболее поздние сроки встреч тритонов приходятся на 1—2 декады ноября 1950 г. при среднем сроке в середине октября.

Общая численность обоих видов зависит, в первую очередь, от численности обыкновенного тритона.

Разберем распределение тритонов по основным растительным группировкам Раифского леса (см. табл. 2). За все 8 лет подавляющее большинство обыкновенных тритонов попадается в осиннике, меньше — в сосново-еловом лесу, березняке и дубово-липовом лесу. Всего меньше тритонов обоих видов добывалось на зарастающей вырубке (табл. 3).

Таблица 3

Встречаемость тритонов по различным биотопам Раифского леса в % к общему количеству добытых животных

| Годы | Вид | Биотопы | | | | | |
|------|-------------------------------|-----------------------------------|--|---|--|--------------------------------------|--|
| | | Липово-дубовый перестойный лес | Осиновый спелый и приспевающий лес | Сосново-еловый 2-х ярусный спелый лес | Березовый лес 20—30-летнего возраста | Смешанные лиственные молодняки | Зарастающие вырубки с посадками лиственницы |
| 1950 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 9,5 32,6 | 29,4 14,3 | 28,7 22,4 | 15,0 22,4 | 8,7 6,2 | 8,7 2,1 |
| 1951 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 5,9 7,5 | 49,5 49,5 | 22,5 15,0 | 7,0 21,4 | 12,2 5,7 | 2,9 0,9 |
| 1952 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 19,2 13,1 | 46,6 65,2 | 18,8 4,3 | 7,4 17,4 | 7,7 — | 0,3 — |
| 1953 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 18,4 5,0 | 39,6 29,1 | 14,9 7,0 | 15,5 56,1 | 8,7 2,0 | 2,9 0,8 |
| 1954 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 9,6 5,6 | 43,4 39,5 | 18,1 4,0 | 18,1 45,3 | 5,6 — | — — |
| 1955 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 2,7 — | 26,4 6,2 | 23,6 7,8 | 22,2 78,2 | 9,8 — | 15,3 7,8 |
| 1956 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 11,3 14,6 | 30,4 43,9 | 29,5 9,8 | 13,1 21,9 | 9,5 7,3 | 6,2 2,5 |
| 1957 | Тритон обыкн. Тритон греб. | 7,0 9,3 | 41,9 48,8 | 32,5 41,9 | 7,0 — | 9,3 — | 2,3 — |
| | Тритон обыкн. Тритон греб. | 10,4 10,9 | 38,4 37,1 | 22,5 14,0 | 13,2 35,3 | 9,2 3,3 | 5,1 1,8 |

Гребенчатых тритонов добывалось больше всего в осиннике или в березняке, затем в липово-дубовом и сосново-еловом лесу, причем в осиннике и березняке добыто почти в 3 раза больше гребенчатых тритонов, чем в четырех остальных биотопах. Это можно объяснить тем, что гребенчатые тритоны предпочитают более глубокие, не пересыхающие летом водоемы. Такие водоемы как раз и находятся в осиннике и березняке.

няке. Обыкновенные же тритоны, оставляющие воду уже в начале лета, могут обходиться и временными, пересыхающими летом водоемами.

Отлов тритонов в других лесных массивах и изложенные выше наблюдения показывают, что наиболее серьезное значение в биотическом размещении тритонов имеет не видовой состав древесной растительности, а полнота насаждения и густота травяного покрова, обеспечивающие повышенную влажность приземного слоя воздуха. Но и эти факторы имеют подчиненное значение. Наиболее важно наличие в том или другом биотопе временных — для обыкновенного тритона и постоянных — для гребенчатого тритона водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Баников А. Г. и Денисова М. Н. Очерки по биологии земноводных. Учпедгиз, 1956.
Воронцова М., Лиознер Л., Маркелова И., Пухальская Е. Тритон и аксолотль. Сов. наука, 1952.
Красавцев Б. А. К экологии обыкновенного тритона в Предкавказье. Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, т. 2, 1940.
Лавров Н. П. К биологии обыкновенного и гребенчатого тритонов и роль их в борьбе с комарами. Природа, № 2, 1944.
Никольский А. М. Земноводные (*Amphibia*). Петроград, 1918.
Попов В. А. Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР. Тр. О-ва естеств. при КГУ, т. I, VII, в. 1—2, 1945.
Попов В. А., Лукин А. В. Животный мир Татарии. Татгосиздат, 1949.
Терентьев П. Очерк земноводных (*Amphibia*) Московской губернии, М., 1924.
Терентьев П. В. и Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных, изд. Сов. наука, 1949.
Bedriaga J. Die Lurcensfauna Europas, II, Urodela. Bull. de la Soc. des Naturalistes de Moscou, 1896.
Schreiber E. Herpetologia europaea, II ed., 1912.

В. В. ДУБНИН

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И РАЗВИТИИ ТИПОВ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ¹

После работы Нуттала (Nuttall, 1911 в), в которой он подытожил сведения по морфологии, биологии и циклам развития иксодовых клещей и дал классификацию типов паразитизма у *Jxodoidea*, многие исследователи неоднократно затем возвращались к этой теме. Нуттал на основании типов паразитизма, подразделял всех *Jxodoidea* на 4 группы: 1) многохозяинные клещи (сем. *Argasidae*); 2) треххозяинные; 3) двуххозяинные и 4) однохозяинные. При этом автор считал многохозяинный цикл развития аргасовых клещей наиболее примитивным, иходным, сформировавшимся в результате приспособления клещей к паразитированию на норовых животных. Наоборот, другие типы паразитизма у *Jxodoidea* (трех-, двух- и одноХозяинный) автор рассматривает как результат специализации к паразитированию на бродячих животных, часто не имеющих постоянного логова, гнезда или норы. Наиболее совершенным циклом Нуттал считал однохозяинный, представляющий по его мнению переход от факультативного паразитизма к постоянному, который наилучшим образом обеспечивает сохранение и процветание вида.

Эта точка зрения нашла возражение со стороны Шульце (P. Schulze, 1936) и Померанцева (1937), которые рассматривают многохозяинность у *Argasidae* результатом вторичного приспособления этих клещей к наро-вым животным.

Померанцев (1935, 1936, 1937, 1948, 1950), а вслед за ним большинство других исследователей, наблюдая способность отдельных видов иксодовых клещей (особенно при развитии на мелких лабораторных животных) развиваться по различным типам жизненных циклов, считают это за проявление прошлого приспособления к паразитированию на мелких стационарно-логовищных животных. Принимая во внимание отмеченный Померанцевым (1937) глубокий физиологический консерватизм *Jxodidae*, различные исследователи все наблюдаемые отклонения от обычного типа паразитирования стремятся объяснить следствием питания на не свойственном в прошлом данному виду клеща хозяине. При этом, например, однохозяинный клещ *Hyalomma dromedarii* Koch дает прежний, но теперь якобы утраченный, треххозяинный тип развития (Поспелова-Штром, 1935; Померанцев, 1937; Сердюкова, 1946; Алфесев, 1954 б и др.).

Треххозяинный тип паразитизма у *Jxodidae*, авторами последних лет признается первичным, а остальные типы рассматриваются лишь за от-клонения от него, развившимися в связи с переходом на питание на не-

¹ Настоящая работа выполнена на основании собственных полевых исследований автора, обработки разнобразных материалов, а также материалов, полученных из Биологического института Казанского филиала АН СССР.

обычном хозяине при изменении окружающей обстановки. Однохозяинный тип паразитизма все авторы после Померанцева (1937) признают «моментом регрессивным», так как возникновение его сопровождалось утратой подвижности лимфы, что якобы исключает возможность дальнейших преобразований типов паразитизма. Однако, опыты с воспитанием типичных однохозяинных иксодовых клещей на мелких животных (*Hyalomma dromedarii* Koch, *Boophilus calcaratus* Bir., когда они получают возможность развиваться по всем трем типам, а так же известный переход двуххозяинного клеща *Hyalomma detritum* P. Sch. к развитию в умеренных широтах по типу однохозяинного цикла *H. detritum forma scupense* P. Sch., противоречат этому заключению.

Таким образом, в понимании путей формирования и источников типов паразитизма у иксодовых клещей до сих пор существуют разногласия. Эти разногласия по вопросам о первичности хозяев и типов паразитизма у *Ixodoidea*, и *Jxodidae* в частности, приостекают по нашему мнению вследствие двух основных причин. Во первых, большинство авторов при своих построениях основываются на сведениях, полученных, главным образом, при исследовании клещей умеренной и северной зон северного полушария; сведения о тропических клещах, биология которых изучена крайне скучно, привлекаются скорее в качестве дополнительного материала. Во вторых, все авторы при рассмотрении происхождения, эволюции типов паразитизма и циклов развития у *Ixodoidea* учитывали преимущественно изменения физико-географических условий среды обитания этих факультативных паразитов. Привлекая для подкрепления своих воззрений сведения о различных группах хозяев, эти авторы только частично учитывали их биологические особенности (жизнь в норах, стадный образ жизни, кочевки или оседлос обитание и т. д.), а так же современное и прошлое распространение, величину животного, численность вида в данной местности и др. Животные-хозяева при этом рассматривались не как особая среда обитания паразитов, а только как неизменный во все времена года и в различных местах земного шара объект питания иксодовых клещей. Совершенно не учитывалось при этом, например, особенности строения и закономерно по сезону изменяющиеся (различно в отдельных географических зонах) их кожные покровы и т. п. Так, кочующие стадные копытные, которые по мнению многих исследователей определили современное «степное направление» развития иксодовых клещей (Померанцев, 1937), и способствовали переходу от норового типа паразитизма в сторону «пастбищного паразитизма» (Беклемишев, 1945, 1954), рассматриваются как однотипно организованные, подобные друг другу животные, независимо от места их обитания в степях тропической Африки, в пустынях Средиземноморья или в северных хвойных лесах. Общей чертой этих животных, действительно, является стадный образ жизни (хотя и он весьма различен у отдельных видов) или крупная величина тела. Однако, во всех остальных отношениях это мало похожие друг на друга животные как морфологически, так и особенно физиологически. Они резко отличаются по строению кожного и волосистого покровов, по характеру и срокам течения линьки, по выраженности сезонной биологической цикличности в строении и функции кожных покровов и т. п. Другими словами, эти животные, как непосредственная среда обитания иксодовых клещей, имеют большее количество отличий, чем сходства.

Сущность основных биологических адаптаций у иксодовых клещей.

Обратимся к разбору экологических особенностей жизни *Jxodidae*, которые по нашему мнению обусловили развитие сложных биологических и морфологических приспособлений и определили появление отмеченных выше трех типов паразитизма у *Jxodidae*.

Померанцев (1937) первым дал анализ причин возникновения трех типов жизненных циклов у *Jxodidae*, исходя при этом из современного распространения различных группировок паразитов и изучения физико-географических условий их существования. Автор отмечает, что впервые однохозяинный цикл формируется среди клещей трибы *Margotopini* в связи с приспособлением к животным бродячего типа в обстановке относительного однообразия физико-географических условий. Дальнейшие рассуждения Померанцева представляют особый интерес, приведу их полностью. «Более современное «степное направление», развившееся применительно к сменам времен года, возникает в подсемействе *Rhipicephalinae*. Здесь мы впервые сталкиваемся с двуххозяинным циклом. Последний в условиях сезонных перекочевок стадных копытных является в сравнении с однохозяинным более совершенным, т. к. разобщенность между стадиями нимфы и имаго дает больше возможностей регулирования сроков развития, применительно к сезонной вегетации степных пространств. В связи с этим не случайным фактом является то обстоятельство, что двуххозяинный цикл более обычен среди видов, распространенных в степях Африки и пустынном Средиземноморье (подчеркнуто мной. В. Д.) с их периодическими сменами дождливых и засушливых периодов. При последующем расселении степных форм двуххозяинный цикл оказался относительно более прогрессивным. Сохранив вполне активную нимфу, они имели возможность возврата к треххозяинному циклу, что было полезно при расселении в пустынях, с частичным приспособлением и норовым животным (*Hyalomma asiaticum* P. Sch. и E. Sch.). Кроме того, двуххозяинные формы имели возможность перейти и к однохозяинному циклу, как это и было при расселении *Hyalomma detritum* P. Sch. в умеренные широты за счет концентрации цикла; его зимняя раса *H. d. scupense* P. Sch. переходит в зимний период на животных, развиваясь по однохозяинному циклу (подчеркнуто мной В. Д.). (Померанцев, 1937, стр. 1433—1434). Несколько страницами раньше Померанцев дополнительно указывал: «Насколько можно судить, в связи с расселением *Jxodidae* в умеренные широты этим путем следили все треххозяинные формы *Jxodidae* (подчеркнуто мной. В. Д.), имевшие своей первоначальной средой обитания лесные формации, но только у рода *Ixodes* пройденный путь получил относительно более четкое выражение не только в биологических свойствах, но и в морфологическом строении» (Померанцев, 1937, стр. 1431—1432).

Следовательно, Померанцев четко устанавливает географическую изменчивость типов паразитизма у *Ixodidae*, от однохозяинных в тропических странах и двуххозяинных в пустынно-степной широте северного полушария до типичных треххозяинных в умеренных и северных широтах, преимущественно в лесной полосе. Вероятно, эта естественная смена одного типа паразитизма другим возникла в связи с расселением иксодовых клещей из тропических стран в северные зоны земного шара.

Все последующие советские исследователи, принимая целиком схему эволюции жизненных циклов Померанцева, дополняли ее только некоторыми сведениями по биологии отдельных паразитов, указаниями на зависимость конкретного выражения того или иного цикла от состава и численности хозяев в данной местности и т. п. При этом большинство авторов продолжали рассматривать треххозяинный цикл развития первичным и весьма прогрессивным, двуххозяинный переходным, а однохозяинный—вторичным и регрессивным.

В результате проведенных мной или под моим руководством исследований по фауне и биологии иксодовых клещей в ряде районов СССР, а также разработки вопросов взаимоотношений эктопаразитов со своими хозяевами при обязательном одновременном изучении физико-географических условий среды обитания, функционально-морфологического исследо-

-вания покровов хозяина как микростации обитания наружных паразитов (Дубинин 1947, 1948 а, 1950, 1951, 1954) и т. п., мы пришли к необходимости пересмотреть существующие взгляды на эволюцию циклов развития иксодовых клещей. При изучении этих вопросов мы поставили перед собой цель проанализировать, что представляют для паразита покровы питающего его животного-хозяина; выяснить пределы изменчивости покровов в зависимости от времени года, пола и возраста животного, и при сопоставлении полученных данных с одновременно подобно изученными жизненными циклами, закономерностями колебаний численности поведенческими реакциями различных видов иксодовых клещей, попытаться понять взаимозависимости этих явлений.

Изучение фенологии паразитирования различных фаз развития иксодовых клещей северного полушария показало, что общая картина годовой активности паразитов родов *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus* и *Dermacentor* оказывается более или менее одинаковой. Половозрелые клещи этих родов весной нападают и питаются на крупных млекопитающих (сроки наступления этой активности и ее продолжительность варьирует в зависимости от климатических условий данной местности, вида паразита и животного-хозяина и т. д.). В мае-июне напитавшиеся клещи отпадают с животных, откладывают яйца и вскоре погибают. Особи, не нашедшие весной хозяев позднее на животных не нападают и остаются голодать до осени, или даже до весны следующего года (летом могут быть встречены только единичные взрослые клещи на крупных грызунах (зайцы, белки) либо на собачьих). Пассивность взрослых клещей в летнее время первоначально объясняли исчерпаемость голодных клещей в периоде (Павловский, Померанцев, Оленев, Алфеев, Шпрингольц-Шмидт и др.), а затем наличием своеобразной летней диапаузы (Алфеев, 1939), влиянием сезонного повышения температуры воздуха (Алфеев, 1952) и т. п.

Вторая, обычно более слабая, волна заклевцевения крупных животных половозрелыми клещами начинается с августа-сентября. Некоторые виды, или лишь часть взрослых особей, могут зимовать на животных, находясь, как правило, только в спецленном с хозяином состоянии (Галузо, 1947—1951). Подобная картина сезонных изменений активности клещей указанных родов без особых резких различий наблюдается в пределах всего ареала этих родов (см., например, сведения по р. *Dermacentor* в работе Резника (1952)).

Учитывая время появления в природе взрослых клещей, все виды паlearктических Ixodidae по их активности были условно объединены в экологические группы: весенние, весенне-летние, весенне-летние-осенние, зимние и т. п. клещи (Померанцев, 1950; Галузо, 1947—1951).

В период пассивного существования взрослых клещей, которого не наблюдается при содержании этих паразитов в лаборатории при кормлении на кроликах, в природе в конце мая—июне обычно появляются личинки, а затем и нимфы (июнь-август), которые паразитируют только на мелких животных (грызуны, насекомоядные, в меньшей степени мелкие хищные животные и птицы) (рис. 6). Подобная картина наблюдается и в более южных районах при развитии видов родов *Hyalomma* и *Rhipicephalus*; однако, здесь не всегда сезонность активности выражается также резко, как на севере. В этих условиях у некоторых видов (*Rhipicephalus dursa* Can. et Fanz.), наблюдается переход к двуххозяиному типу развития, у *Boophilus calcaratus* Blr. стойко сохраняется первичный однохозяинный тип развития, а у клещей *Hyalomma dromedarii* Koch и *H. scutense* P. Sch. однохозяинный тип развития усложняется наличием подвижной нимфы, которая, однако, не покидает организм той же особи хозяина («переходный» тип развития по Алфееву, 1951, 1952, 1954). Интересно, что два близких вида р. *Rhipicephalus*, обитающие в одинаковых условиях антропургического биотопа, развиваются по разным типам: *Rh. sanguineus*

neus (Latr.) на собаках по треххозяинному типу, а *Rh. bursa Can.* cf Fanz. на овцах, крупном рогатом скоте, козах и лошадях—по двуххозяинному типу. Объяснение этого явления Алфеев (1954 б) пытается бездоказательно свести к различной устойчивости жизненных «к ядовитым свойствам слюны» клещей; собаки, по мнению автора, менее устойчивы и поэтому клещи «паразитируют с перерывами», а домашние копытные—более устойчивы и клещи могут развиваться по двуххозяинному типу (см. выше).

Интересные сведения сообщают Кулей (Cooley, 1938) о биологии *Dermacentor albipictus* (Packard)—однохозяинным клеще, все активные фазы развития которого обнаруживаются на животных-хозяевах в зимнее время. В этом отношении *D. albipictus* ведет себя также как клещи *Hyalomma dromedarii* Koch, являющиеся так же зимним однохозяинным видом.

Такова первая группа явлений, нуждающихся в объяснении.

Вторую группу явлений составляют некоторые необъясенные еще факты, полученные в процессе изучения биологии отдельных видов клещей. Было выяснено, что одни и те же виды р. *Hyalomma* при развитии могут иметь разное число хозяев и даже потомство от одной самки может проходить дальнейшее развитие по всем трем типам метаморфоза, даже при питании на одной особи животного-хозяина (Поспелова-Штром, 1935; Курчатов, 1940; Сердюкова, 1946; Алфеев, 1951, 1952 и др.). Характерно при этом, что все виды клещей, развивающихся на крупных копытных по треххозяинному типу, при воспитании их на кроликах становятся однохозяинными (но не наоборот!). Интересно так же, что именно у видов р. *Hyalomma*, распространенных, главным образом, в полупустынных и пустынных местностях, развитие может происходить в природе как по треххозяинному, так и по однохозяинному типам. При этом у треххозяинных видов имеется широкий круг хозяев, наблюдается зимовки клещей на теле животных, диапауза у личинок и т. п. Наоборот, однохозяинные виды (*Hyalomma dromedarii*, *H. scutense*) развивается либо по типичному однохозяинному типу (все фазы развития линяют не меняя места первоначального прикрепления), либо по промежуточному типу—наличие периодов движения по коже хозяина в моменты одной или обоих линек. Выявленные различия в биологии этих видов послужили поводом в оценке одно- и двуххозяинных циклов в роде *Hyalomma*, как переходных в ходе эволюции формы развития» (Алфеев, 1952).

Рассматривая изменения в биологии иксодовых клещей как процесс возникновения адаптаций в эволюции Лотоцкий (1952), Алфесев (1952) и другие, дают следующее объяснение наблюдаемым явлениям. Возникновение однохозяинности у *Boophilus calcaratus* Bir. «было возможным лишь в условиях, где клещи часто подвергаются действию высокой температуры и низкой влажности (а как же в случае развития однохозяинности у *Dermacentor albipictus*?—В. Д., благодаря чему приобрели способность линьки на животном. С другой стороны, побудительной причиной, обусловившей переход к однохозяинности могло явиться скопление в степной полосе—в местах дневок и водопоев—крупных животных, способных прокормить клещей без смены хозяина от голодной личинки до упитанной самки... Приобретение способности к линьке на животных было, однако, связано и с утратой широкого круга мелких хозяев... В северных условиях, где роль крупных животных в питании личинок невелика, сохранение широкого круга мелких хозяев является для клещей обязательным условием к развитию и сохранению вида» (Алфесев, 1952, стр. 6.). Подобная простая констатация фактов со ссылками на наличие адаптаций в среде и определяющего влияния внешних условий, ничего не объясняет.

Необходимость научного объяснения перечисленных явлений и представление характера жизненного цикла того или другого вида исходового

клеща на том или ином животном-хозяине в данных условиях внешней среды диктуется тем огромным эпизоотологическим и эпидемиологическим значением, которое имеют эти паразиты. Мы не отрицаем большого значения в жизни иксодовых клещей воздействий различных факторов внешней среды (температуры и влажности воздуха и субстрата, высушивающего действия ветра и прямых солнечных лучей и т. п.) или микроклиматических условий, существующих непосредственно в местах прикрепления клещей на теле животных, а также наличия в данной местности достаточного количества животных, могущих прокормить все фазы развития паразитов и т. п. Однако, не одними этими условиями обусловлено развитие сложных и разнообразных жизненных циклов иксодовых клещей.

Одними из важнейших причинами возникновения и развития сложных морфо-биологических приспособлений у иксодовых клещей следует считать во первых, обилие и доступность пищи во все сезоны года; во вторых, установившиеся в процессе совместного развития сложные взаимоотношения паразита и хозяина, жизненные циклы которых точно совпадают во времени и в пространстве; в третьих, наличие в местах обитания паразитов вполне определенных (оптимальных) климатических и микроклиматических условий существования и развития.

В хорошо разработанной советскими учеными экологии иксодовых и аргасовых клещей надсем. Ixodidea достаточное освещение получили только две последние группы вопросов, тогда как тщательного изучения условий питания (кровососания) паразитов и доступности пищи во все сезоны года и для всех фаз развития пока не проводилось. В этом отношении Галузо (1943 а, б, 1948) начал изучать физические (микроклиматические) условия существования клещей на поверхности тела животных, а Павловским с сотрудниками были изучены патологические воздействия паразитов на организм хозяина, вернее только на его кожные покровы.

Обратимся к материалам, характеризующим покровы животных (кожу, волосы) как среду обитания наружных паразитов и указывающим на сложную биологическую ритмику в изменении строения и функции покровов в течение года.

Покровы млекопитающих как среда обитания

Нашиими животноводами уже давно было обращено внимание, что кожа животных имеет сложную биологическую цикличность на протяжении года и что покровы с отдельных участков тела животных имеют не только различное строение, но и выполняют несколько отличные функции. Эти особенности строения и функций кожных покровов различных животных, как некоторые качественные характеристики условий существования эктопаразитов были использованы мной для объяснения ряда морфологических и биологических адаптаций различных паразитов (Дубинин, 1947, 1948 а, 1950, 1951, 1954). Благодаря такому подходу к изучению многих постоянных наружных паразитов птиц (перьевые клещи надсем. Anelgesoides, пухоеды) и млекопитающих (вши, чесоточные и волосянные клещи др.) удалось показать, что многообразие функций и связанный с этим сложность анатомического строения кожи и ее производных (перо, волос), к тому же изменяющихся на протяжении года, обуславливают не только видовой состав эктопаразитов и характер их локализации по телу хозяина, но и все разнообразие поведенческих реакций этих паразитов, сложность их строения, формирование их жизненных циклов и т. п.

Остановлюсь на некоторых сведениях по строению кожных покровов различных участков тела животных-хозяев с целью показать многообразие факторов, обуславливающих характер локализации иксодовых клещей на теле млекопитающих. Напомню, что в период развития паразитов

на теле данного животного, условия их существования не остаются неизменными, ибо как паразит, так и хозяин, испытывают в это время различные по силе и продолжительности влияния факторов внешней среды, а с другой стороны, сам организм хозяина несколько изменяется под влиянием воздействия клещей, что нарушает нормальные физиологические направления паразитов (Павловский и Алфеев, 1941, 1949; Павловский и Первомайский, 1949 а, б, 1954; Первомайский, 1954).

При сопоставлении известных данных о распределении кормящихся иксодовых клещей по телу животных с характером топографии толщины кожи у копытных получаем прежде всего представление, что все Ixodidae предпочитают поселяться и кровососать на участках с тонкой кожей (рис. 1). Большой интерес в этом отношении представляют наблюдения Оленева (1954), который установил, что на теле коровы в условиях Ленинградской области два близких вида клещей р. Ixodes во время кровососания концентрируются в различных местах; 60% особей *Ixodes persulcatus*

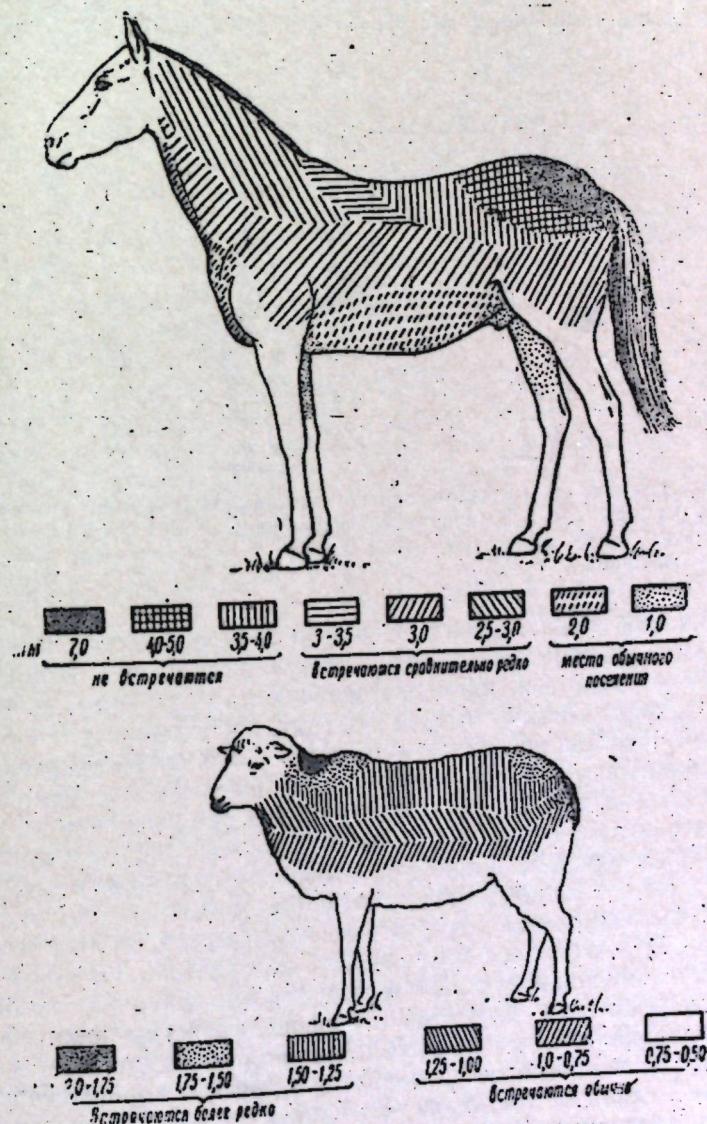


Рис. 1. Зависимость мест наиболее частого присасывания иксодовых клещей от характера изменений толщины кожи на теле лошади и овцы (толщина кожи в мм приводится по данным Троицкого, 1948).

tus присасываются в области подгрудка, 24% в области вымени и 16% в других местах тела, тогда как 64% клещей *I. ricinus* встречаются между задними ногами и только 9% особей паразитируют на шее и подгрудке или в других местах (12% особей) тела животных (рис. 2). Подобная концентрация *I. ricinus* в задней части тела животного объясняется Оленевым активным избранием участков тела с повышенной температурой, что якобы соответствует требованиям этого южного по происхождению клеща. Автор при этом не обратил внимания, что клещ *I. ricinus* имеющий более короткий хоботок, чем у *I. persulcatus*, поселяются на более тонкой коже (64% особей) и лишь изредка (21%) встречаются на других участках тела с более толстой кожей. Наоборот, клещи *I. persulcatus* поселяются на участках тела с более толстой кожей (60%) и могут значительно чаще встречаться на других участках тела (40% особей) (рис. 2). Интересно так же, что на спине животных, где кожа наиболее толстая, чаще всего встречаются клещи рода *Hyalomma*, обладающие длинными гипостомами. У молодых животных кожа на всем теле более мягкая, тонкая и эластичная, имеет меньшее количество волос на единицу поверхности и в связи с этим клещи распределяются на их теле более диффузно, чем на взрослых особях.

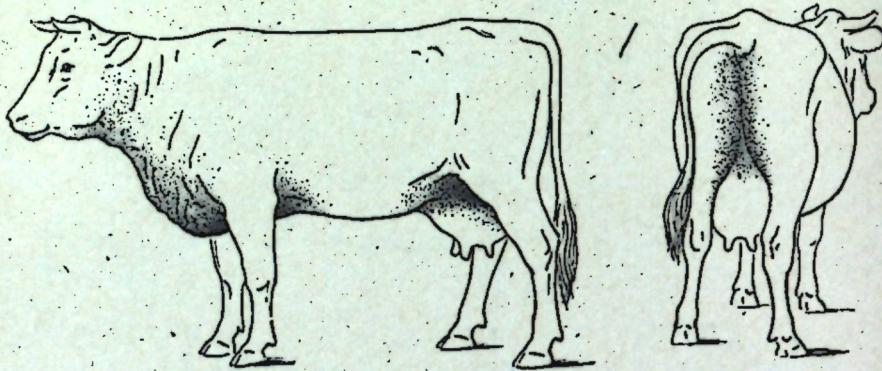


Рис. 2. Различия в местах массового присасывания взрослых клещей *Ixodes persulcatus* P. Schi. (в передней части тела) и *Ixodes ricinus* (в задней части тела) коров. (по наблюдениям Н. О. Оленева, 1954) и Ю. С. Балашова.

С толщиной кожи связан и характер распределения волос по телу животного. У лошади на крупе, пояснице и спине волосы гуще, короче и грубее, чем на животе и морде, а тем более на внутренних поверхностях бедер и в паховой области. Васильева (цит. по Троицкому, 1948) подсчитала, что на 1 кв. см. поверхности кожи на холке, спине и кресце мериносовых овец приходится 6785—7868 волос, на шее, лопатке, бедре и боку—5447—6375 волос, а на груди и животе, т. е. в предпочтаемых иксодовыми клещами местах, только 3700—4220 волос, на морде же и ногах—еще меньше. Таким образом, выясняется второй фактор, влияющий на выбор места поселения иксодовых клещей. Густое покрытие кожи шерстью уменьшает проникновение воздуха к ее поверхности, затрудняя дыхание паразитов, создает сильное механическое воздействие (трение) и влияет на влажность прикожного слоя воздуха, освещенность поверхности кожи солнечными лучами и т. п. В этом отношении известны некоторые различия в локализации клещей *Rhipicephalus sangunieus* на теле различных пород собак; более широкое расположение клещей у короткошерстных пород и более локальное расположение паразитов (на ушах, морде и под хвостом) у длинношерстных пород собак. Так же, у грубошерстных овец клещи, как правило, располагаются по телу более широко, чем у тонкорунных пород, а у коз более широко, чем у грубошерстных овец. Послед-

нее возможно связано с наличием в шерсти овец (особенно у тонкорунных пород) обильного жиропота, который отсутствует у коз. Вообще о зависимости расположения мест присасывания иксодовых клещей от наличия и интенсивности функционирования потовых и сальных желез кожи млекопитающих имеются пока немногочисленные сведения. Известно, что у животных лишенных потовых желез (козы, кролики, крысы и мыши) иксодовые клещи располагаются чаще по краям ушных раковин и более широко по телу, чем у животных, у которых потоотделение происходит на всей поверхности тела (лошади, овцы), либо только на морде (коровы, свиньи). Невольно возникает вопрос: не с этими ли причинами связано излюбленное поселение иксодовых клещей, особенно их личинок и нимф, на краях ушных раковин животных? (рис. 3).

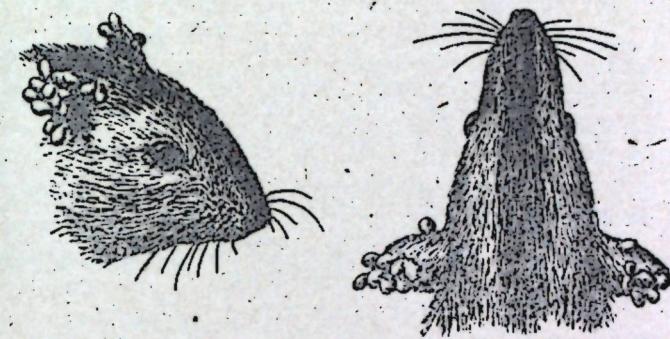


Рис. 3. Личинки и нимфы клеща *Ixodes ricinus* (L.), присосавшиеся на краях ушных раковин полевой мыши.

Обратимся к другим факторам среды обитания клещей. Известно, что температура кожных покровов животных понижается по направлению от туловища к конечностям и голове. Например, температура кожи на груди, спине, крупе и в области холки лошади достигает 29,6—37,2° (в среднем 34°), тогда как на колене и венчике передних ног она равна только 13,5—18,5°C. У овец температура кожи груди равна 37,7°, а на колене и запястье—20,2—22,2°C (Троицкий, 1948). Близкие к этим данные получены Галузо (1946, 1947), который сообщает так же некоторые показатели микроклимата в местах присасывания клещей. Установлена так же зависимость между толщиной и влажностью кожи. У лошадей, крупного рогатого скота и овец наиболее тонкие участки кожи, т. е. места поселения клещей, имеют наименьшую влажность. Так, у овец на внутренних поверхностях бедер и в задней части живота, где кожа достигает толщины 0,62—0,72 мм, влажность ее равна 66,14—69,68%, а в верхней части шеи, на спине и бока животного, где толщина кожи 0,88—1,16 мм, влажность кожи равна 71,08—72,59%. Эти различия связаны с повышенной отдачей влаги на малошерстных местах, и таким образом, места поселения иксодовых клещей будут характеризоваться пониженной влажностью кожи, но повышенной относительной влажностью прикожного слоя воздуха. Влажность кожи и относительная влажность прикожного слоя воздуха, подвержены закономерным колебаниям в течение года, что обусловлено не только влиянием сезонных метеорологических условий, но и питанием животных сочными кормами, обеспеченностью витаминами, минеральными веществами и общим изменением течения физиологических процессов в организме.

Все перечисленные особенности строения и функции покровов животных являются факторами, влияющими на активность иксодовых клещей в течение года. К сожалению, они весьма слабо изучены, а о влиянии некоторых из них можно говорить лишь в порядке постановки вопроса для будущих исследований.

Выше уже было отмечено, что жизненный цикл и активность нападения и кровососания всех палеарктических иксодовых клещей имеет резко выраженную цикличность (рис. 6, 7—10), объяснение которой, а отсюда и объяснение происхождения и развития жизненных циклов вообще и «хозяинности» паразитов в частности, пока дано неудовлетворительное. Вопреки мнению всех иксодологов, «объясняющих» интересующие нас явления словесным заявлением о «ведущем влиянии условий среды» и «отражением древних филогенетических отношений» паразита и хозяина, мне представляется, что в происхождении, развитии и течении этого явления одна из ведущих ролей принадлежит изменчивому физиологическому состоянию кожных покровов животных-хозяев.

Исследованиями большого числа ученых было показано существование закономерной цикличности в строении и функции кожных покровов у всех палеарктических животных. Наступающий весной период возрождения (регенерации) или наибольшей физиологической активности кожи характеризуется утолщением всех ее слоев, формированием и ростом ее производных и наличием линьки эпидермиса и волос. Так, у грушеборстных овец, например, толщина эпидермиса увеличивается с 0,015—0,017 мм в марте и апреле до 0,024—0,027 мм в июне и июле. В августе наступает некоторое уменьшение толщины эпидермиса (0,026 мм), которая затем, к весне следующего года, постепенно все более и более уменьшается. В среднем толщина эпидермиса у различных пород овец изменяется от 0,02 мм зимой до 0,034 мм летом. Роговой слой кожи в это время состоит из пяти и более рядов уплощенных роговых клеток (рис. 4).

Эти данные показывают, что в летнее время иксодовые клещи (особенно личинки и нимфы всех видов и взрослые особи с короткими хоботками) вследствие чисто физических причин, не могут прокалывать утолщенный эпидермис и достигать хоботком до слоев живых клеток, а тем более до кровеносных сосудов (рис. 9). Резкое утолщение эпидермиса в летнее время видно из многочисленных наблюдений «врастания» тела клещей в толщу кожных покровов животных; тела таких клещей бывают со всех сторон окружены утолщенными слоями эпидермиса и на поверхности кожи выступает лишь небольшой участок их заднего конца.

В сетчатом слое кожи в этот период часто встречаются фибробласты с длинными отростками, сливающимися с пучками коллагеновых волокон. Увеличивается толщина коллатеновых пучков и эластических волокон, утолщаются корни остевых и пуховых волос и заметно увеличивается глубина их залегания, удлиняются сальные и потовые железы и сильно увеличиваются объемы их секреторных отделов. В этот же период происходят интенсивные процессы новообразования волос. Общая толщина кожи в этот период у овец увеличивается с 2,44 мм до 5,75 мм, а у северного оленя—с 1,0—1,5 мм зимой до 5 мм летом.

В конце лета наблюдается уменьшение толщины эпидермиса, а в октябре и ноябре резко уменьшается и общая толщина кожи. Наступает период физиологической атрофии (редукции) кожи. В коже животных прекращаются все процессы роста и формирования и наблюдается утончение всех ее слоев. В эпидермисе происходит уменьшение количества рядов клеток и пигментных зерен. Промежуточный и сетчатый слои кожи бедны клеточными элементами, кровеносными и лимфатическими сосудами и нервыми окончаниями, которые имеют вид дегенерированных тканей. Пучки коллатена и эластические волокна постепенно утончаются, более тонкими становятся корни пуховых и остевых волос и уменьшается глубина их залегания, так же как и глубина расположения секреторных отделов сальных и потовых желез, которые стали более тонкими. На границе эпидермиса с дермой отчетливо выделяются сосочки, направленные в сторону эпидермиса (рис. 4).

Отмеченные выше закономерности биологической цикличности кожи

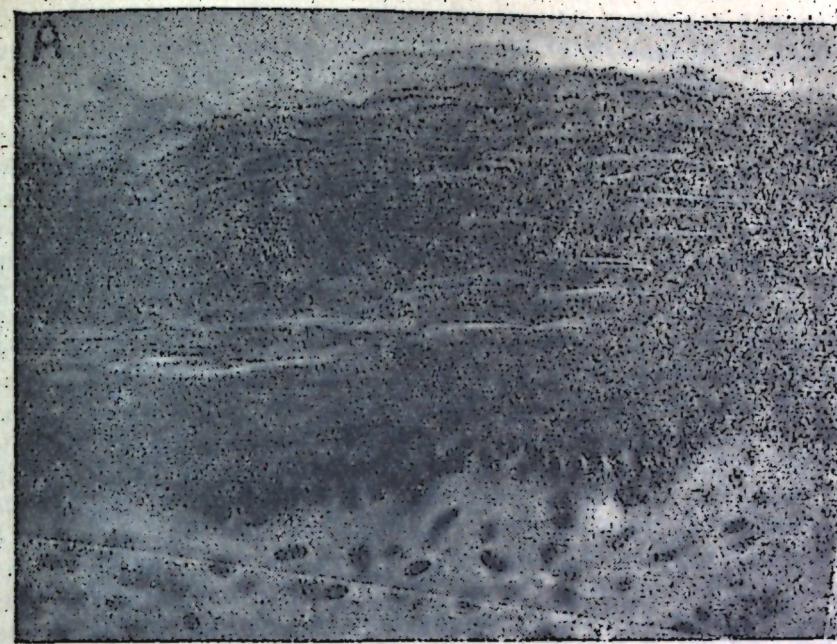


Рис. 4. Различия в толщине рогового и других слоев кожи каракульской овцы в зимнее (справа) и летнее (слева) время. А—резкое утолщение рогового слоя, становящегося рыхлым и многослойным, и слабое развитие мальпигиева слоя кожи летом; Б—сильное развитие мальпигиева и утолщение рогового слоя кожи зимой (микрофото Е. М. Лещинской).

животных, являющейся непосредственной средой обитания и единственным местом добывания пищи клещей, равно как изменения в различные сезоны года микроклиматических характеристик условий существования на поверхности тела хозяев, в значительной степени обуславливают динамику колебаний численности и активности нападения иксодовых клещей.

**Влияние сезонных изменений строений кожных покровов
у крупных и мелких млекопитающих на активность нападения и
жизненный цикл у иксодовых клещей**

С целью проверки правильности полученных выводов мною в Зоологическом институте АН СССР были проведены исследования посезонных изменений кожных покровов некоторых животных горного Крыма и полученные сведения сопоставлены с эколого-фаунистической характеристикой наиболее массовых видов иксодовых клещей горного Крыма, изучавшихся на протяжении последних лет Мельниковой (1953 а, б). Производя сбор паразитов Т. Г. Мельникова собрала для меня кусочки кожи с определенных мест тела различных животных-хозяев (олень, косуля, белка, лесная мышь). Кроме того охотником М. С. Иванцевым (Ялта) по нашей просьбе были собраны для последующего гистологического исследования кусочки кожи лисиц и зайцев-русаков, что дало возможность представить характер изменений покровов и у животных среднего размера, которые служат хозяевами всех фаз развития клещей (рис. 5).

Для исследования были избраны животные, на которых паразитируют, с одной стороны, только личиночные и нимфальные фазы развития большинства видов иксодовых клещей горного Крыма (лесная мышь, белка), с другой, животные, на которых паразитируют только половозрелые клещи (крымский олень, европейская косуля), и, наконец, животные, на которых могут паразитировать все фазы развития (заяц, лисица). Гистологические исследования кожи упомянутых животных подтвердили сообщенные выше результаты изучения сезонной динамики изменений в строении кожных покровов других животных. Сезонные изменения общей толщины кожи и толщины эпидермиса у крымских белок и лисиц, почти в точности совпадали с аналогичными данными, полученными Лещинской (1952) при исследовании этих же животных в окрестностях Москвы. Однако, размах колебаний зимних и летних показателей у крымских животных оказался несколько меньшим, чем у подмосковных. Это, видимо, объясняется более южным положением района наших исследований. Интересно, что Зосимовская (1953) так же подметила некоторые различия в изменениях кожных и шерстистых покровов у романовских овец, исследованных ею в Ярославской и более южной Московской областях.

Проведенные одновременно с изучением сезонной динамики изменений кожных покровов животных-хозяев исследования сезонной активности клещей *Ixodes ricinus* (L.), *Dermacentor pictus* Herm., *D. marginatus* Sulz., *Haemaphysalis concinna* Koch., *H. inermis* Bir., *Hyalomma plumbeum* plumbeum Panz., *H. scutense* P. Sch. и др., паразитирующих на этих же млекопитающих (Мельникова, 1953 а, б), дало возможность совместить полученные кривые и этим наглядно показать тесную зависимость этих двух явлений (рис. 6—12).

Сравнение цифр, характеризующих динамику изменений кожных покровов у различных животных, показывает, что абсолютная и относительная величина колебаний толщины эпидермиса и общей толщины кожи минимальны у мелких животных (мышебобразные грызуны) и максимальны у копытных (олень, косуля) и лисиц (рис. 5, 6). Следовательно, у животных, на которых паразитируют только личинки нимфы иксодовых клещей (лесная мышь, белка) максимальная толщина эпидермиса в летнее время не превышает 15—20 микронов, тогда как у копытных (олень, косуля) в это время толщина эпидермиса увеличивается до 30—34 микронов (рис. 5, 6), что к толщине эпидермиса лесной мыши выражается цифрой в 280%. Кожные по-

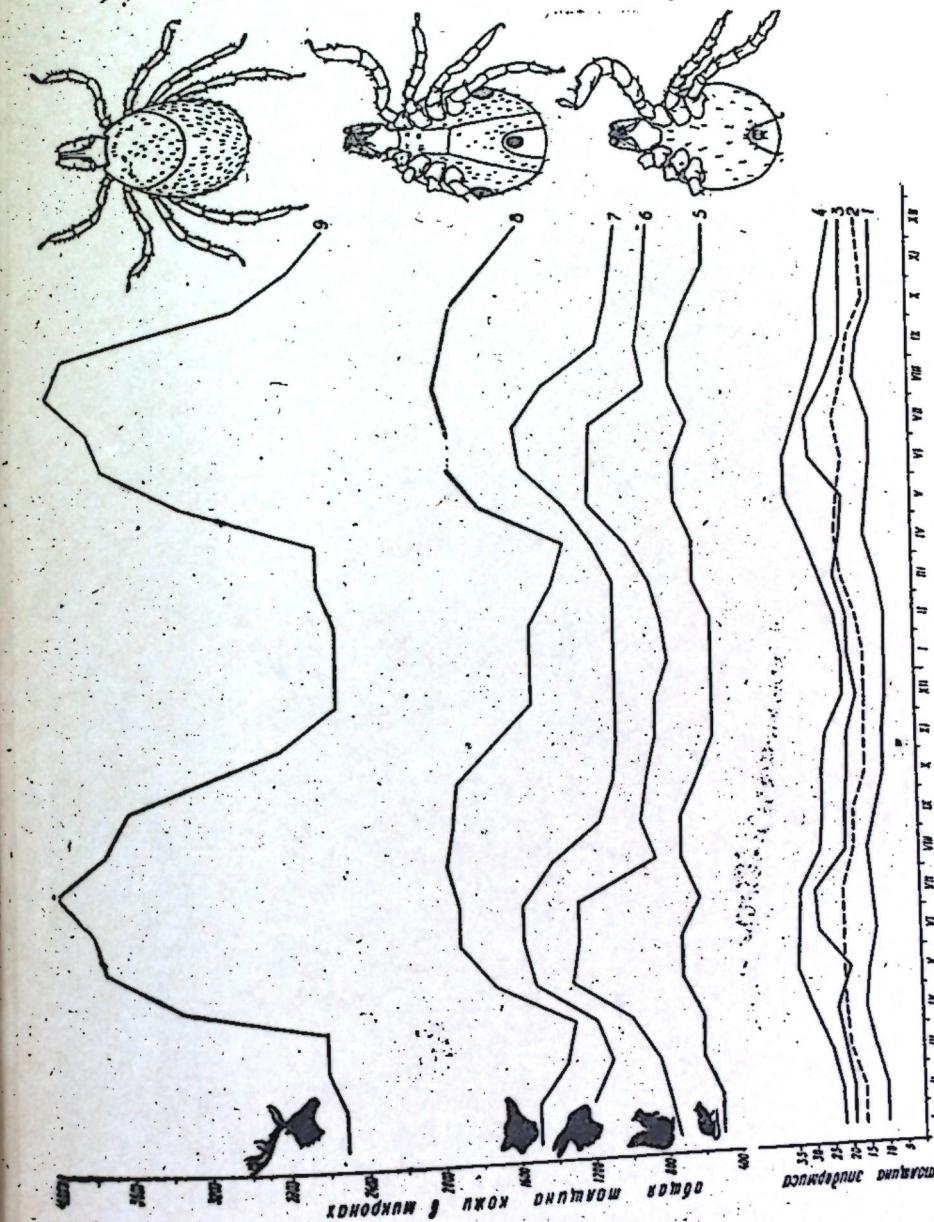


Рис. 5. Сезонные изменения толщины эпидермиса (1—4) и общей толщины кожи (5—9) у некоторых млекопитающих Крымского заповедника, на которых паразитируют различные фазы I азитти иксодовых клещей.
1,5 — лесная мышь; 2,6 — крымская белка; 3,8 — заяц-русак; 4,9 — крымский олень (объяснение в тексте).

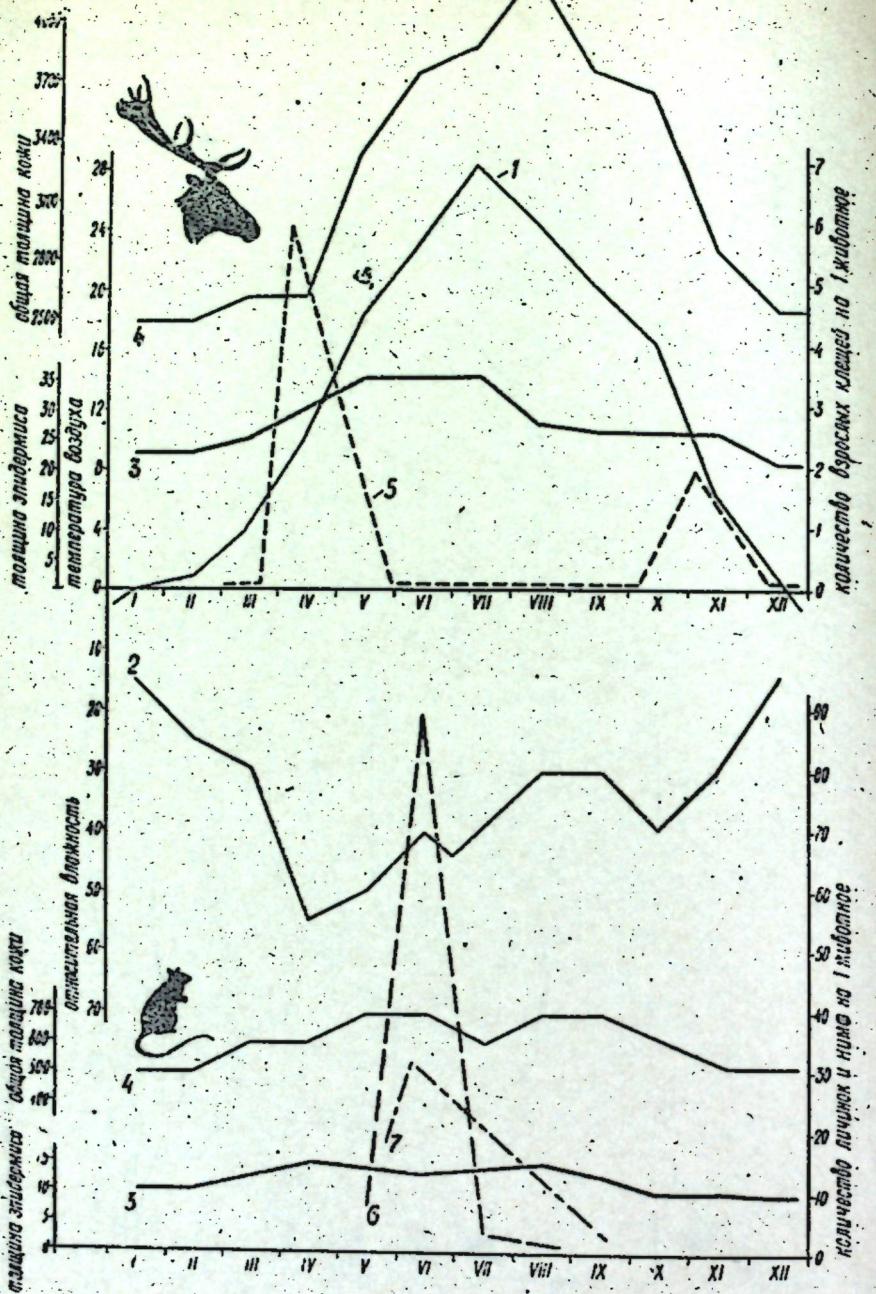


Рис. 6. Обусловленность треххозяинного цикла и весенне-осенней активности нападения половозрелых клещей *Dermacentor marginatus* Sulz сезонными изменениями в толщине кожи крупных млекопитающих. 1 — колебание температуры воздуха; 2 — кривая относительной влажности воздуха; 3 — сезонное изменение толщины эпидермиса у лесной мыши (внизу) и крымского оленя (наверху); 4 — сезонное изменение общей толщины кожи тех же животных; 5 — двувершинная кривая активности нападения взрослых клещей на оленей; тоже личинок (6) и нимф (7) на лесных мышах.

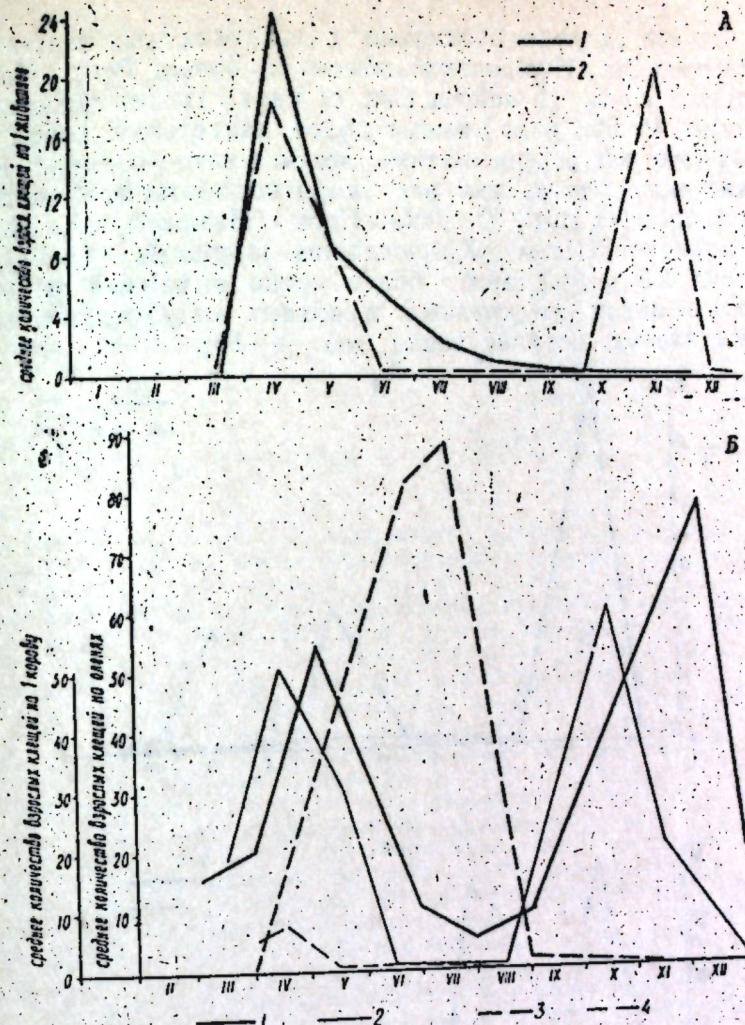


Рис. 7. Различия во времени паразитирования половозрелых клещей на крымских оленях и коровах в условиях горного Крыма (по Мельниковой, 1952 а, б). А — различия во времени паразитирования на оленях, длиннохоботковых клещей *Hyalomma plumbeum* Panz (1) и короткохоботковых *Dermacentor marginatus* Sulz. (2). Б — различия во времени паразитирования на оленях (жирные линии) и коровах (тонкие линии) половозрелых клещей *Ixodes ricinus* L. (1 — на оленях; 2 — на коровах) и *Haemaphysalis concinna* Koch (3 — на оленях; 4 — на коровах).

кровы лисы и отчасти зайца-русака занимают как бы среднее положение между отмеченными группами животных (толщина эпидермиса у них в летнее время равна 20–28 микронам), что подтверждается так же одновременным паразитированием на этих животных всех фаз развития иксодовых клещей.

Из анализа полученных материалов вытекает наше объяснение причин отсутствия неполовозрелых фаз развития на крупных млекопитающих и особенностей их поведения (пассивность после вылупления из яиц, диапаузирование), а также причин сезонных колебаний активности нападения на животных и взрослых клещей. Невозможность или сильная затрудненность питания всех фаз развития в летнее время на теле млекопитающих умеренного и холодного поясов северного полушария, вследствие наблюдаемого в этих зонах резкого утолщения эпидермиса их кожных покровов (рис. 4–7), явились одной из важнейших первопричин перехода личиночных и нимфальных фаз развития за счет мелких млекопитающих, а, следовательно, и одной из первопричин происхождения треххозяинного типа развития (см. стр. 97). В этом отношении весьма показа-

тельно, что все "длинохоботковые" виды иксодовых клещей (*Boophilus calcarius* Bir., *Hyalomma plumbeum* Panz., *Haemaphysalis concinna* Koch, *H. sulcata* Can. et Fanz., *Ixodes redikorzevi* Ol., *I. persulcatus* P. Schi. и др.) имеют более длительный сезон паразитирования (это все весенне-летние, весенне-летне-осенние или летне-осенние виды), тогда как все "короткохоботковые" виды (*Dermacentor marginatus* Sulz., *D. pictus* Herm., *Haemaphysalis caucasicus* Ol., *H. numidiana* Naem., *Rhipicephalus sanguineus* (Latr.), *Ixodes trianguliceps* Bir. и др.) имеют более четко выраженную сезонную активность и летом на крупных животных отсутствуют, (это все ранне-весенние или осенние виды) (рис. 8—10).

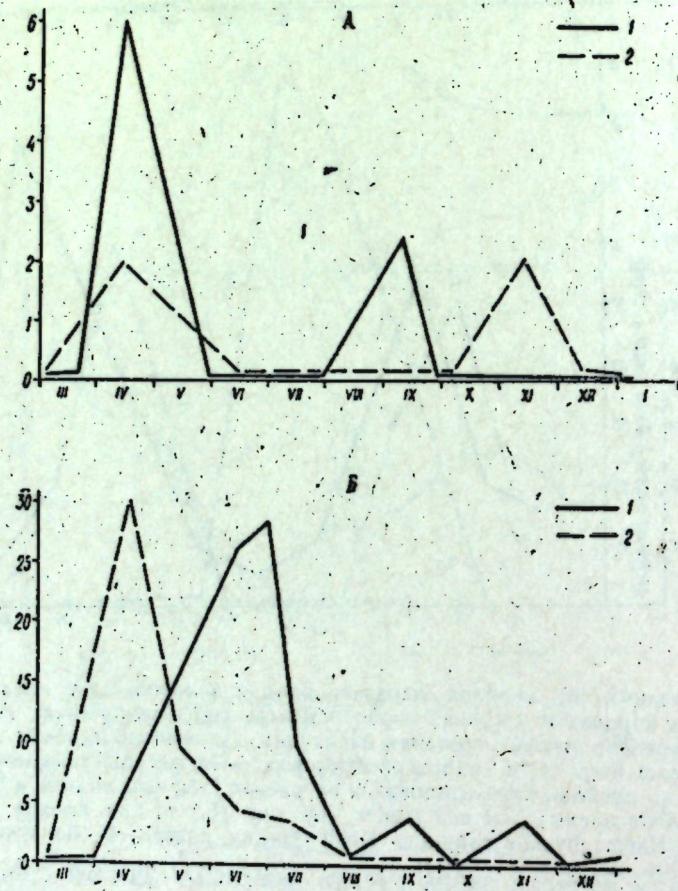


Рис. 8. Различия во времени паразитирования половозрелых клещей *Dermacentor marginatus* Sulz. (А) и *Hyalomma plumbeum* Panz. (Б) на крымских оленях (1) и крупном рогатом скоте (2) в условиях горного Крыма (по Мельниковой, 1953 а, б).

При исследовании иксодовых клещей горного Крыма Мельникова (1953 а, б) установила, что сезонная активность нападения некоторых видов клещей на оленей и косулей, с одной стороны, и на крупный рогатый скот, с другой, несколько отличается (рис. 8, 9). Как правило, на теле коров весной клещи *Dermacentor marginatus* Sulz., *Haemaphysalis concinna* Koch, *Hyalomma plumbeum* Panz., *Ixodes ricinus*, и другие появляются более рано, чем у оленей, и примерно на 15—20 дней раньше заканчивали питание и отпадали с их тела. Наоборот, осенние половозрелые формы клещей на оленях начинают появляться раньше, чем на теле коров (рис. 8, 9). Интересно, также, что численность половозрелых клещей *Hyalomma plumbeum* Panz., паразитирующих частично на животных в летнее время ("длинохоботковые" виды), на теле коров в конце мая резко

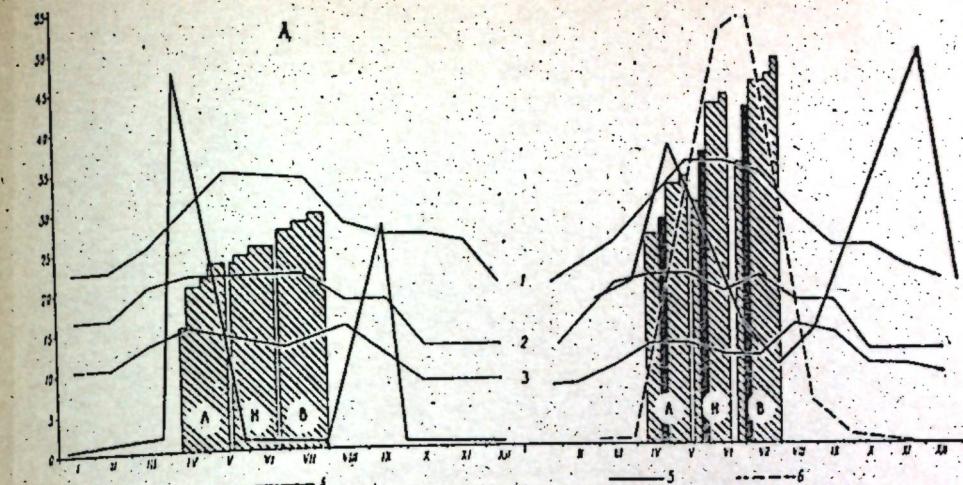


Рис. 9. Различия во времени паразитирования у "короткохоботковых" (А) и "длинохоботковых" (Б) видов иксодовых клещей (В) в связи с летним увеличением толщины эпидермиса у различных животных-хозяев: 1—крымский олень, 2—крымская белка и 3—лесная мышь. На защищенных диаграммах представлены длины "колоющих" частей хоботков у личинок (Л), нимф (Н) и половозрелых клещей (В) в том же масштабе, в каком даны кривые изменений толщины эпидермиса (1—3). У "короткохоботковых" клещей (А) на всех фазах развития колющие части хоботков во время летнего утолщения эпидермиса оказываются меньше толщины эпидермиса кожи крупных животных, что приводит к невозможности их питания и обуславливает формирование прерывистой (весенне-осенней) активности нападения (см. двувершинную кривую паразитирования взрослых клещей *Dermacentor marginatus* Sulz. (4), имеющих хоботок средней длины). У "длинохоботковых" клещей (Б) колющие части хоботков только у личинок, части нимф и некоторых взрослых клещей оказываются короче утолщенного эпидермиса кожи; тогда как большинство видов имеют более длинные хоботки. Виды с короткими хоботками (см. кривую паразитирования взрослых клещей *rodes* *Jicinus* (L.) (5), имеющих наборе короткие хоботки; они одинаково более длинные, чем у всех "короткохоботковых" видов (см. табл. 3) имеют прерывистую (весенне-осеннюю) активность, но часть особей может паразитировать и в течение всего лета (5). Наоборот, виды с наиболее длинными хоботками (например, *Haemaphysalis concinna* Koch. (6) получают возможность паразитировать беспрерывно в течение всего теплого времени года. На диаграммах Б зачерчено место расположения однохозяинных летних клещей *Boophilus calcarius* Bir.

уменьшается и в дальнейшем постепенно убывает к зиме. В то же время численность этих клещей на теле оленей сохраняется значительно более высокой; дикие крымские олени и домашний крупный рогатый скот выпадали в период исследования примерно в одинаковых условиях (в горных долинах). Эти различия обусловлены опять же особенностями строения (толщиной и крепостью эпидермиса кожи, глубиной залегания кожных кровеносных сосудов и т. п.) и сезонной цикличности покровов тела у оленей (сравнительно более тонкая кожа, доступная для питания иксодовых клещей почти на протяжении всего года) и крупного рогатого скота (сравнительно толстая кожа). Замечу, что у оленей и коров из более северных районов Европейской части СССР, например Татарской АССР, взаимоотношения с иксодовыми клещами будут несколько иными, поскольку более северные животные обладают более толстой кожей, время наступления и окончания биологической цикличности которой определяются другими физико-географическими и климатическими условиями.

Отмеченная разница проявляется в отношении половозрелых паразитов, питающихся на копытных животных, у которых наиболее сильно выражены различия в толщине эпидермиса, а, следовательно, длина "колоющей" части хоботка играет здесь особое значение. В то же время период паразитирования личинок и нимф у обоих групп "длинохоботковых" и "короткохоботковых" видов иксодовых клещей на мышах и зай-

цах остается примерно одинаковым, т. к. сравнительно слабо увеличивающаяся толщина эпидермиса у этих животных позволяет питаться на них паразитам с любой длиной хоботков (рис. 6—9).

Большой интерес в этом отношении представляет сравнение размеров и строения хоботков у однохозяинных иксодовых клещей, из которых *Boophilus calcaratus* Bir. паразитирует на крупных копытных в летнее время (апрель—октябрь), т. е. в период наиболее сильного утолщения эпидермиса животных-хозяев, с клещами *Hyalomma dromedarii* Koch, *H. scutense* P. Sch. и *Dermacentor albipictus* (Packard), паразитирующих на тех же видах копытных, но в зимнее время года (октябрь—апрель), когда ножные покровы их находятся в относительном физиологическом покое, а эпидермис их является наиболее тонким (рис. 4, 5, 8, 12). Длина «кошачьей» части хоботков у всех этих видов примерно одинаковая (у личинок — 20—35 микронов, у нимф — 34—37 и у самок — 36—40 микронов). Однако, только у *Boophilus calcaratus* (летний однохозяинный клещ) наблюдается сильное укорочение пальп, а в связи с этим происходит относительное удлинение хоботка (рис. 10a); у всех других однохозяинных, но зимних видов, укорочения пальп не наблюдается (рис. 10, б, в, г), т. к. они при питании вынуждены прокалывать сравнительно тонкий эпидермис животных (рис. 10).

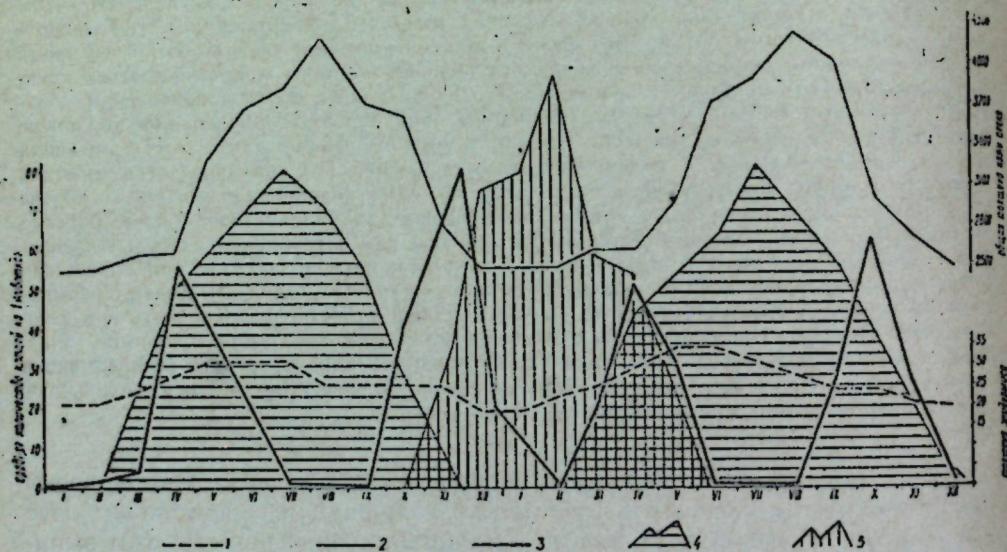


Рис. 10. Особенности строения хоботков однохозяинных иксодовых клещей в связи с различиями в условиях паразитирования на теле животных в летний (при резком утолщении кожи и особенно ее рогового слоя) и зимний периоды года (кожа наиболее тонкая, период покоя). 1—сезонные изменения общей толщины кожи у крымского оленя в микронах; 2—сезонные изменения толщины рогового слоя кожи; 3—сезон паразитирования летнего однохозяинного клеща *Boophilus calcaratus* Bir. (А); 4 тоже зимних однохозяинных клещей *Hyalomma dromedarii* Koch. (Б) *H. scutense* P. Sch. (В) и *Dermacentor albipictus* Packard (Г).

Таким образом, давно установленный факт экологической привязанности личинок и нимф иксодовых клещей к мелким млекопитающим и в меньшей степени к птицам и пресмыкающимся, получает новое объяснение. Связь этих животных определяется не «проявлением в онтогенезе древних филогенетических связей с мелкими норовыми животными» или «большой возможностью контакта», как это «объясняли» до сих пор, а обусловлена неспособностью неоловозрелых фаз развития большинства видов иксодовых клещей прокалывать утолщенный и плотный летом эпидермис крупных животных. Подобные отношения наблюдаются и среди наземниковых чесоточных клещей рода *Psoroptes* Gerv., у которых прокалы-

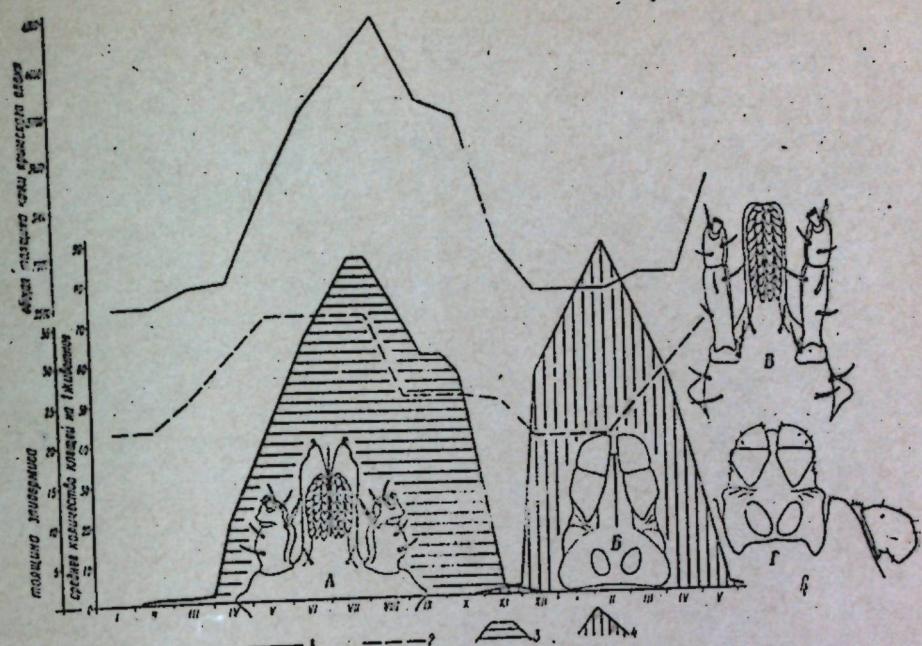


Рис. 11. Сезонное изменение толщины эпидермиса (1) и общей толщины кожи (2; в микронах) крупных млекопитающих (крымский олень) и влияние этого закономерного в северном полушарии явления на формирование жизненных циклов и сезонов паразитирования (кривые сезонной активности нападения заимствованы у Мельниковой, 1953 а, б) у палеарктических иксодовых клещей *Ixodes ricinus* (L.), треххозяинный, весенне-осенний вид (3), *Boophilus calcaratus* Bir. летний однохозяинный, весенне-летне-осенний вид (4) и *Hyalomma scutense* P. Sch. ложный однохозяинный, осенне-зимне-весенний вид (5).

вать эпидермис и сосать лимфу могут только самки и самцы, тогда как все молодые фазы развития потребляют пищу из капель, вытекающих на поверхность кожи (Дубинин, 1954).

Этим надо объяснить и своеобразные особенности поведения личинок (неподвижность после вылупления из яиц, диапауза летом), появление диапаузы при развитии яиц и других фаз развития и т. п. (невозможность своевременно напитаться). Например, Лотоцкий (1945, 1952), Галузо (1947), Алфеев (1954) и другие наблюдали, что личинки *Hyalomma detritum* P. Sch. *H. scutense* P. Sch. и некоторых других видов, вылупившихся в середине лета «находятся у места выхода из яиц в спокойном состоянии (диапауза)... и не поднимаются на поверхность травостоя... до определенных календарных дат... Эти даты падают на конец сентября, октябрь и ноябрь» (Галузо, 1947). Авторы объясняют такое поведение личинок тем, что молодые особи «биологически неспособны противостоять высушивающему действию ветра или прямых солнечных лучей и потому не вползают на верхушки травянистых растений, а остаются на почве или припочвенных частях растительного покрова, откуда могут нападать только на мелких животных» (Лотоцкий, 1952). Это неверно, т. к. во влажных лесах, а тем более в утренние и вечерние часы и после дождей, личинки и нимфы могли бы заползать на стебли растений для нападения на проходящих крупных животных, «не боясь при этом высохнуть». Описанное поведение личинок и нимф в летнее время в умеренных и северных широтах Палеарктики объясняется невозможностью питания их на крупных животных и развивающейся в связи с этим вынужденным паразитированием на мелких зверьках, к чему направлено наблюдаемое теперь изменение инстинкта при отыскании хозяина (нападение только на мелких животных, имеющих доступную для прокалывания кожу). Подобная биологическая перестройка жизнедеятельности клещей привела в процессе исторического

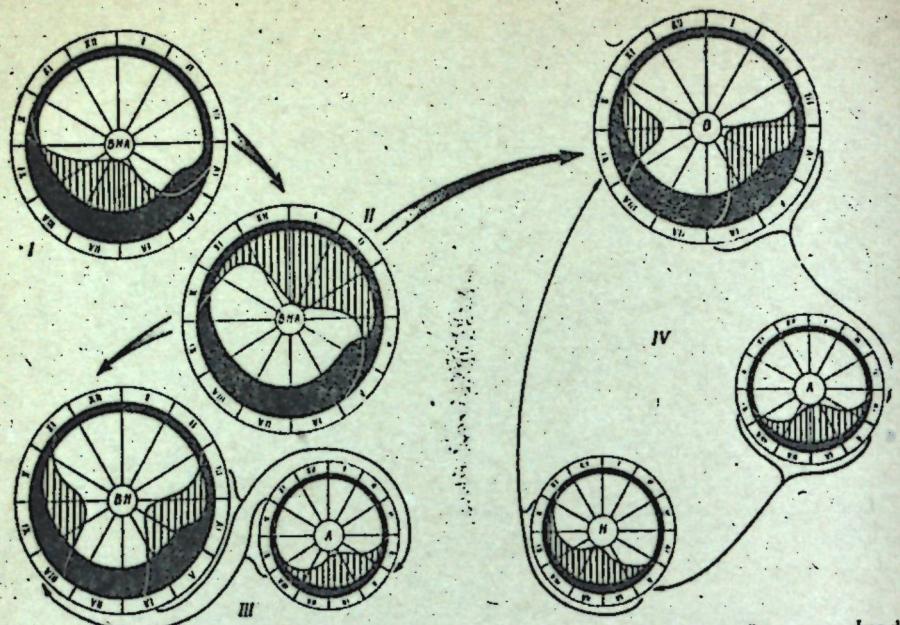


Рис. 12. Схема четырех типов жизненных циклов иксодовых клещей сем. Jxodidae и их филогенетических взаимоотношений. На крупных кругах изображены взаимоотношения паразитов с копытными млекопитающими, а на мелких — с грызунами. В каждом круге зачерченной полосой обозначена изменяющаяся в течение года толщина эпидермиса кожи, а заштрихованы периоды паразитирования иксодовых клещей; в центрах всех диаграмм приведены буквенные обозначения фаз развития клещей, паразитирующих на тех или иных животных (Л—личинки, Н—нимфы, В—взрослые клещи). Тонкими стрелками обозначены пути переползаний при изменениях хозяев при развитии по типам двух- и треххозяинных жизненных циклов. Толстые зачерненные стрелки показывают предполагаемые направления в историческом развитии жизненных циклов (усложнения их в связи с расселением клещей в северном направлении; см. таб. 4): I тип — истинная (настоящая, первичная) однохозяинность (нимфа неподвижна, т. е. не меняет места первичного присасывания личинки); II тип — ложная однохозяинность (нимфа подвижна, ползает, но не покидает первоначального хозяина); III тип — двуххозяинность (нимфа подвижна, покидает первоначального хозяина и паразитирует на другом животном); IV тип — треххозяинность (развитие всех фаз связано с переменной хозяиной).

развития и дальнейшей специализации паразитизма к развитию ряда особенностей питания, переваривания пищи и т. п. В связи с этим возникает необходимость пересмотра объяснений многих явлений в жизни иксодовых клещей и в первую очередь явлений сезонной активности нападения, появления в цикле диапаузы, многочисленных биологических (поведенческих) адаптаций, особенностей принятия и переваривания пищи и др.

Резюмируя результаты исследований по первой группе поставленных вопросов о причинах сложения наблюдавшихся в современную эпоху сложных поведенческих реакций, изменяющихся по сезонам года, мы отмечаем, что в развитии этих процессов одну из решающих ролей играли покровы животных-хозяев. В связи с этим ревизии подлежат и некоторые другие взгляды исследователей. При этом свой анализ мы ограничим вопросами, связанными с выяснением круга первичных хозяев Jxodoidea и Jxodidae в частности, а отсюда и о происхождении типов паразитизма и их эволюции в этой группе паразитических клещей.

О первичном типе паразитизма у Jxodoidea

В настоящее время нет сомнений, что иксодовые клещи происходят от свободноживущих Parasitiformes. В пределах этого отряда примитивные представители Parasitiformes, с одной стороны, и сильно измененные паразитизмом Jxodoidea, с другой, представляют две ветви развития, идущие от первоначального типа норового паразитизма в сторону паствицного, достигшего столь ярко выраженной формы в группе настоящих иксодовых клещей сем. Jxodidae. Аргасовые клещи сем. Argasidae в этом отношении представляют пример норового паразитизма, развивающегося самобытным путем.

Трудно согласиться с мнением Померанцева (1937), утверждающего о первоначальном приспособлении Argasidae к паразитированию среди волосистых покровов млекопитающих (группа Ornithodoros) или перьев птиц (группа Argas) и затем уже вторично перешедших к норовому образу жизни. Формирование «обтекаемой» формы тела с клювоздиально выступающим камеростомом, под которым скрыт ротовой орган с примитивными многообразными пальпами и хелицерами, а так же развитые по бокам тела хитинизированные плотные валики, вопреки мнению Померанцева, являются следствием приспособления к возможности перемещения и зарывания («вползания») в сыпучем субстрате, который заполняет узкие щелевидные пространства в стенах нор и логовищ животных. Вероятно с этим же связана почти полная редукция дорзального щитка, увеличившая эластичность тела и обеспечившая возможность сильного растяжения покровов при периодическом насыщении кровью. Все современные Argasidae сохранили еще примитивную черту — возможность кровососания и поглощения кровью самых разнообразных животных, встречающихся в норах (грызуны, птицы, черепахи, ящерицы, змеи, зеленые жабы и т. п.). Поэтому доводы, приводимые Померанцевым (1937) о первичном паразитировании Ornithodoros на млекопитающих представляются неосновательными; у современных Argasidae нет каких-либо морфологических и биологических приспособлений к этим животным, покрытым волосами. Доказательства Шульце (Schulze, 1936) о вторичном приспособлении Argasidae к норовому образу жизни, основанные на наблюдаемой у них редукции тарзальных присосок у нимф и взрослых форм, так же не являются достаточными, т. к. прежде всего надо установить действительно ли здесь имеет место редукция ранее хорошо развитых присосок, или это есть первоначальное состояние органа.

Современные наши знания по морфологии, онтогенетическому развитию, биологии, экологии и о круге хозяев аргасовых клещей (Поспелова-Штром, 1953) не противоречат мнению Нуттала (1911 а, в), относящего Argasidae по типу паразитизма к группе многохозяинных клещей, которую он дополнительно подразделял на 3 подгруппы подчиненного значения. Оценивая положение многохозяинного типа паразитизма у аргасовых клещей с точки зрения первичности и исторической последовательности возникновения паразитизма у Jxodoidea вообще, мы присоединяемся к мнению Нуттала (1911 в) и так же рассматриваем этот тип паразитизма первичным, возникшим в результате установления особых взаимоотношений с хозяином в условиях норового образа жизни.

В противоположность клещам р. Ornithodoros, специализация в роде Argas обусловлена особенностями жизни в птичьих гнездах. Наблюданная у Argas широко-ovalная форма тела конвергентно развивается и у некоторых насекомых (клопы р. Cimex L.); так же первоначально обитающих в птичьих гнездах. Попытке некоторых авторов установить связь дисковидной формы тела у Argas и некоторых клещей из сем. Jxodidae (нимфы *Nyacothripa marginatum* Koch) с паразитированием на птицах, покрытых плоскими, широкими и плотно прилегающими друг к другу перьями, подобно тому, как это имеет место у *Amblyomma* Koch и *Aropoma* Neum., паразитирующих под чешуйками на теле пресмыкающихся и панголинов, противоречат факты паразитирования на птицах же большого числа Jxodidae, имеющих обычную мешковидную форму тела. Кроме того, паразитирующий на летучих мышах, тело которых покрыто волосами, а не перьями, клещ *Argas vespertilionis* Lafr. имеет такую же широко-ovalную и уплощенную форму тела, как и виды *Argas persicus* (Oken) и *A. reflexus* Fabric., паразитирующих на птицах. Наконец, подобной «че-

репахообразной» формой тела обладают многие другие клещи отряда Parasitiformes (Uropodina, некоторые Gamasidae и др.), а также ряд свободноживущих насекомых (египетский таракан рода Polyphaga), обитающие часто совместно с видами Argas в птичьих гнездах, но не паразитирующих на птицах.

Этапы формирования пастищного паразитизма у Ixodidae.

Большой интерес для понимания путей формирования более сложных (чем многохозяинный) типов паразитизма у Ixodidae представляет изучение клещей сем. Dermacentoridae. Представители этого семейства, как показывают исследования Нельзиной (1951) и Земской (1951 б), обнаруживают многообразие форм связей с хозяевами и позволяют составить сравнительный ряд усложнения типов паразитизма от обычного норового до специализированного пастищного, несколько напоминающего пастищный паразитизм у иксодовых клещей. Сравнительное изучение развития аналогичных типов паразитизма в этих двух группах Parasitiformes позволяет ближе подойти к разрешению вопроса о путях формирования и источниках пастищного типа паразитизма у Ixodidae, т. е. внести некоторую ясность в спорный вопрос об исторической последовательности и первичности того или иного типа паразитизма у иксодовых клещей.

При изучении биологии некоторых Dermacentoridae, паразитирующих на ящерицах и змеях (*Ophionyssus natricis* Gerv., *Oph. variabilis* Zemsk. и *Neoliponyssus sauragii* Oudem., с одной стороны, и биологии *Dermacentor gallinae* Redi, обитающего в гнездах птиц, с другой, Земской (1951 а, б) были показаны принципиальные различия в установлении связей с хозяином у типичных норовых клещей *D. gallinae* и у клещей паразитирующих на пресмыкающихся, которые не имеют постоянных нор и населяют различные по размерам убежища временного типа (табл. 2).

Земская (1951 б) показала, что у клещей *Neoliponyssus sauragii* Oudem., паразитирующих на ящерицах, связанных с более или менее ограниченной стацией обитания и имеющих относительно постоянные норы, признаки пастищного паразитизма менее выражены, чем у клещей *Ophionyssus natricis* Gerv. и *O. variabilis* Zemsk., паразитирующих на змеях, у которых нет постоянных убежищ и стации обитания значительно более широкие. Возникновение черт примитивного типа пастищного паразитизма автор справедливо связывает с биологическими приспособлениями паразитов к хозяевам, привязанным к убежищу лишь в определенные, ограниченные коротким временем, периоды года и проводящим большую часть времени вне постоянных убежищ. Опытами удалось выяснить, что при длительном содержании клещей без хозяина в культурах остаются только самки и протоимфы, т. е. только кровососущие фазы развития, способные к длительному голоданию, что весьма характерно для пастищного типа паразитизма.

Таким образом, среди Dermacentoridae пастищный тип паразитизма возникает и осуществляется на фоне норового типа паразитизма. Переход клещей от регулярного и многократного питания на хозяине в пределах норы к подстеречению хозяина на пастище и единовременному обильному насыщению его кровью обусловил развитие ряда биологических, физиологических и морфологических особенностей, которые явились определяющими в эволюции для группы иксодовых клещей в целом. Наиболее примитивные среди них (Argasidae) в полной мере сохранили еще все наиболее характерные черты норового типа паразитизма, когда как Ixodidae почти полностью утратили его, став специализированными паразитами животных, не имеющих постоянных убежищ.

Признавая первичным типом паразитизма для всех иксодовых клещей обитание в норах хозяев, мы тем самым присоединяемся к мнению

исследователей, рассматривающих млекопитающих за первоначальных хозяев Jxodoidea. Среди млекопитающих несомненно первичными хозяевами иксодовых клещей были обитатели нор, связанные во все периоды жизнедеятельности с постоянными убежищами. Прототип подобных взаимоотношений паразитов с хозяевами сохранился в современную эпоху у аргасовых клещей.

Как показал Померанцев (1937), все основные морфологические адаптации современных Ixodidae связаны с паразитированием на мягких кожных покровах млекопитающих, покрытых волосами. Нам известны лишь единичные Ixodidae (представители родов Amblyomma и Aropoma), которые обладают действительно существенными особенностями строения, развившимися в связи с паразитированием на пресмыкающихся. Стремление некоторых авторов обязательно считать иксодовых клещей весьма дрезней группой, первоначально связанной с премыкающимися и даже с амфибиями, приводит к неправильным заключениям (Логоцкий, 1952; Алфеев, 1954).

Исследования Шульце (Schulze, 1932, 1935), продолженные Беклемишевым (1948) и Захваткиным (1952 а, б), показавшие филогенетические связи современных Parasitiformes, и иксодовых клещей в частности, с ископаемыми паукообразными отряда Anthracomarti, не дают нам еще права утверждать древнейшее происхождение Ixodoidea в том виде регressive и гиперморфно развитых организмов, как мы их представляем теперь. Возможно, что какие-то древние предки этой филогенетически относительно молодой группы (Argasidae являются более древними), и паразитировали на пресмыкающихся (подобные догадки могут быть сделаны), но они составляли какой-то иной комплекс форм, но не являлись представителями надсемейства Ixodoidea.

Мне представляется вероятным, что Ixodidae (s. str.) произошли в сравнительно недавнее время (вероятно, в конце третичного периода) и на грани четвертичного периода, в связи с резким изменением климатических и физико-географических условий, обусловивших возможность бурного развития млекопитающих и птиц, произошло обособление их, как самостоятельной группы, получившей по сравнению с другими Parasitiformes ускоренное и самобытное развитие. Этому во многом способствовал процесс ксероморфизаций ландшафтов, появление большого количества численно обильных видов стадных копытных, что и обусловило развитие современного «степного направления» типа пастищного паразитизма.

Основными направлениями развития приспособлений, определивших обособление и дальнейшую эволюцию группы Ixodidae явились следующие.

Приспособления, обеспечивающие отыскание, встречу и возможность прицепления к хозяину. У наиболее примитивных группировок Ixodidae, обитающих в лесах и влажных зарослях, наблюдаются хорошо развитые тарзальные присоски, особенно на передней паре ног, наряду с крупными коготками, Померанцев, (1937). В ожидании проходящего хозяина клещи вползают на верхушки травянистых растений и выставляют вперед и в стороны передние ноги (Бейнарович, 1907). Наоборот, у видов вторично перешедших к норовому образу жизни тарзальные присоски подвергаются редукции. Со степенью развития тарзальных присосок, как надежных органов пассивного нападения на хозяина, и отмеченными особенностями поведения клещей, Померанцев (1937) связывает полную редукцию глаз у Ixodidae и Haemaphysalinae, обитающих в лесах, где при наличии развитых обонятельных рецепторов нет необходимости улавливать слабые тени от проходящих животных. В условиях степных и пустынных ландшафтов, где клещи вынуждены активно разыскивать хозяина, глаза достигают хорошего развития. В том и другом случаях, видимо, большую помощь в

отысканий животного-хозяина приобретает галлеров орган, выполняющий, вероятно, обонятельную функцию.

Из биологических (поведенческих) приспособлений следует упомянуть о скоплении иксодовых клещей вдоль троп или в местах дневок животных, способность паразитов к длительному голоданию, а у многих видов так же возможность зимовки всех фаз развития в голодном состоянии. Вероятно, с этим же связаны явления удлинения жизненного цикла при наличии летней и зимней диапаузы в различных фазах развития клещей, расширение круга хозяев личинок, нимф и взрослых клещей в северных широтах, растянутость цикла развития, например, у *Ixodes ricinus* (L.) до 6 лет и т. п. В этой же связи, как показал Беклемишев (1945), находится сокращение у иксодовых клещей числа кровососущих фаз в развитии (выпадение дейтонимфы), благодаря чему в онтогенезе паразитов сохраняются только 2 линьки, вместо первоначальных 3 (у других *Parasitiformes*) или многих (5—6) у *Argasidae*. Исследование типов паразитизма у *Dermantyssidae*, проведенное Земской (1951 б), помогает объяснить происхождение подобного сокращения общего числа фаз развития у иксодовых клещей, связанного так же с развитием пастьбищного типа паразитизма, а, следовательно, проистекающего из-за трудности отыскания и встречи с хозяином. В развитии паразитирующих на пресмыкающихся гамазовых клещей, по крайней мере у самок, наблюдается сокращение числа кровососущих фаз при сохранении общего числа кровососаний (протонимфа питается дважды), за счет непитающейся, покоящейся дейтонимфы, которая вне тела хозяина превращается во взрослую особь. Таким образом, уже на первых этапах развития пастьбищного паразитизма произошло сокращение числа встречи с хозяином, которое у иксодовых клещей завершилось полным выпадением из жизненного цикла дейтонимфальной фазы развития.

Приспособления, обеспечивающие прочность и длительность прикрепления к покровам хозяина. Насасывание больших порций крови, возникшее как следствие сокращения числа кровососущих фаз развития, требует более длительного периода кровососания и соответственно более прочной фиксации на хозяине. Этим определено своеобразное развитие ротового аппарата *Jxodidae*, которое привело к сильному видоизменению не только хелицер, но и гипостома, основания хоботка, а также пальп, что компенсирует слабое развитие ног, которые у напитавшейся самки фактически полностью утрачивают локомоторные функции. Видоизмененный хоботок, следовательно, является единственным органом закрепления клеща на теле животного-хозяина. Интересно, что у некоторых гамазовых клещей, обитающих в носовых полостях птиц (род *Larinus* Strandtmann, 1948, сем. *Rhinopyssidae*), хелицеры видоизменяются по типу иксодовых клещей в своеобразные якоревидные образования, служащие для прочного закрепления на слизистых оболочках носовых полостей чаек. Описанные различные дополнительные приспособления для закрепления на волосах хозяина (удержание на хозяине до присасывания: выросты пальп, шипы на тазиках и др.) играют второстепенную роль. Большой интерес в познании особенностей развития прикрепительных функций хоботка иксодовых клещей представляют исследования Нуттала (1911 а) по морфологии представителей рода *Jxodes* Latr., чему Померанцев (1937) справедливо придает важнейшее значение.

В этой связи интересно дальнейшее изучение различий в эволюционных путях развития специализации у самцов и самок иксодовых клещей. Так, у самок прогрессивное увеличение порций единовременно всасываемой крови привело к сильной редукции имагинального скелета, обусловило малую ее подвижность и вызвало мощное развитие хоботка как органа прикрепления. Подобное регressiveное развитие связано с редукцией спинных щитов, видоизменением хоботка в органы прикрепления, очень

сильное увеличение объема желудка и т. п. наблюдалось у некоторых гамазовых клещей, перешедших к постоянному паразитизму в носовых полостях и дыхательных путях пресмыкающихся (сем. *Entonyssidae*), птиц (сем. *Rhinopyssidae*) и млекопитающих (сем. *Halarachnidae*). В отличие от самок у самцов иксодовых клещей сохраняется первичный тип многоразового питания при сравнительно небольшом единовременном потреблении крови, что обеспечивало возможность сохранения более цельного имагинального скелета, а необходимость частого перемещения в поисках самки коррелятивно отразилось на более слабом развитии вооружения гипостома. Как установил еще Нутталь, при копуляции вне тела хозяина необходимость в прочной фиксации на животном вообще отпадает и вооружение гипостома сильно редуцируется, приближаясь к своему первичному типу. Подобное изменение биологии и морфологии самцов наблюдается и у гамазовых клещей, начавших приспособливаться к паразитированию на бродячих животных. Земская (1951 б) установила, что в отличие от женских протонимф *Dermanyssidae* с рептилий, которые двукратно на этой фазе пытаются кровью, мужские протонимфы потребляют кровь лишь один раз, а затем отыскивают женскую протонимфу, прикрепляются к ней и через некоторое время совместно покидают хозяина. В таком прикрепленном друг к другу положении, вне хозяина, протонимфы проходят вместе пожирающуюся, непитающуюся фазу дейтонимфы, а затем, достигнув половой зрелости, спариваются. Следовательно, при пастьбищном типе паразитизма самцы выполняют весьма ответственную функцию нахождения самок и их оплодотворение, в связи с чем они остаются менее измененными паразитизмом.

Приспособления, обеспечивающие единовременное потребление больших порций крови. У иксодовых клещей наблюдается ряд своеобразных особенностей в строении кишечника и мускулатуры глотки, сильном развитии слюнных желез, вырабатывающих гемолитический фермент и т. п., что связано с увеличением порций единовременно потребляемой крови и привело (особенно у самок *Jxodidae*) к прогрессивному уменьшению растягивающегося имагинального скелета. Уже на нимфальной фазе развития при кровососании мягкие покровы тела не только растягиваются, но и растут, как это было показано Нельзиной (1951) при изучении развития и биологии крысиного клеща *Bdellonyssus bacoti* Hirsh, а Лис (Lees; 1952) и Хьюзом (Hughes, 1954) при изучении питания иксодовых клещей. В результате подобных гиперморфных разрастаний покровов тела и стенок кишечника наступают необратимые изменения всего организма клеща-самки, которая после отложения яиц погибает.

В соответствии с отмеченными особенностями и, главным образом, с увеличением однократно насасываемой крови, у иксодовых клещей происходит сокращение гонотрофических циклов до одного в течение жизни особи и резко повышается плодовитость. Эти процессы так же обусловлены приспособлениями к пастьбищному паразитизму и развились под влиянием трудностей встречи с хозяином. Начальные этапы становления этих особенностей прослеживаются уже у некоторых *Dermantyssidae* с рептилий, у которых, по сравнению с типичными норовыми паразитами (например, с *Dermanyssus gallinae* Redi), наблюдается увеличение продуктивности яиц и сокращение числа гонотрофических циклов (табл. 1).

Происхождение и развитие разных типов жизненных циклов иксодовых клещей

Изложенные выше материалы заставляют прийти к выводу, что изменчивые на протяжении года условия существования иксодовых клещей, какие паразиты встречают на теле млекопитающих, явились одной из главнейших причин, которые вызвали появление и обусловили развитие специфических жизненных циклов, различных в каждой географической зоне. Как показал Померанцев (1937), в современную эпоху треххозяин-

Таблица 1

Сравнительная характеристика гнездово-норового и пастьбищного типов паразитизма у гамазовых и иксодовых клещей.

| Гнездово-норовый тип паразитизма у <i>Dermanyssus galliae</i> Redi | Примитивный тип пастьбищного паразитизма у клещей <i>Ophionyssus Magn.</i> и <i>Neoliponyssus Emling.</i> | Специализированный тип пастьбищного паразитизма у <i>Ixodidae</i> | Гнездово-норовый тип паразитизма у <i>Dermanyssus galliae</i> Redi | Примитивный тип пастьбищного паразитизма у клещей <i>Ophionyssus Magn.</i> и <i>Neoliponyssus Emling.</i> | Специализированный тип пастьбищного паразитизма у <i>Ixodidae</i> |
|--|--|---|--|--|--|
| 1. Связь с хозяином осуществляется только в период кровососания, при возможности регулярно и часто нападать на хозяина. | 1. Связь с хозяином осуществляется нерегулярно, клещи встречаются на хозяине как в период кровососания, так и в промежутках между ними, на теле хозяина у некоторых видов происходят линьки нимф. | 1. Связь с хозяином осуществляется нерегулярно, клещи встречаются на хозяине либо в период кровососания, либо проводят на нем весь цикл развития. | 7. Ротовой аппарат не приспособлен для прочного прикрепления на длительное время к покровам хозяина. Хелицеры стилетовидные, пальцы хелицер слабые, служат только для прохода кожи. | 7. Ротовой аппарат видоизменен для прочной и длительной фиксации на теле хозяина. Хелицеры массивные, пальцы их образуют ножницевидную клешню для закрепления в коже хозяина. | 7. Ротовой аппарат очень сильно специализирован для прочного и длительного закрепления на теле хозяина. |
| 2. Пол на фазе протонимфы не дифференцирован. Протонимфы кратковременно сосут кровь и уходят с хозяина. | 2. Женские протонимфы сосут кровь дважды (мужские один раз), оставаясь на хозяине продолжительное время до повторного кровососания. Мужская напитавшаяся протонимфа, оставаясь на хозяине отыскивает напитавшуюся женскую протонимфу, прикрепляется к ней, и совместно покидают хозяина. | 2. Протонимфы длительное время находятся на хозяине, сосут кровь, у многих видов нимфы либо линяют на взрослых клещах в крепленном состоянии (однохозяинный тип), либо оставаясь на хозяине только меняют место прикрепления (двуухозяинный тип), либо после насыщения уходят с хозяином (треххозяинный тип). | 8. Склонность к многохозяинности и полифагии. | 8. Склонность к однохозяинности. В зависимости от места обитания наблюдалась дифференциация паразитизма на одно-, двух- и треххозяинные типы. В умеренных и северных широтах личинки и нимфы, как правило, паразитируют на мелких животных, а взрослые на крупных млекопитающих. | 8. Склонность к однохозяинности. В зависимости от места обитания наблюдалась дифференциация паразитизма на одно-, двух- и треххозяинные типы. В умеренных и северных широтах личинки и нимфы, как правило, паразитируют на мелких животных, а взрослые на крупных млекопитающих. |
| 3. У протонимф не наблюдается сокращения величины щитов, а у самок, наоборот, наблюдается периферическое разрастание спинного щита. | 3. Морфологически уже протонимфы обнаруживают признаки постоянных эктопаразитов; редукция уплотненных покровов. У самок спинной щит сильно уменьшается в размерах. Тонкие покровы обладают способностью чрезвычайно растягиваться при кровососании. | 3. Морфологически нимфы весьма сильно видоизменены, покровы их способны сильно растягиваться при кровососании. | 9. Способность к относительно длительному голоданию самок и протонимф до 6 месяцев. | 9. Увеличение длительности голодания самок и протонимф до 6 месяцев. | 9. Способность к весьма длительному голоданию на всех фазах развития (у самок от 1 года до нескольких лет). |
| 4. Число кровососущих фаз в развитии равно 3 (личинка не питается, сосут кровь протонимфы, дейтонимфы и взрослые). При развитии клещи проходят 4 линьки. | 4. Число кровососущих фаз в развитии равно 2 (личинки не питаются, сосут кровь протонимфы и взрослые (дейтонимфы не питаются). Линьки 4. | 4. Число кровососущих фаз в развитии 3 (личинки, нимфы и взрослые). Сохраняются только 2 линьки (выпадение фазы дейтонимфы). | ный тип развития наблюдается у различных видов иксодовых клещей, населяющих холодную и умеренные зоны северного полушария. В зоне южных степей и полупустынь развитие некоторых видов идет по двуххозяинному типу, а в зоне пустынь, и видимо вообще в тропическом поясе, иксодовые клещи развиваются по однохозяинному типу. Это важнейшее в теоретическом и практическом отношении обобщение остается до настоящего времени еще недостаточно осознано и разобрано. | | |
| 5. Незначительное увеличение одновременно принимаемых порций крови при многократном кровососании самок. | 5. Увеличение единовременно принимаемых порций крови при однократном насыщении очень велика. | 5. Единовременно принимаемая порция крови при однократном насыщении очень велика. | Многолетнее изучение фауны, биологии, патогенного влияния, эпизоотологического и эпидемиологического значения клещей сем. <i>Ixodidae</i> всех стран мира показало, что главную роль в эпидемиологии трансмиссивных и паразитарных заболеваний имеют широко распространенные и многочисленные виды палеарктических и неарктических иксодид. Последнее является вполне закономерным, либо только в этих зонах земного шара наблюдается развитие иксодовых клещей по треххозяинному типу, а, следовательно, только здесь клещи контактируют с огромным количеством диких животных-резервуаров вируса. В тропических странах, при развитии иксодовых клещей по однохозяинному типу, эпидемиологическая и эпизоотологическая роль их является значительно меньшей; здесь каждая особь клеща в течение своей жизни встречается и паразитирует только на одной особи какого-либо животного. Познание путей формирования отдельных типов развития поэтому приобретает особое теоретическое и практическое значение и является одним из звеньев в разработке теории природной счаговости трансмиссивных болезней (Павловский, 1939, 1946, 1947 а) и ландшафтной эпидемиологии трансмиссивных и паразитарных болезней (Павловский, 1944, 1946, 1949). | | |
| 6. Предел яйцепродукции — 20 яиц за один гонотрофический цикл; общее число циклов 5—7 в продолжении жизни особи. | 6. Увеличение яйцепродукции до 26—30 яиц и сокращение общего числа гонотрофических циклов до 2—4. | 6. Резкое увеличение яйцепродукции до нескольких тысяч яиц и сокращение общего числа гонотрофических циклов до одного. | Первичный многохозяинный тип развития, который в настоящее врем- | | |

мя широко представлен среди кровососущих гамазовых клещей, а в надсемействе Jxodoidea сохранился у аргасовых клещей сем. Argasiade и может быть у некоторых примитивных норовых Jxodidae, был утрачен при развитии факультативного паразитизма пастищного типа. На смену ему в группе иксодовых клещей сем. Jxodidae, пришел однохозяинный тип развития, свойственный всем наиболее примитивным клещам тропических стран. Вся группа иксодовых клещей имеет несомненное тропическое происхождение и именно здесь, в условиях однотипных климатических ландшафтов (без резких сезонных изменений погоды), при возможности размножаться в течение круглого года на млекопитающих, покровы которых не испытывают отмеченных выше резких сезонных изменений, произошло становление Jxodidae паразитами. Только при этих сопутствующих и в то же время обусловливающих условиях и обязательном длительном обитании на хозяине и именно на млекопитающих, покрытых редкой короткой шерстью могло произойти обособление и быстрое самобытное развитие группы настоящих иксодовых клещей сем. Jxodidae. Поселение некоторых современных видов на амфибиях (пресмыкающихся и птицах) является вторичным, хотя и не исключено, что отдельные виды паразитов могли с момента зарождения специализироваться к паразитизму только на этих хозяевах. Трудно поэтому согласиться с Померанцевым (1937), что первоначальные, исходные формы настоящих Jxodidae (*s. str.*) были паразитами норовых животных. Тот факт, что в современную эпоху некоторые наиболее примитивные Jxodidae живут в норах мелких млекопитающих, еще не является указанием на первичность подобного поселения. Более вероятно рассматривать эти случаи за факты вторичного поселения иксодовых клещей на норовых животных, чему способствовало неблагоприятное влияние физико-географических и изменчивых климатических факторов северного полушария.

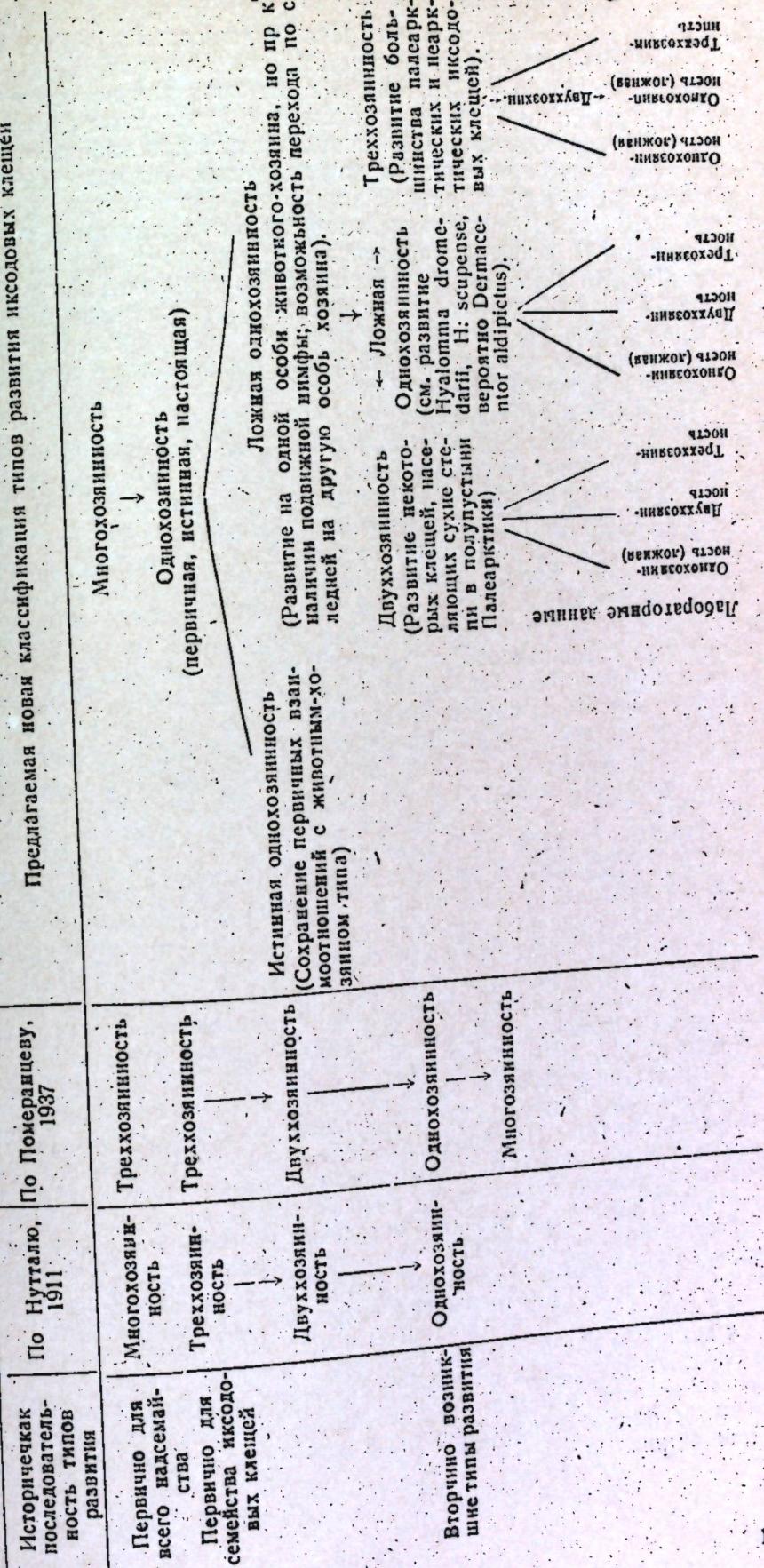
Несомненно, что все развитие иксодовых клещей с момента обособления этой группировки шло по однохозяинному типу, подобно тому как в настоящее время в Палеарктике развивается клещ *Boophilus calcaratus* однохозяинность которого является первичной, истинной (табл. 2); предки настоящих иксодовых клещей развивались по многохозяинному типу. Так называемая однохозяинность у других видов иксодовых клещей Палеарктики является вторичной, ложной (табл. 2).

При распространении клещей из тропиков на север, в том числе и на территории Евразии, паразиты начали питаться на млекопитающих, кожные покровы которых, особенно в умеренных и холодных зонах испытывают резкие сезонные изменения (см. выше). Это привело к затруднениям в получении пищи, что особенно важно было в более северных районах, где за короткий теплый период года необходимо проделать все развитие. В этих новых условиях клещи вынуждены были перейти на питание разными животными, в том числе и мелкими, колебания толщины эпидермиса которых в летний период являются незначительными и не препятствуют питанию личинок и нимф с более короткими и нежными хоботками (рис. 6). Однако, эти животные не могли, из-за своей маленькой величины и повышенной чувствительности к токсичной слюне клещей стать окончательными хозяевами паразитов, в качестве которых сохраняются более крупные хищные и копытные животные. Возникает необходимость частой смены хозяев, т. е. новый тип — треххозяйное развитие, усложненное особенно в более северных областях сложными адаптациями к нахождению хозяев, прикреплению к ним, перенесению голодания, зимовки, затопления и т. п.

Наряду с прогрессивным развитием треххозяинного типа метаморфоза в этих же северных условиях часть видов паразитов приспособливается к паразитированию на хозяине в те сезоны года, когда кожные покровы их находятся в относительном физиологическом покое, что по-

Taganrog No 2.

Схемы классификации типов развития и их взаимосвязи у исходовых клещей на десименте из класса *Chiggers* (построены по материалам М. А. Смирновой и И. А. Красильщикова).



времени совпадает с зимним периодом года. Таким образом, вновь возникает однохозяинность у клещей *Hyalomma dromedarii* Koch, *H. scutepense* P. Sch и *Dermacentor albipictus* (Packard), которая, однако, является вторичной (ложной) по сравнению с однохозяинным типом развития *Boophilus calcaratus*. Подтверждением этого заключения служит возможность развития вторично однохозяинных клещей при лабораторном содержании и кормлении на кроликах по всем типам, что надо рассматривать как проявление в развитии атавистических черт поведения предковых форм. Вторичность однохозяинного типа развития, например у *Hyalomma dromedarii* и *H. scutepense*, подтверждается так же обнаруженным Алфеевым (1951, 1952, 1954) периодом свободного движения нимф по телу хозяина. Такого свободного перемещения нимф при развитии *Boophilus calcaratus* в лаборатории и в периоде не наблюдается; однохозяинность этого вида клеша является первичной, унаследованной еще со времени тропического периода жизни *Ixodidae*.

Поведение в лабораторных условиях клещей *Hyalomma dromedarii* и *H. scutepense* можно расценивать и в качестве указания на первоначальные этапы формирования двух— и треххозяинных типов развития, возникающих на основе первичного (исходного) однохозяинного типа. В северных зонах распространения клещей подвижность нимфы могла быть вызвана невозможностью (вследствие утолщающихся летом покровов) питания на одном месте и необходимостью поисков участков тела с более тонким эпидермисом. Вероятно, именно с этим связана приуроченность иксодовых клещей к питанию и прикреплению на коже брюшной поверхности тела крупных животных и на всем теле у мелких зверьков. Такое поведение нимф было закреплено в дальнейшем естественным отбором и стало обязательным свойством развивающегося паразита. Перемена места первоначального присасывания сперва, видимо, ограничивалась поверхностью тела одной особи хозяина, а затем привело к явлению смены хозяев столь типичному для треххозяинного типа развития (табл. 1; рис. 12).

Существующий в настоящее время двуххозяинный тип развития можно рассматривать в качестве переходного между исходным и более древним истинным однохозяинным типом и развившимся позднее в северном полушарии вторичным треххозяинным типом метаморфоза. Характерно, что современное распространение иксодовых клещей с двуххозяинным типом развития охватывает промежуточную зону полупустынь и сухих степей, к югу от которых лежат тропические области *Ixodidae*, которых развиваются по однохозяинному типу, а к северу— по треххозяинному типу.

Проведенное изучение типов развития иксодовых клещей заставляет видоизменить и уточнить существующие в этом отношении представления (Nuttall, 1911; Померанцев, 1937; Алфеев, 1954 и др.) об исторической последовательности возникновения и развития типов метаморфоза; наши разногласия представлены в виде схемы на таблице 2 и рисунке 12.

Таким образом, в развитии иксодовых клещей надсемейства *Ixodidae* существует не 4, как предполагалось до сих пор, а 5 типов метаморфоза, из которых многохозяинный тип является исходным для всего надсемейства в целом и сохраняется в современную эпоху у *Argasidae*, а настоящий или первичный (истинный) однохозяинный тип развития является исходным для собственно иксодовых клещей семейства *Ixodidae*. Дальнейшие изменения и модификации его при развитии клещей в различных условиях и на разных животных-хозяевах представлены на прилагаемых схемах классификации типов метаморфоза у иксодовых клещей (табл. 2; рис. 12).

ЛИТЕРАТУРА

- Алфеев Н. И. 1939. К вопросу о сезонной активности клещей *Dermacentor marginatus* в условиях бывшей Западной области и о различных этапах в развитии этого явления. Сборн. Ленинградск. пироплазмозы, станц., вып. 1: 81—88.—1951. Об изменяемости метаморфоза у иксодовых клещей. Энтомолог. обозр., 31(3—4): 398—403.—1952. Биология и экология некоторых иксодовых клещей-переносчиков болезней человека и домашних животных. Автореф. докторск. диссертации, изд. Военно-медицин. Акад. им. Кирова, Л.: 1—20.—1954 а. О длительности и формах диапаузы иксодовых клещей в связи с условиями среды. Тр. Военно-мед. Акад. им. Кирова, 58: 121—138.—1954 б. Об адаптивной сущности изменений в типе метаморфоза иксодовых клещей. Тр. Военно-мед. Акад. им. Кирова, 58: 139—155.
- Бейнарович С. К. 1907. Клещи северо-западной России как посредники заражения крупного рогатого скота эпизоотической гемоглобинурией (кровавая моча). Архив ветерин. наук, том 1, кн. 1: 1—43.
- Беклемишев В. Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, XIV (1:3—11.—1948. О взаимоотношениях между систематическим положением возбудителей и переносчиков трансмиссивных болезней наземных позвоночных и человека. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, XVII(5):385—400.—1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, XXIII(1):3—20.
- Галузо И. Г. 1943 а. Влияние физических факторов среды на условия развития клещей в природе. Извест. Казахск. фил. АН СССР, сер. зоолог., вып. 2:85—96.—1943 а. Физические условия развития клещей на поверхности тела хозяина. Извест. Казахск. фил. АН СССР, сер. зоолог., вып. 2:97—105.—1947—1951. Кровососущие клещи Казахстана. Алма-Ата, том I—IV.—1948. Физические факторы местообитания иксодовых клещей. Извест. Акад. Наук Казахск. ССР, сер. паразитолог. вып. 5:3—12.
- Дубинин В. Б. 1947. Исследование адаптаций эктопаразитов. II. Экологические адаптации первьевых-клещей и пухоедов. Паразитолог. сборн. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, IX:191—222.—1948 а. Строение локровов млекопитающих и птиц как фактор, определяющий видовой состав и локализацию наружных паразитов. Природа, 4:25—29.—1950. Колебания численности популяций постоянных наружных паразитов млекопитающих и их причины. Журн. общей биологии, XI(2):91—103.—1951. Первьевые клещи *Anelgesoidea*. Часть I. Введение в их изучение. Фауна СССР, Наукообраз. вып. том VI, вып. 5:1—363.—1954. Чесоточные клещи, их биология, вред в сельском хозяйстве, меры профилактики и борьбы. Изд.: «Совет. наука», М.:1—172.
- Захваткин А. А. 1952 а. Разделение клещей на отряды и положение их в системе хелицират. Паразитолог. сборн. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, XIV:5—46.—1952 б. Эволюция и морфологические обоснования системы клещей. Чтения памяти Н. А. Холодковского за 1951 г., изд. Всесоюз. Энтомолог. общ. АН СССР, М.—Л.:53—66.
- Земская А. А. 1951 а. Биология и развитие куриного клеща *Degmata pusillus gallinae* в связи с его эпидемиологическим значением. Зоолог. журн., XXX(1): 51—62.—1951 б. Биология и развитие клещей сем. *Dermanyssidae*, паразитирующих на рептилиях, в связи с проблемой возникновения паразитического паразитизма. Бюлл. Московск. общ. испыт. природы, отд. биолог., 56(3):42—57.
- Зосимовская А. И. 1953. Сезонные изменения кожного и шерстного покрова романовской овцы. Автореф. кандидат. диссертации, изд. Московск. Пушно-мехового инст., М.:1—12.
- Курчатов В. И. 1940. О специфичности циклов развития клещей семейства *Xylocoidae*. Докл. Всесоюз. Акад. сельхоз. наук, 2:39—42.
- Лещинская Е. М. 1952. Сезонные изменения кожного покрова млекопитающих. Зоолог. журн., XXXI(3):434—442.
- Лотоцкий Б. В. 1945. Материалы по фауне, биологии клещей надсемейства *Xylocoidea* в Гиссарской долине Таджикистана, в связи с обоснованием мер профилактики пироплазмозов крупного рогатого скота. Тр. Таджикск. фил. АН СССР, 14:69—120.—1952. Иксодовые клещи Таджикистана и новые материалы по онто- и филогенезу семейства *Xylocoidae*. Автореф. докторск. диссерт., изд. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, Л.:1—19.
- Мельников Т. Г. 1953 а. Иксодовые клещи диких и домашних животных Крымского заповедника. Зоолог. журн., XXXII(3):422—434.—1958 б. Иксодовые клещи Крымского заповедника. Автореф. кандидат. диссерт., изд. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, Л.:1—12.
- Нельзина Е. Н. 1951. Крысиный клещ. Сравнительное паразитологическое исследование. Изд. акад. мед. наук СССР, М.:1—100.
- Олешев Н. О. 1954. К паразитологии природных очагов клещевого и двухволового менингоэнцефалита на северо-западе СССР. В кн.: «Нейровирусные инфекции», Медгиз, М.:148—162.

Павловский Е. Н. 1939. Проблема природной очаговости трансмиссивных болезней. Тез. докл. совещан. по паразитолог. проблемам, изд. АН СССР, М.—Л.: 3—7.—1944. Природная очаговость и понятие о ландшафтной эпидемиологии трансмиссивных болезней человека. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, XIII (6): 29—38.—1946. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека Журн. общей биологии, VII (1): 3—1947 а. Зоологические и эпидемиологические основы изучения природной очаговости болезней. Юбил. сборн., посвящен. 30-летию Великой Октябрьской революции, изд. АН СССР, том II: 473—486.—1949. Руководство по паразитологии человека (с учением о переносчиках трансмиссивных болезней). Изд. АН СССР, том II: 522—1022.

Павловский Е. Н. и С. П. Алфёрова. 1941. Паталого-гистологические изменения кожи крупного рогатого скота при укусе клещом *Ixodes ricinus*. Тр. Военно-мед. Акад. им. Кирова, 25: 153—160.—1949. Сравнительная патология кожи млекопитающих при укусе клещами. Извест. Акад. Наук СССР, сер. биолог., 6: 708—715.

Павловский Е. Н. и Г. С. Первомайский. 1949 а. О возможности изменения некоторых наследственных признаков кролика воздействием на сому родителей. Доклады Акад. Наук СССР, 64(2): 253—255.—1949 б. К проблеме экспериментального изменения наследственности у млекопитающих. I. Об экспериментальном изменении наследственности окраски шерсти и кролика. Извест. Акад. Наук СССР, сер. биолог., 6: 702—708.—1954. О наследовании изменений шерсти у кроликов. Доклады Акад. Наук СССР, 95(3): 653—656.

Первомайский Г. С. 1954. Изменчивость пастищных клещей (*Acarina, Ixodidae*) и значение ее для систематики. Тр. Всесоюз. Энтомолог. общ., Л., 44: 62—201.

Померанцев Б. И. 1935. К вопросу о происхождении клещевых очагов в Ленинградской области. Сборн.: «Вредители животноводства», изд. АН СССР, М.—Л.: 32—110.—1936. К морфологии рода *Rhipicephalus* Koch в связи с построением натуральной классификации *Ixodoidea*. Паразитолог. сборн. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, VI: 5—32.—1937.—О паразитических адаптациях у *Ixodoidea*. Извест. Акад. Наук СССР, отд. математ. и естеств. наук, 4: 1424—1436.—1948. Основные направления эволюции *Ixodidae*. Паразитолог. сборн. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, X: 5—19.—1950. Иксодовые клещи (*Ixodidae*). Фауна СССР, Паукообразные, том IV, вып. 2: 1—224.

Поселкова-Штром М. В. 1935. Биологические наблюдения над клещами *Hyalomma jacobovi* в лабораторных условиях. Сборн.: «Вредители животноводства», изд. АН СССР: 195—233.—1953. Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение. Изд. Акад. мед. Наук СССР, М.: 1—236.

Резник П. А. 1952. О географическом распространении и происхождении ареалов клещей рода *Derma centor* (*Ixodidae*). Сборн. научн. тр. Ставропольск. гос. педагог. инст., вып. 8: 37—57.

Сердюкова Г. В. 1946. О цикле развития клеща *Hyalomma anatolicum anatolicum*. Извест. Акад. Наук СССР, 2—3: 199—292.

Троицкий И. А. 1948. Физиология и гигиена кожи сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М.: 1—240.

Cooley R. 1938. The genera *Dermacentor* and *Otocentor* (*Ixodidae*) in the United States, with studies in variation. Nat. Inst. Health. Bull. N. 171: 1—85.

Hughes T. 1954. Some histological changes which occur in the Gut Epithelium of *Ixodes ricinus* females during gorging and up to oviposition. Ann. Trop. Med. Parasit., 48 (2): 397—404.

Lees A. 1954. The role of cuticle growth in the feeding process of ticks. Proc. Zool. Soc. London, 121 (4): 759—772.

Nuttall G. 1911 а. On the adaptation of *Ixodidae* to the habits of their hosts. Parasitology, 4 (1): 46—67.—1911 б. Notes on ticks. Types of parasitism in ticks illustrated by a diagram together with some remarks upon longevity in ticks. Parasitology, 4 (3): 175—182.

Sohulze P. 1932. Über das Zustandekommen des Zeichnungsmusters und der Schmelzfärbung in der Zeckengattung *Amblyomma* Koch, nebst Bemerkungen über die Gliederung des Ixodidenkörpers. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere, 25: 508—534.—1935. Zur vergleichenden Anatomie der Zecken. Das Sternal die Mundwerkzeuge Analfurthen und Analbeschleierung, ihre Bedeutung, Ursprünglichkeit und Luxurieren. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere, 30: 46—98.—1946. Sind Säugetiere die ursprünglichen Zeckenwirte? Zoolog. Anz., 115 (1—2): 19—24.

Strandtmann R. 1948. The mesostigmatic nasal mites of birds. I. Two new genera from shore and marsh birds. Journ. Parasitol., 34: 505—514.

И. В. НАЗАРОВА.

К ПАРАЗИТАРНОЙ ФАУНЕ СЕРЫХ ПОЛЕВОК
ТАТАРСКОЙ АССР И ПРИЛЕГАЮЩИХ ОБЛАСТЕЙ

Изучение паразитов грызунов заслуживает серьезного внимания, поскольку грызуны могут быть носителями возбудителей инфекционных и инвазионных заболеваний человека, домашних и промысловых животных. У грызунов имеется ряд гельминтов, которые встречаются и у домашних, охотничьих — промысловых животных, а также и у человека. С этой точки зрения изучение фауны гельминтов грызунов имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Так, Калантарян (1924) обнаружила в кишечнике человека крысиных цепня (*Nyumentolepis diminuta* (Rudolphi 1819)). Куласири (Kulasiri Ch. 1954) также показал, что крысиный геминолепидоз встречается часто у людей на Цейлоне. Острица *Syphacia obvelata* (Rudolphi) кроме грызунов паразитирует у пушных животных и человека. Наконец, *Strobilocercus Hidatigera taeniaeformis* (Batsch.) передается через грызунов домашним и промысловым млекопитающим. Эктопаразиты грызунов также имеют большое практическое значение, так как многие из них являются переносчиками инфекционных заболеваний. Так, вши *Hoplopleura acanthopus* Burm и блохи *Glenophthalmus assimilis* Tasch и *Geratophyllus walkeri* Roth передают человеку, как указывает Олсуфьев (1947), туляремию. Эти паразиты в большом количестве паразитируют на полевках, обитающих в ТАССР.

Изучение паразитофауны полевок рода *Microtus* в Татарской АССР, за исключением Иоффе (1954), никто не занимался. Поэтому при изучении экологии полевок (обыкновенной полевки — *Microtus arvalis* Pallas, полевки-экономки — *Microtus oeconomus* Pallas и пашенной полевки — *Microtus agrestis* L.) в Татарской республике мы проводили возможно полный сбор эктопаразитов с грызунов и из их гнезд и гельминтологические вскрытия.

Материал собирался, в основном, на территории Татарской республики в 1954—1956 годах. Главными местами систематических сборов были полевые биотопы колхоза Яна-Алан Лайшевского района, поймы Волги и Камы (Лайшевский, Столбищенский и Алексеевский районы) и различные типы Раифского леса (Юдинский район). В 1954, 1955 и 1956 годах лаборатория зоологии КФАН СССР проводила экспедиции по южным районам ТАССР и в прилежащих областях (Ульяновская, Куйбышевская и Чкаловская области). Во время этих экспедиций мы также проводили возможно полные сборы паразитов со всех добывших полевок и некоторых других грызунов. На эктопаразитов нами просмотрено более 500 зверь-

Таблица № 1

Список блох, встречающихся на обычных полевках в Татарии

| Список блох | Данные Иоффе (1954) | Наши данные |
|---|---------------------|-------------|
| <i>Ceraophyllus penicilliger</i> J. | + | + |
| <i>Ceratophyllus walkeri</i> Roths. | + | — |
| <i>Ceratophyllus rectangulatus</i> Wahlg. | + | — |
| <i>Ceratophyllus turbidus</i> Roths. | + | — |
| <i>Amphipsylla rossica</i> Wagn. | + | + |
| <i>Leptopsylla taschenbergi</i> Wagn. | — | + |
| <i>Leptopsylla segnis</i> Schönd. | — | + |
| <i>Ctenophthalmus agyrtes</i> Tasch. | + | + |
| <i>Ctenophthalmus assimilis</i> Tasch. | — | + |
| <i>Ctenophthalmus wagneri</i> Tifl. | — | + |
| <i>Ctenophthalmus uncinatus</i> Wagn. | + | + |
| <i>Paleopsylla sorecis</i> Dale. | — | + |
| <i>Neopsylla pleskei</i> Joff. | + | — |
| <i>Hystrichopsylla talpae</i> Curt. | — | + |

лат-Октябрьском и Буинском районах ТАССР) на обычных полевках и землеройках (*Sorex araneus* L.).

В гнездах обычных полевок найдены те же виды блох, которые отмечены и для самого хозяина. Гнезда являются для большинства эктопаразитов местом переживания неблагоприятных условий, а для блох, кроме того, и местом выведения потомства. Степень зараженности гнездовой подстилки в норах зависит от биотопа и времени года (табл. 2).

Таблица № 2.

Степень заражения гнезд серых полевок эктопаразитами

| Биотопы | Время сбора материала | Количество исследованных гнезд | Заражено гнезд (в %) | Из них | | Средняя интенсивность заражения |
|---------|-----------------------|--------------------------------|----------------------|---------|---------|---------------------------------|
| | | | | клещами | блохами | |
| Выгоны | апрель | 4 | 100 | 50 | 100 | 2,2 |
| Выгоны | июнь | 1 | 100 | 100 | — | 13,0 |
| Пашни | апрель | 7 | — | — | — | 20,5 |
| Пашни | июнь | 4 | 50 | 100 | 50 | 14,6 |
| Луга | июнь | 5 | 60 | 100 | 33 | — |

Гнезда из нор

| | | | | | | |
|--------|--------|---|-----|-----|-----|------|
| Выгоны | апрель | 4 | 100 | 50 | 100 | 2,2 |
| Выгоны | июнь | 1 | 100 | 100 | — | 13,0 |
| Пашни | апрель | 7 | — | — | — | 20,5 |
| Пашни | июнь | 4 | 50 | 100 | 50 | 14,6 |
| Луга | июнь | 5 | 60 | 100 | 33 | — |

Поверхностные зимние гнезда

| | | | | | | |
|--------|--------|----|------|------|------|------|
| Выгоны | апрель | 9 | 66,6 | 100 | 37,6 | 10,8 |
| Пашни | апрель | 16 | 50 | 87,5 | 12,5 | 7,0 |

Как видно из таблицы 2, во всех норах и зимних гнездах, расположенных на выгонах, мы находили в гнездовой подстилке большее количество паразитов, чем в других биотопах. Это, видимо, связано с более продолжительным существованием нор на выгонах. На полях при глубокой тракторной вспашке нора, как правило, разрушается. Непродолжительный срок существования норы здесь приводит к малой зараженности ее эктопаразитами. Это подтверждается и тем, что все обследованные нами норы, вырытые в апреле на свежей пашне, не имели эктопаразитов, тогда как в июне они были заселены паразитами на 50%.

ков и сделано 376 гельминтологических вскрытий обычных полевок, пашенных полевок и полевок-экономок. Заражение гельминтами обнаружено у 43,8% исследованных зверьков. Всего собрано 4113 паразитов — представителей трех классов: сосальщиков (*Trematoda*), ленточных червей (*Gastoda*) и круглых червей (*Nematoda*). Фиксация эктопаразитов, trematod и цестод проводилась в 70° спирте, нематоды помещались в жидкость Барбагалло. Кроме серых полевок сбор эктопаразитов проводился, но менее систематично, с рыжеватого суслика (*Gitellus major* Pall.), домовой, полевой, лесной и желтогорлой мышей (*Mus musculus* L., *Arodentus agrarius* Pall., *A. silvaticus* L., *A. flavicollis* Melchior.) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.).

Определение паразитов проведено в Зоологическом институте Академии наук СССР С. О. Высоцкой, М. Н. Дубининой и Е. Ф. Сосиной.

Вши. Anoplura.

Вши были собраны с двух серых полевок: обычной полевки и полевки-экономки. Наши сборы проводились в разные сезоны года и в разных районах ТАССР, но оказались очень бедными в видовом отношении. У обычной полевки и полевки-экономки удалось найти только вид вши — *Hoplopleura acanthopus* Burm., который отмечен и для рыжих полевок ТАССР (Кулаева, 1956). У полевой мыши найден *Polyplax sanguata* (Burm.), у домовой — *Hoplopleura hesperomydis*.

Хотя сборы вшей проводились в сравнительно большом количестве районов республики, далеко не во всех районах вши были обнаружены. Так в 1954 г. в Нурлат-Октябрьском и Буинском районах при просмотре 108 зверьков вши не найдены ни у серых полевок, ни у других грызунов. Наиболее сильно заражены вшами обычные полевки и полевки-экономки в пойме Волги выше Камского Устья и в пойме низовой Камы. Кроме этих участков вши найдены у обычных полевок в Лениногорском районе.

Сравнительно часто мы находили вшей на полевках весной и осенью. Это отмечают и другие исследователи (Дубинин 1950, 1953; Высоцкая, 1950; Колпакова, 1954). Однако, Холдендрифт (R. Holdenrid и др. 1951) считает, что вши паразитируют на грызунах в одинаковом количестве в течение круглого года.

Блохи. Arhantiptera.

На обычных полевках Среднего Поволжья встречается 10 видов блох, причем лишь 6 видов найдено на территории Татарии (Иофф 1954). В наших сборах, проводившихся в 1954—1955 годах главным образом на территории ТАССР, обнаружено 10 видов блох (табл. 1). Наиболее часто на обычной полевке встречаются 4 вида. Из собранных блох на долю *Amphipsylla rossica* Wagn. падает 38,7%, на долю *Ctenophthalmus wagneri* Tifl. — 22,3%, на долю *Ct. uncinatus* Wsn. — 12,9% и на долю *Ct. assimilis* Tasch. — 9,7%. Все эти виды являются специфичными для полевок и встречаются почти на всей территории большого ареала, занятого обычной полевкой. (Тихомирова и др., 1935; Тифлов и Усов, 1938; Флегонтова 1940 и др.).

Наши данные несколько дополняют последнюю сводку Иофф (1954) по блохам Среднего Поволжья. Так, Иофф не обнаружил здесь блохи *Ctenophthalmus assimilis*, очень распространенной в Европе и Сибири, поэтому он сделал предложение, что в Среднем Поволжье ареал этого вида прерывается или по каким-то причинам разрежен. *Ctenophthalmus assimilis* встречена нами как по правому, так и по левому берегу Волги (в Нур-

Сосальщики. Trematoda.

Судя по отрывочным сведениям в паразитологических сводках, сосальщики редко встречаются у мышевидных грызунов и особенно у полевок рода *Microtus*.

Нами сделано 350 гельминтологических вскрытий обыкновенных полевок и ни в одном случае не обнаружено ни одного плоского червя. Не встречены трематоды и у пашенных полевок (13 вскрытий). Лишь у двух полевок-экономок из 13 вскрытий (15,4%) были обнаружены сосальщики *Notocotylus pougeri* J. У одной полевки насчитывалось более тысячи этих паразитов, у другой—около 40 штук, причем у первого зверька была сильно увеличена селезенка. У пойманых в этом же месте лесных и полевых мышей сосальщиков не было.

В СССР *Notocotylus pougeri* J. отмечен лишь у водяной полевки в Горьковской области (Скворцов, 1934) и в дельте Волги (Дубинин, 1953), а также у обыкновенной полевки в Ленинградской области (Высоцкая, 1948). Для полевки-экономки, насколько нам известно, этот паразит указывается впервые. Обе зараженные ими полевки-экономки добыты в мае 1955 г. в Столбщенском районе ТАССР в болоте на границе леса и поля (самец и самка, взрослые). Местом локализации *Notocotylus pougeri* J. у полевок-экономок является слепая кишечная система.

Ленточные черви. Cestoda.

Ленточные черви были обнаружены у всех трех видов серых полевок, встречающихся на территории Татарии. Кроме того, мы попутно вскрыли несколько экземпляров лесных и полевых мышей и рыжих полевок, у которых также были найдены цестоды.

Наиболее количество видов ленточных червей найдено у обыкновенной полевки (8 видов). У нее встречаются как взрослые, так и личиночные формы ленточных червей. Следует подчеркнуть, что ни в одной доступной нам сводке по ленточным червям Шпрен (Spruhn C. E. W., 1932); Жуэ, Бер (Joyeux Ch., Baer J. G. 1936); Скрябин и Матевосян, 1948; Спасский, 1951 мы не нашли указаний на зараженность цестодами полевок-экономок.

Среди сборов цестод наиболее часто отмечены *Paranoplocephala omphalodes* (Herm.) *Aprostataandria caucasica* Kirsch., которые встречаются почти во всех местах, где проводились сборы.

Paranoplocephala brevis встречен нами лишь весной и осенью. Это вполне согласуется с данными Киршенблatta (1938).

У обыкновенной полевки и полевки-экономки нами впервые найдена личинка *Taenia polyacanthae* Lenck. В сводках Шпрена (1932) и Жуэ и

Таблица 3

Встречаемость различных ленточных червей у серых полевок в Татарии

| Список цестод | Обыкновенная полевка | Пашенная полевка | Полевка-экономка |
|--|----------------------|------------------|------------------|
| <i>Paranoplocephala brevis</i> Kirsch. | + | | + |
| <i>Paranoplocephala omphalodes</i> (Herm.) | + | + | + |
| <i>Aprostataandria caucasica</i> Kirsch. | + | | + |
| <i>Dicranotaenia</i> sp. | | | |
| <i>Hymenolepis asymmetrica</i> Yanicki | + | + | + |
| <i>Cysticercus taeniae crassicepitis</i> Zeder | + | | + |
| <i>Cysticercus taeniae polyacanthae</i> Lenck. | + | | + |
| <i>Strobilocercus Hydatigera taeniaeformis</i> (Batsch.) | + | | |

Бэра (1936) личинка этого паразита не отмечается ни у обыкновенной, ни у пашенной полевок. *Taenia crassiceps* (Zeder) найдена у лисиц в окрестностях г. Казани (цитир. по Петрову, 1941). Личинки этого селитера у промежуточных хозяев в Татарии ранее никем не отмечены. Мы обнаружили их, кроме обыкновенной полевки, также у суслика, добытого в июле 1954 г. в Азнакаевском районе.

В сводке Спасского (1951) указывается на количество червей, встречающихся у одной об. полевки в различных областях Союза. Так в Баранинской степи интенсивность инвазии карликовым селитерам у об. полевки в конце лета может достигать 15 экземпляров. В Зап. Сибири к концу лета 1946 г. *P. omphalodes* встретилась до 7 экз. у одного зверька. Мы встречали этих паразитов у одного зверька в значительно меньших количествах, чем указывает Спасский. Так, *P. brevis* встречена нами от 1 до 4 экземпляров. Более одного экземпляра *P. omphalodes* у одной полевки мы не встретили. Наоборот, *A. caucasica* мы встречали у одной полевки даже в количестве 9 штук, тогда как Спасский (1951) указывает, что интенсивность инвазии этого паразита равна лишь 1 или 2 экземплярам. К этому нужно добавить, что мы ловили полевок, у которых было обнаружено несколько видов паразитических червей. Так, у обыкновенной полевки, пойманной 25 октября 1954 г. в Саралах, кроме 9 экземпляров *Aprostataandria caucasica* в тонком отделе кишечника были также 1 экз. *P. brevis* и экземпляр *P. omphaeodes*. Кроме этого в слепой кишке найден 1 экземпляр *P. brevis* и 6 острец *Syphacia obvelata*. Интересно отметить, что встречающиеся 9 экземпляров *A. caucasica* у одного хозяина были очень малы и сильно отличались по размерам от других экземпляров этого вида. Это в какой-то степени подтверждает мысль о внутривидовой конкуренции среди паразитов кишечника хозяина (Павловский и Гнездилов, 1953).

Личинки цестод, паразитирующие в брюшной полости и в мышцах, встречаются в довольно большом количестве. Так, у одной полевки количество *Cysticercus t. crassicepitis* (Zed.) может достигать до 30 штук. *Cysticercus taeniae polyacanthae* (Leuckart) была встречена нами у обыкновенной полевки в количестве 17 штук (в среднем 7,2). *Strobilocercus Hydatigera taeniaeformis* (Batsch.)—паразит печени более одного экземпляра у одной полевки не был встречен ни разу.

Обычно ленточные черви паразитируют в тонких кишках. Лишь *Paranoplocephala brevis* мы нашли у обыкновенной полевки в слепой кишке (в 9 случаях из 16 встречающихся—56,2%), хотя Спасский (1951) и Ахумян (1956) считают, что этот паразит обычно локализуется в нижнем отделе тонкой кишки и в толстой кишине.

Личинки цестод локализуются в различных местах организма хозяина. Стробилюцерк нами встречен лишь в печени. *Cysticercus taeniae crassicepitis* (Zeder) был найден в мышцах туловища в области шеи и лопаток. *Cysticercus taeniae polyacanthae* (Leuckart) отмечен только в брюшной полости.

В заключение нужно отметить, что у вскрытых нами лесных и полевых мышей, пойманных в местах добычи серых полевок, мы не обнаружили одинаковых видов паразитов с серыми полевками. У леоной мыши был обнаружен *Skrjabinotaenia lobata* (Baen), у полевой мыши—*Hymenolepis fraterna* Stiles. У рыжей полевки, пойманной в низовьях Камы, мы обнаружили *Aprostataandria caucasica* Kirsch. Последний вид отмечен для рыжей полевки впервые.

Круглые черви. Nematoda.

Нематоды являются наиболее распространенным паразитами среди мелких трывунов (Киршенблatt, 1938; Высоцкая, 1948). Высокая степень заражения этими червями полевок Армении отмечена Ахумян (1956). В

наших материалах круглые черви также преобладают среди других паразитов. За вегетационный сезон 1954 года почти половина обыкновенных полевок, добытых в Лайшевском районе ТАССР, была заражена круглыми червями. Однако, видовой состав собранных у полевок круглых червей очень беден—встречено всего лишь 3 вида.

Таблица 4

Встречаемость различных круглых червей у серых полевок Татарии

| Список нематод | Обыкновенная полевка | Пашенная полевка | Полевка-экономка |
|--|----------------------|------------------|------------------|
| <i>Syphacia obvelata</i> (Rydolphi) | + | + | + |
| <i>Heligmosomoides polygyrus</i> (Dujar) | + | + | - |
| <i>Trichuris muris</i> (Schrank.) | + | - | + |

Наибольшее распространение имеет *Syphacia obvelata*. Несомненно, что серые полевки, являясь одним из многочисленных хозяев этого паразита, имеют существенное значение в его распространении. *Syphacia obvelata* встречена нами в ТАССР почти повсеместно. Не нашли мы ее только у полевок в Буденновском и Столбищенском районах, где было вскрыто 17 зверьков. Эта остица встречается у полевок, обитающих в различных биотопах: полях, оステненных участках, лугах и в лесу. Однако, следует отметить, что в более сухих местах *Syphacia obvelata* встречается чаще.

Наиболее часто остицы встречались в кишечнике полевок весной и осенью. Летом же происходит снижение интенсивности заражения обыкновенных полевок *S. obvelata*, что связано, видимо, с появлением в это время на выгонах вегетирующей полыни, являющейся в какой-то степени дегельминтизирующим средством (Дубинины 1951). Вероятно, этим же объясняется низкая зараженность остицами полевок на выгонах (табл. 5).

Таблица 5

Изменение степени зараженности полевок остицей *Syphacia obvelata* в зависимости от биотопа и сезона

| Процент зараженных полевок | | Степень инвазии остицы в зависимости от времени года | | |
|----------------------------|-----------|--|---------------|-----------------|
| на выгонах | на пашнях | весна | лето | осень |
| 33,4 | 46,0 | 14,9 (1—300) | 8,4 (1—30) | 26,8 (1—160) |

В наших материалах по *S. obvelata* почти не встречено самцов паразита. Вероятно, это связано с более короткими периодами жизнедеятельности самцов по сравнению с самками (Киршенблattt, 1938). Молодые остицы встречены в июле и августе.

Trichuris muris и *Heligmosomoides polygyrus* встречаются значительно реже остиц и не у всех видов полевок. Видимо, *Trichuris muris* живет у полевок, обитающих во влажных условиях (поймы рек). *Heligmosomoides polygyrus* широко распространен в лесной зоне. Этот червь наиболее часто встречается у рыжей полевки (Кулаева, 1956). Степень инвазии этих паразитов у серых полевок Татарии невелика: от 1 до 3.

Помимо вышеуказанных круглых червей мы обнаружили в пойме Камы у рыжей полевки *Heligmosomoides borealis* (Schulz), не отмеченного Кулаевой (1956).

Общая часть

Присутствие переносчиков червей в организме мелкопитающих обуславливает большие нарушения секреторного и двигательного аппаратов их пищеварительной системы (Леонтьев, 1950). Кроме того, происходит механическое повреждение стенок кишечника. Личинки круглых червей при миграции в легкие вызывают разрывы легочной ткани и обильные кровотечения. При этом, как пишут Дубинины (1951), особенно ясно проявляется ослабляющее и угнетающее действие червей, на фоне которого иногда развиваются массовые эпизоотии особо опасных инфекций. У мышевидных грызунов, ослабленных цистицеркозом, развивается стрептококковая септицемия. Это показано для мышевидных грызунов Северного Кавказа (Федорова и др. 1934).

Изучение паразитов внутренних органов обыкновенных полевок в Татарской АССР позволяет нам говорить, что при высокой степени заражения этих зверьков паразитами снижается их упитанность. Осенью 1954 года была поймана обыкновенная полевка, в полости тела которой было более 10 личинок цистицерка *Taeniae polyacanthae*. Зверек был сильно истощен, и у него была увеличена селезенка.

Если полевки заражаются гельминтами в молодом возрасте, то упитанность зверьков сильно падает. Так, совсем молодая полевочка (15—20 дн.), пойманная в мае, в кишечнике которой было 23 *Syphacia obvelata*, оказалась совершенно истощенной. В этот же период было поймано еще несколько полевок в таком же возрасте, у которых не было паразитических червей,— все они были хорошо упитаны. В октябре также была поймана молодая обыкновенная полевка, в кишечнике которой найдено всего 11 этих же остиц, упитанность ее, по сравнению с другими полевками, была так же низкая.

Низкая упитанность молодых полевок, имеющих паразитов внутренних органов, связана с тем, что заражение происходит в момент роста организма. В этом случае организму не хватает сил для борьбы с гельминтами, и самое малое заражение ведет к истощению. Средняя упитанность незараженных молодых полевок равна 2,7, зараженных—1,5.

При заражении гельминтами взрослых полевок организм хозяина имеет возможность более интенсивно защищаться, чем у молодых зверьков. Если при этом не происходит заражения какими-либо инфекционными заболеваниями, животное выживает, происходит даже накопление жировых отложений. Исследуя взрослых зверьков с различной степенью заражения паразитическими червями, мы установили, что упитанность у них не изменяется. Поэтому мы, вслед за Свириденко (1934), считаем, что сами паразиты при умеренной степени заражения редко ведут к гибели грызунов, лишь ослабляют организм хозяина, благодаря чему он становится более восприимчивым к заболеваниям.

Н. Наумов (1948) указывает, что глистные болезни тормозят размножение. Сильное заражение гельминтами ведет к снижению количества беременных самок и уменьшению количества эмбрионов на одну самку (табл. 6), т. е. понижается плодовитость. Самок полевок, зараженных гельминтами, несколько больше, чем самцов. Так, из 163 обыкновенных полевок, у которых найдены были паразиты внутренних органов, самок было 52,8%.

Заражение молодых полевок различными гельминтами происходит в момент перехода на самостоятельное питание. Ранее всего грызуны заражаются теми паразитами, которые развиваются без смены хозяев (Киршенблattt, 1951). Раннее заражение может происходить и в том случае, когда промежуточные хозяева паразита настолько малы, что могут быть проглочены случайно вместе с пищей. На такую возможность по отношению к *Anoplocephalidae* указывает Киршенблattt (1951).

Таблица 6

Влияние гельминтов на упитанность обыкновенных полевок и их размножение

| Степень заражения полевок | Средняя упитанность (в баллах) | Процент беременных самок | Количество эмбрионов и плац. пятен на одну самку |
|--|--------------------------------|--------------------------|--|
| Зверьки не заражены гельминтами | 2,5 | 69,2 | 5,4 |
| У зверьков в кишечнике от 1 до 4 нематод или 1 цестода | 2,5 | 68,9 | 5,4 |
| У зверьков в кишечнике более 40 нематод и цестоды | 2,5 | 55,5 | 4,7 |

Из добывших в Лайшевском районе в 1954 году 11 молодых обыкновенных полевок четыре (36,3%) были заражены *Syphacia obvelata* (табл. 7). Цестод у молодых полевок, пойманных в этом районе, мы не находили.

Таблица 7

Степень заражения полевок гельминтами в зависимости от возраста

| До выхода из норы | Выходит из норы, но связана с ней | Самостоятельные, расселяются | Взрослые | Старые |
|-------------------|-----------------------------------|------------------------------|----------|--------|
| 0 | 36,3 | 62,1 | 54,2 | 0 |

Подводя итоги изложенному выше, мы считаем необходимым остановиться на некоторых общих выводах.

1. В ТАССР на обыкновенных полевках и полевках-экономках обитает один вид вши (*Hoplopleura acanthopus* Burm.). Наиболее сильно заражены полевки, обитающие в поймах рек. Численность вшей на зверьках повышается весной и осенью.

2. На обыкновенных полевках в Татарии обнаружено 10 видов блох. Наиболее часто на полевках встречаются *Amphisylla rossica* Wagn., *Ctenophthalmus wagneri* Tifl., *Ctuncinatus* Wagn., *Ct. assimilis* Tasch. Последний вид не был отмечен Иоффом (1954) для Поволжья и найден нами здесь впервые.

3. В гнездах обыкновенных полевок найдены те же виды блох, которые отмечены и для самого хозяина. Степень зараженности гнезд из нор зависит от биотопа и времени года. Гнездовая подстилка из нор, раскопанных на выгонах, всегда содержит паразитов. В норах, которые существуют непродолжительный срок (на пашнях), паразиты встречаются реже.

4. У серых полевок в ТАССР имеется большинство паразитических червей, свойственных для этой группы, включая и личиночные формы *Cestoda*.

5. Обыкновенные полевки в Татарии не заражены сосальщиками. Это, видимо, объясняется лесостепным характером ландшафта изучаемых районов, где характерно отсутствие этих форм гельминтов (Киршнеблатт, 1938). Кроме того, это, видимо, связано и с тем, что обыкновенные полевки редко имеют контакт с промежуточными хозяевами *Trematoda* — моллюсками (Дубинины, 1951).

6. У 15,4% полевок-экономок встречен сосальщик *Notocotylus poueri* J. Этот паразит отмечается для полевок-экономок впервые.

7. У серых полевок Татарии сильно распространены круглые черви, имеющие прямой цикл развития. Особенно часто встречается *Syphacia obvelata* (Rud.), характерная для многих животных.

8. У серых полевок, обитающих в степных биотопах, наблюдается обеднение фауны паразитических червей по сравнению с полевками, добываемыми в пойменных и лесных участках. Этот же факт отмечен и для млекопитающих Даурской степи (Дубинины, 1951).

9. После депрессии численности обыкновенной полевки в 1955 году отмечено резкое снижение зараженности зверьков. Все полевки, добывавшиеся осенью 1955 года, не имели никаких паразитов и отличались высокой упитанностью. Такое же явление подмечено Свириденко (1950) у обыкновенной полевки и полевки-экономки под Москвой.

10. Высокая степень заражения полевок паразитами внутренних органов ведет к истощению зверьков и снижает интенсивность размножения.

11. Молодые полевки заражены гельминтами значительно менее взрослых зверьков. Заражение молодых полевок происходит при переходе на самостоятельное питание. Прежде всего полевки заражаются теми паразитами, которые развиваются без смены хозяев.

12. Кроме серых полевок нами обнаружены гельминты у лесной мыши *Skrjabinotaenia lobata* (Baer), у полевой мыши — *Nymenolepis fraterna* Stiles, у рыжей полевки — не отмеченные ранее Т. М. Кулаевой *Aprostataandrya caucasica* Kizsch и *Heligmosomoides borealis* Schulz.

ЛИТЕРАТУРА

Ахумян К. С. К изучению фауны цестод грызунов Армении. Матер. по изучению фауны Армянской ССР, вып. II, 1956.

Дубинин В. Б. Колебания численности популяций постоянных наружных паразитов млекопитающих и их причины. Журн. общей биологии, т. XI, № 2, 1950. Паразитофауна грызунов дельты Волги. Паразитол. сб. Зоол. ин-та, т. XV, 1953.

Дубинин В. Б. и Дубинина М. Н. Паразитофауна млекопитающих Даурской степи (к вопросу об изучении факторов колебания численности). Матер. по грызунам. Вып. 4 — Фауна и экология грызунов, 1951.

Высоцкая С. О. Сезонная динамика паразитофауны серой полевки (*Micotis arvalis* Pall.) и обитателей ее гнезд в окрестностях Ленинграда. Тезисы докторской диссертации. Зоолог. ин-т АН СССР, Ленинград, 1948. Сезонные изменения зараженности вшами серой полевки. Паразиолог. сб. Зоолог. ин-та АН СССР, т. XII, 1950.

Иофф И. Г. Блохи Среднего Поволжья. Труды Казан. филиала АН СССР, вып. 3, 1954.

Калантарян Е. В. К фауне паразитических червей грызунов Армении. Труды Троп. ин-та Армении, в. 1, 1924.

Киршенблат Я. Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов. Изд. Ленингр. ун-та, Л., 1938. О возрастных и сезонных изменениях паразитофауны грызунов. Природа, № 5, 1951.

Колпакова С. А. Fauna наружных паразитов водяной полевки, домовой мыши и полевой мыши дельты Волги. Тезисы доклад. 3-й эколог. конференции, ч. 1, Киев, 1954.

Кулаева Т. М. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР. Автограф. ЗИН АН СССР, Ленинград, 1956.

Леонтьев И. Ф. Действие паразитических червей на пищеварительную систему животных и человека. Природа, № 2, 1950.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд. АН СССР, М—Л., 1948.

Олсуфьев Н. Г. О ландшафтных типах туляремийных очагов средней полосы РСФСР. Зоолог. журн. т. XXVI, в. 3, 1947.

Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г. Внутривидовые и межвидовые отношения среди компонентов паразитоценоза кишечника хозяина. Зоол. журн., т. 32, № 2, 1953.

Петров А. М. Глистные болезни пушных зверей. 1941.

Свириденко П. А. Размножение и гибель мышевидных грызунов. Труды по защите растений, IV сер. в. 3, 1934.

Скворцов А. А. К изучению гельминтофауны водяной крысы *Aegialola tesseris* L. Вестн. микроб., эпидемиол. и паразитол., т. 13, в. 4. Саратов, 1934.

Скрябин К. И. и Матевосиян Е. М. Гименолепидиды млекопитающих. Тр. гельминтолог. лаборатории АН СССР, т. 1, М.—Л., 1948.

Спасский А. А. Аноплоцефалы — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии, т. 1, 1951.

Тифлов В. Е. и Усов А. К изучению некоторых грызунов и их эктопаразитов Западно-Казахстанской области. Вестн. микроб., эпидем. и паразит., т. XVII, в. 1—2, 1938.

Тихомирова М. М., Загорская М. В. и Ильин В. В. Грызуны и их блохи степной, переходной и песчаной полосы Ново-Казанского и Сломянинского районов и их роль в эпидемиологии чумы. Вестн. микроб., эпидем. и паразит., XIV, в. 3, Саратов, 1935.

Федорова Г. В., Читова В. А. и Шмелева А. А. К вопросу о характеристике гельминтофауны домашних мышей Северо-Кавказского края и о связи между инвазией гельминтами и инфекцией стрептокками. Вестн. микроб., эпидем. и паразит., т. XII, вып. 3, 1934.

Флегонтова А. А. Материалы к изучению фауны блох и динамики численности преобладающих видов их в центральной части Волжско-Уральских песков. Вестн. микроб., эпидемиол. и паразитол., т. XIX, в. 3—4, 1940.

Curt E. W. Spiegel Lehrbuch der Helminthologie. Berlin, 1932.
Holdenried R., Evans F. C. Longanecker D. S. Host-parasite-disease Relationships in a Mammalian Community in the Central Coast Range of California. Ecological monographs, v. 21, No 1, 1955.

Jouy Ch. Baer J. C. Faune de France. Cestoedae. Paris, 1936.
Kulasiri Ch. Some cestodes of the rat, *Rattus rattus* L., of Ceylon and Their epidemiological significance for man. Parasitology, 44 No 3—4, 1954.

Warrington York M. D., Maplestone P. A. The Nematode Parasites of Vertebrates. London, 1926.

Т. М. КУЛАЕВА.

МАТЕРИАЛЫ К ПАРАЗИТАРНОЙ ФАУНЕ РЫЖИХ ПОЛЕВОК
ТАТАРСКОЙ АССР

Имеющиеся литературные данные о паразитарной фауне рыжих полевок до настоящего времени носили лишь случайный характер. Нам известно только небольшое число работ, где встречаются отдельные указания на наличие у рыжих полевок тех или иных паразитов (Киршенблат, 1938; Тепловы, 1947; Формозов, 1948; Наумов, 1948; Афанасьев и др., 1953; Смирнов, 1955 и др.). Только за последние годы появились работы, где специально рассматривается фауна паразитов рыжих полевок. Так, исследованием гельминтофауны рыжих полевок северных районов лесной зоны посвящена работа Грибовой (1953). В сводном определителе клещей грызунов «Фауны СССР» под редакцией Павловского и Брегетовой (1955) для четырех видов рыжих полевок и их гнезд отмечено 79 видов клещей.

Исследованиями Иоффе (1954), Высоцкой (1953) и некоторых других установлено обитание как на самих зверьках, так и в их убежищах 20 видов блох. Довольно подробный список клещей, вшей и блох, обнаруженных в Германии на рыжих европейских полевках, приводит Moor (E. Mohr 1950).

Учитывая, что рыжие полевки имеют существенное значение в распространении ряда трансмиссивных заболеваний и таких серьезных, как энцефалит, и что по паразитарной фауне рыжих полевок ТАССР нет еще опубликованных работ, мы сочли целесообразным напечатать наши материалы, освещающие фауну паразитов лесных полевок в новой географической точке.

Гельминтофауна рыжих полевок. Сбор материала проводился в Раифском лесу Юдинского района Татарской АССР, где при вскрытии рыжих полевок было обнаружено 4 вида паразитов: *Paraproplocephala omphalodes* (Hermann, 1783), *Hymenolepis fraterna* (Stiles, 1906), *Heligmosomum polygyrum* (Duj, 1845), *Syphacia obvelata* (Rud, 1802).

Кроме того мы использовали результаты вскрытий зверьков из этого же участка леса, проведенных З. И. Забусовой и К. А. Балаховской.

Наиболее обычны у рыжих европейских полевок в ТАССР *Heligmosomum polygyrum* и *Syphacia obvelata*. Первый встречается у полевок большую часть года. В период максимальной зараженности — в осенний и зимний сезоны полевки инвазированы этим паразитом на 70—80 %. По данным Киршенблата (1938), *Heligmosomum polygyrum* широко распространено в лесной зоне и встречается у разных видов грызунов. Степень инвазии этим паразитом возрастает по мере повышения в рационе полевок сочных зеленых кормов.

Syphacia obvelata встречается значительно реже. Максимальная за-

Таблица 1

Видовой состав клещей с рыжих европейских полевок из Татарской АССР

| | Раифский лес (12 данных) | Сараловский лес (51 данное) | Пойма Волги (38 данное) | Всего (101 данное) | |
|-------------------------------------|--------------------------|-----------------------------|-------------------------|----------------------------|--------------|
| кол-во зараженных зверьков | % зараженных | кол-во зараженных зверьков | % зараженных | кол-во зараженных зверьков | % зараженных |
| Краснотелковые—Trombeae | | | | | |
| Turk. | | | | | |
| Trombicula zachvatkini Scnl. | — | 28 | 54,9 | 32 | 84,2 |
| Гамазовые—Gamasoidea | | | | | |
| Reuter | | | | | |
| Poecilochirus necrophori Vitzt. | 3 | 25,0 | 5 | 9,8 | — |
| Cyrtolaelaps sp. | — | — | 1 | 1,9 | — |
| Haemogamasus nidi Mich. | 7 | 58,3 | 3 | 5,8 | 3 |
| Eiphis sp. | — | — | 1 | 1,9 | — |
| Haemolaelaps glasgoi (Ewing) | 4 | 33,3 | 1 | 1,9 | 2 |
| Eulaelaps stabularis (Koch) | 1 | 8,3 | 4 | 7,8 | 1 |
| La elaps agilis Koch. | — | — | 1 | 1,9 | — |
| La elaps pavlovskii Zachv. | — | — | — | — | 1 |
| Hi stitionyssus isabellinus (Oudm.) | 1 | 8,3 | 1 | 1,9 | — |
| Hi stitionyssus musculi (Lohn) | — | — | 2 | 3,9 | — |
| Иксодовые—Ixodidae | | | | | |
| Ixodes trianguliceps Bir. | — | — | 8 | 15,7 | — |
| Ixodes ricinus L. | — | — | 2 | 3,9 | — |
| Ixodes persulcatus Sch. | 1 | 8,3 | — | — | 1 |

Haemolaelaps glasgoi, не менее широко распространена на территории СССР, однако, в наших сборах из Татарской АССР он малочислен.

В лесных биотопах Татарской АССР нередки также Eulaelaps stabularis и Laelaps agilis, хотя последний специфичен для лесных и желтогорлых мышей, и встречи его на рыжих полевках правильнее будет считать лишь случайными.

Из иксодовых более обычен Ixodes trianguliceps.

Следует отметить, что зараженность зверьков, обитающих в пойме, почти в 3 раза меньше, чем в материковом лесу (табл. 2).

Таблица 2

Зараженность рыжих европейских полевок клещами
в заливающем и незаливающем участках

| Место исследования | Среднее количество рыжих полевок на 100 лоп/суток | Всего исследовано зверьков | | Незараженных | Зараженных | % зараженности |
|--------------------|---|----------------------------|----------------------|--------------|------------|----------------|
| | | Всего | исследовано зверьков | | | |
| Сараловский лес | 17,1 | 253 | 149 | 104 | 34 | 41,1 |
| Пойма Волги | 6,9 | 229 | 195 | — | — | 14,4 |

При ежегодных разливах реки большая часть поймы уходит под воду, благодаря чему происходит как бы естественная очистка значительной площади от паразитов. Так, после спада воды в июне и июле в пойме наблюдается очень низкая зараженность полевок эктопаразитами.

Основными рассадниками эктопаразитов являются норы и, особенно, подстилка нор. В апреле и мае все перезимовавшие зверьки являются носителями блох, клещей или вшей (табл. 3).

раженность рыжих европейских полевок в Раифском лесу отмечена в мае и охватывает около 20% популяции. *S. obvelata*, как пишет Дубинин (1950), принадлежит к обычным и широко распространенным червям грызунов, паразитирующими в слепой кишке.

Высокая зараженность рыжих полевок гельминтами отмечена нами в позднеосенние и зимние месяцы, в период более продолжительного пребывания зверьков в норах, что приводит к значительному засорению последних и, безусловно, способствует росту зараженности полевок. К аналогичным результатам пришла Грибова (1953) при исследовании гельминтофауны рыжих европейских полевок в Конюшском районе Архангельской области и в Харовском районе Вологодской области. Наибольшая зараженность рыжих полевок в лесах этих двух областей так же приходится на октябрь, ноябрь и декабрь. Однако, здесь наиболее часто встречалась *Heligmosomum borealis* (Schulz, 1930), обнаруженная у 91% зверьков, и *Dicranotaenia procera* (Janicki, 1904), найденная у 34% полевок. В Татарской АССР эти виды паразитов пока не найдены.

Рыжим полевкам, питающимся растительными кормами, более свойственны гельминты с прямым циклом развития, без промежуточного хозяина — как нематоды. Трематоды и цестоды, цикл развития которых протекает с одним или двумя промежуточными хозяевами, встречаются реже.

Степень зараженности рыжих полевок гельминтами не одинакова в разные годы. Одним из важных факторов, влияющих на увеличение количества инвазированных зверьков, является численность их в природе (Киршенблат, 1938; Наумов, 1948; Дубинины, 1951; и др.). Так, в годы малой и средней численности мышевидных грызунов в Татарской АССР (1947, 1948 и 1949) из вскрытых 99 рыжих полевок 70 оказались зараженными (70,7%). В 1952 г., в год большой численности мышевидных грызунов, зараженность повысилась до 84%, причем наибольшая зараженность отмечена среди взрослых зверьков (85,7%). Молодые же, как правило, инвазированы несколько меньше.

Более 90% всех паразитов было обнаружено в тонком отделе кишечника. Значительно реже встречаются паразиты в слепом отростке, толстой кишке, желудке, печени и других органах.

Фауна эктопаразитов рыжих полевок. Учитывая большое значение эктопаразитов в переносе трансмиссивных заболеваний, нами было обращено особое внимание на зараженность зверьков клещами, вшами, блохами.

Клещи. Зараженность рыжих полевок этой группой паразитов в Татарской АССР чрезвычайно велика. Трудно найти взрослого зверька, не имеющего клещей.

В Татарской АССР на рыжих полевках обнаружено 14 видов клещей: краснотелковых — 1, гамазовых — 10, иксодовых — 3 (табл. 1).

Как видно из таблицы, видовой состав клещей в материковом лесу значительно богаче, чем в лесных биотопах поймы. В тех и других угодьях наиболее многочисленна краснотелка *Trombicula zachvatkini* Schiб, которая обнаружена также на большинстве других грызунов: на всех видах мышей, лесной мышовке и серых полевках. Около 60% просмотренных нами рыжих полевок оказались носителями этого клеща.

Из гамазовых клещей многочислен *Haemogamasus nidi*, который встречается в гнездах многих грызунов и на их обитателях — рыжей, красной, обыкновенной, водяной и других полевках, на пасюке, домовой, лесной, желтогорлой и других мышах, обыкновенном хомяке, а также на таких млекопитающих, как крот, ласка, и даже в гнездах птиц.

Значительное количество *Poecilochirus necrophori*, обнаруженное на рыжих полевках, несомненно, связано с частым посещением ловушек жуками рода *Necrophorus* — основными носителями этих клещей.

Таблица 3
Заряженность рыжих европейских полевок клещами в Сараловском лесу и в пойме р. Волги по месяцам 1952 г.

| | Апрель | | Май | | Июнь | | Июль | | Август | | | |
|-----------------|--------|------|--------|--------|------|--------|--------|------|--------|--------|------|--------|
| | незар. | зар. | % зар. |
| Сараловский лес | — | 4 | 100 | 11 | 64 | 85,3 | 33 | 48 | 35,3 | 70 | 6 | 7,8 |
| Пойма р. Волги | — | 1 | 100 | — | 5 | 100 | 32 | 4 | 11,1 | 74 | 1 | 1,3 |

С конца мая, с момента появления молодняка процент полевок паразитоносителей начинает несколько снижаться. В июле и августе наблюдается период минимальной численности зараженных зверьков. В этот период большая часть популяции рыжих полевок состоит из молодых зверьков, которые обычно занимают новые убежища. Незначительное же количество сохранившихся к этому времени перезимовавших зверьков заражены на 100 %. К осени зараженность среди рыжих полевок опять сильно возрастает. У всех 22 полевок, отловленных в октябре месяце в пойме р. Волги обнаружены эктопаразиты.

Заканчивая обзор следует отметить, что наиболее полный в настоящее время список клещей этих грызунов в СССР опубликован в сводной работе «Клещи фауны грызунов СССР», вышедшей под редакцией Павловского и Брегетовой (1955).

Надо также отметить, что серьезное исследование фауны клещей проведено в Германии Moor (1950), где было выявлено на рыжих полевках 42 вида этих паразитов, из которых только незначительная часть общая с Советским Союзом.

Блохи. У рыжих европейских полевок Среднего Поволжья, по данным Иоффе (1954) и Высоцкой (in litt.), куда вошли также и наши материалы из Раифского и Сараловского лесов, из поймы Волги и пизовий Камы, встречается 12 видов блох. Десять из них распространены в Татарской АССР (табл. 4). Чаще других встречаются здесь *Ctenophthalmus incinatus* и *Ceratophyllus penicilliger*. Несколько южнее, в Жигу-

Таблица 4
Виды блох, паразитирующих на рыжих европейских полевках
в Среднем Поволжье

| Виды блох | Место сбора | | | | Количество блох | |
|--|--------------|-----------------|------------|---------|-----------------|------|
| | Раифский лес | Сараловский лес | Пойма Камы | Жигулев | абсолютное | в % |
| <i>Ceratophyllus sciurorum</i> Schr. | | | | | 1 | 0,3 |
| <i>Ceratophyllus penicilliger</i> Ioff. | +++ | ++ | ++ | +++ | 79 | 22,1 |
| <i>Ceratophyllus walkeri</i> Roths. | | | | | 5 | 1,5 |
| <i>Ceratophyllus turbidus</i> Roths. | ++ | + | + | ++ | 33 | 9,2 |
| <i>Ceratophyllus rectangulatus</i> Walgr. | + | + | + | + | 13 | 3,6 |
| <i>Leptopsylla bidentata</i> K. | | | | | 5 | 1,5 |
| <i>Leptopsylla silvatica</i> M. | | | | | 3 | 0,8 |
| <i>Ctenophthalmus agyrtes</i> Hell. | ++ | +++ | +++ | | 28 | 7,8 |
| <i>Ctenophthalmus incinatus</i> Magn. | +++ | +++ | +++ | | 140 | 39,2 |
| <i>Ctenophthalmus wagneri</i> Tifl. | + | + | + | +++ | 34 | 9,5 |
| <i>Palaeopsylla sorecis</i> Dale. | + | + | + | + | 4 | 1,1 |
| <i>Rhadinopsylla integella casta</i> lord. | + | | | | 12 | 3,4 |

Условные обозначения: +++ много
++ среднее
+ мало

лях многочисленна также *Ctenophthalmus wagneri*. Севернее же, в Шарьинском районе Костромской области более обычна на рыжих европейских и красных полевках *Leptopsylla bidentata* (Формозов, 1948).

Ctenophthalmus incinatus широко распространена на лесных полевках лесной зоны СССР (Иоффе, 1954). В Татарской АССР она обычна на рыжих европейских и на красных полевках и встречается почти одинаково часто как в лесу, так и в пойме. В наших сборах этот вид составляет около 40 % общего количества экземпляров.

Ceratophyllus penicilliger паразитирует на многих видах полевок, обитающих в лесах и лугах. В Татарской АССР 87,5% этих блох было добыто на рыжих европейских полевках из сплошных лесных массивов и только 12,5 % приходится на лесные биотопы поймы.

Одна из самых крупных и широкораспространенных блох, обычно паразитирующих на полевках, кротах и в подстилке их гнезд, — *Hystrichopsylla talpae* найдена на рыжих европейских полевках в Ленинградской области (Высоцкая и Сазонова, 1953) и в Германии (Moor, 1950), а также обнаружена на красных полевках в Печорском крае (Тепловы, 1947). Отсутствие этого вида на лесных полевках Татарской АССР объясняется, видимо, еще слабой изученностью паразитофауны рыжих полевок этой полосы.

Paiaeopsylla sorecis и *Doratopsylla dasycnemus* обычно паразитируют на землеройках, а нахождение их на рыжих полевках чисто случайное, что, возможно, связано с пользованием общими подземными ходами. Так же редка *Ceratophyllus garei*, обитающая в птичьих гнездах, которые, видимо, посещаются рыжими полевками.

Безусловно, приведенный нами список блох рыжих полевок далеко не исчерпывающий и будет значительно пополнен дальнейшими исследованиями. Достаточно указать, что на территории Германии (Moor, 1950)

Таблица 5

Список блох, паразитирующих на разных видах рыжих полевок СССР
(по данным Тепловых, 1947; Васильева, 1949; Высоцкой, 1953;
Афанасьева, 1953; Иоффе, 1954; и нашим)

| Виды блох | Полевки | | | |
|---|---------|---------|--------------|--------------|
| | Рыжая | Красная | Тиньпан-ская | Красно-серая |
| <i>Ceratophyllus sciurorum</i> Schr. | + | + | + | + |
| <i>Ceratophyllus penicilliger</i> Dr. | +++ | ++ | + | + |
| <i>Ceratophyllus walkeri</i> Roths. | ++ | ++ | ++ | + |
| <i>Ceratophyllus turbidus</i> Roths. | ++ | ++ | ++ | + |
| <i>Ceratophyllus rectangulatus</i> Walgr. | ++ | ++ | ++ | + |
| <i>Ceratophyllus garei</i> Roths. | ++ | ++ | ++ | + |
| <i>Ceratophyllus caspius</i> Tifl. | + | + | + | + |
| <i>Ceratophyllus fasciatus</i> Bosc. | + | + | + | + |
| <i>Frontopsylla orriata</i> Tifl. | + | + | + | + |
| <i>Amphipsylla kuznetzovi</i> Wagn. | + | + | + | + |
| <i>Amphipsylla primaris</i> Jord. et Roths. | + | + | + | + |
| <i>Leptopsylla bidentata</i> Kol. | + | + | + | + |
| <i>Leptopsylla silvatica</i> Mein. | + | + | + | + |
| <i>Ctenophthalmus agyrtes</i> Hell. | + | + | + | + |
| <i>Ctenophthalmus incinatus</i> Wagn. | + | + | + | + |
| <i>Ctenophthalmus wagneri</i> Tifl. | + | + | + | + |
| <i>Ctenophthalmus assimilis</i> Tasch. | + | + | + | + |
| <i>Palaeopsylla sorecis</i> Dale. | + | + | + | + |
| <i>Doratopsylla dasycnemus</i> Roths. | + | + | + | + |
| <i>Rhadinopsylla integella casta</i> lord. | + | + | + | + |
| <i>Catallagia</i> sp. | + | + | + | + |
| <i>Hystrichopsylla taipae</i> Curt. | + | + | + | + |
| <i>Stenoponia suknewi</i> . | + | + | + | + |

у рыжей европейской полевки обнаружено 19 видов блох, среди которых только 8 видов являются общими с нашими.

В ши. Зараженность рыжих полевок виами весьма незначительна. В многочисленных сборах из Татарской АССР, обнаружен только один вид — *Hoplopleura acanthorpus* Wigm. Этот же вид найден на рыжих европейских полевках в Печорско-Быльческом заповеднике (Тепловы, 1947). На рыжих полевках в Германии кроме *H. acanthorpus* отмечена *Polyplax spec.* (Моор, 1950).

Заканчивая сообщение, считаем необходимым отметить довольно частую встречаемость зверьков, имеющих сильно увеличенную селезенку. Особенно много рыжих полевок с увеличенной селезенкой добыто летом 1952 г. в Сараловском лесу, где из 484 исследованных зверьков 140 имели такую селезенку. Если вес нормальной селезенки изменяется от 0,07 до 0,21 г, то большая селезенка у отдельных экземпляров полевок достигает 2,20 г. Видимо, в этом участке имеется какое-то очаговое заболевание. Попытки диагностировать его, предпринятые микробиологами Б. Л. Мазур и Ш. М. Абдуллиным, не дали положительных результатов.

В заключении приношу глубокую благодарность Д. И. Благовещенскому, Н. Г. Брегетовой, С. О. Высоцкой, М. Н. Дубининой, И. Д. Иоффе, А. Б. Лайге и Н. А. Филипповой обеспечившим определение паразитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н., Слудский А. А., Страутман Е. И. Звери Казахстана. Академия наук Каз. ССР, 1953.
Брегетова Н. Г. Гамазовые клещи (Краткий определитель). Изд. АН СССР, 1956.
- Васильев В. В. Паразитофауна грызунов и насекомоядных из окрестностей Ленинграда. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, сер. биол., в. 19, 1949.
- Высоцкая С. О. и Сazonova O. N. Блохи фауны Ленинградской области. Паразитолог. сбони. Зоолог. ин-та АН СССР, Л., 1953.
- Грибова З. А. Материалы по гельминтофагии рыжей полевки на севере лесной зоны. Вопросы биологии пушни, зверей, в. XIII, Москва, 1953.
- Дубинин В. Б. и М. Н. Паразитофауна млекопитающих Даурской степи. Матер. к позн. фауны и флоры СССР. Изд. МОИП, отд. зоол., 22. Материалы по грызунам, 4, 1951.
- Дубинин В. Б. Паразитофауна мышевидных грызунов и ее изменения в дельте Волги. Паразитологич. сбони. Зоологич. ин-та АН СССР, т. 15, 1953.
- Иофф И. Г. Блохи Среднего Поволжья. Тр. Казан. филиала АН СССР, сер. биол. наук, в. 3, 1954.
- Киршеблат Я. Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов. 1938.
- Клещи грызунов фауны СССР. Под редакцией Е. Н. Павловского и Н. Г. Брегетовой. Зоологич. институт АН СССР, 1950.
- Кулаева Т. М. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР, Автографат. Зоолог. институт АН СССР, Ленинград, 1956.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Академия наук СССР, 1948.
- Теплов В. П. и Теплова Е. Н. Млекопитающие Печорско-Быльческого заповедника. Тр. Печорско-Быльческого гос. заповедника, в. V, 1947.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. Фауна и Экология. грызунов, вып. 3, изд. МОИП, 1948.
- Моор Е. Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Berlin, 1950.

М. М. АЛЕЙНИКОВА и В. В. ИЗОСИМОВ

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (LUMBRICIDAE) ТАТАРСКОЙ АССР

Введение

Среди беспозвоночных, обитающих в почве, дождевые черви занимают особое место, так как им принадлежит ведущая роль в почвообразовательном процессе.

Почвообразовательная деятельность червей зависит от особенностей их видового состава и численности, а также от типов и разновидностей почв. Отсюда — ясна необходимость детального изучения фауны дождевых червей, их численности и распространения в различных почвенно-климатических зонах.

В Татарской АССР, до последнего времени имелись только отрывочные сведения, касающиеся видового состава дождевых червей (Светлов, 1937). Начиная с 1953 г., в связи с проведением Биологическим институтом КФАН СССР большой комплексной работы по изучению почвенной фауны полевых земель, появляются статьи, в которых приводятся данные о численности и распространении дождевых червей на территории Татарской АССР (Алейникова, 1953; Алейникова и Утробина, 1953; Алейникова и Изотова, 1956; Алейникова, Изотова, Утробина, 1956). В 1954 г. Изосимовым сообщаются некоторые данные о видовом составе люмбринид в пойме Волги в пределах ТАССР.

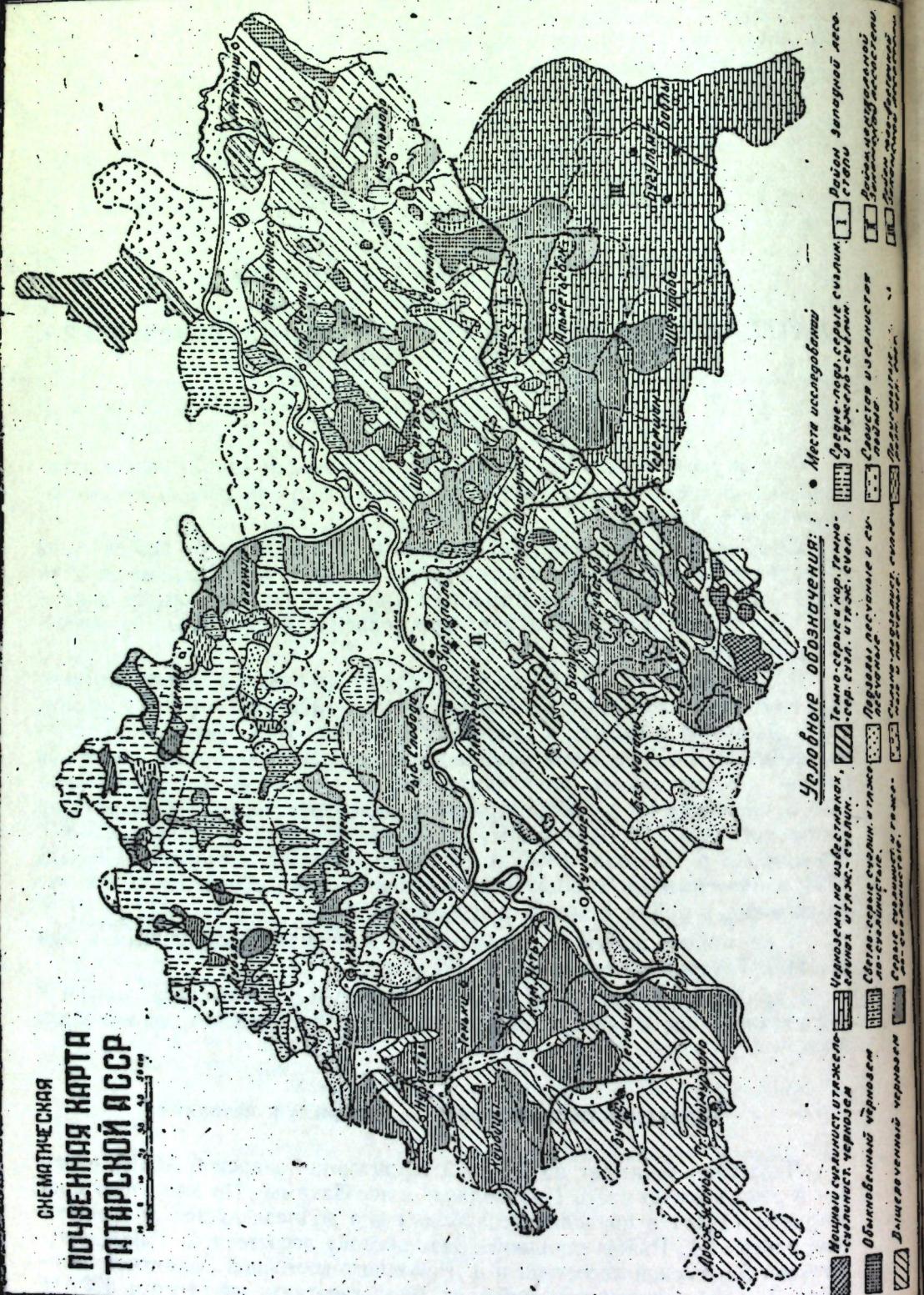
В настоящее время мы располагаем материалом, собранным в 6-ти районах Татарии в период 1949—1956 гг.

В прилагаемой статье использованы данные, относящиеся только к лесостепной части республики, к зоне распространения черноземных почв.

Характеристика мест работы, материал и методика

Лесостепь занимает до 2/3 всей территории Татарской АССР, включая в себя южную часть Предволгья и все Закамье. По классификации Маркова (1948) в пределах республики она подразделяется на следующие районы: 1. Район западной (Заволжской) лесостепи, 2. Район центральной Закамской лесостепи и 3. Район юго-восточной Закамской лесостепи. Во всех указанных районах Биологическим институтом КФАН СССР проведены исследования почвенной фауны беспозвоночных (см. рис. 1).

**СХЕМАТИЧЕСКАЯ
ПОЧВЕННАЯ КАРТА
ТОЛТАРСКОЙ АССР**



1. Район западной лесостепи¹ занимает левобережную часть среднего течения реки Свияги и характеризуется сильно сглаженным рельефом. Распаханность земель составляет 86%, лесистость — наименьшая в Татарии, 6,5%. Почвенный покров почти исключительно черноземный, на 76% он состоит из выщелоченных и на 5% из обыкновенных черноземов. Выщелоченные черноземы, залегающие на юрских глинах и делювиальных суглинках, обладают мощным перегнойным слоем. По характеру травянистой растительности район относится к типчаково-злаковой степи.

Исследования почвенной фауны проведены в безлесной части Буминского и Буденовского районов (в окрестностях с. Н. Наратбаш, в 5-ти км. на северо-восток от г. Буминска и с Новоселки в 13-ти км. на юг от с. Старое Шаймурзино, на границе с Ульяновской областью).

2. Район центральной Закамской лесостепи занимает территорию, расположенную западнее долины реки Шешмы в Закамской части Татарской АССР. Характер природных условий в этом обширном районе не одинаков. Северная часть района, в которой проведены исследования почвенной фауны, представляет собой волнистую степную равнину. Почвенный покров на 75% площади черноземный. Преобладают выщелоченные черноземы глинистого или тяжело-суглинистого механического состава, которые составляют 55% всех черноземных почв. Обыкновенные черноземы составляют 18,1%. Характерной особенностью черноземных почв центральной Закамской лесостепи является большая мощность гумусового горизонта, достигающая 120 см. По характеру травянистой растительности район относится к типу разнотравно-злаковой степи.

Почвенная фауна исследована нами в Чистопольском районе, расположенным на самом севере центральной Закамской лесостепи. Лесистость района — 8 %. Леса преимущественно дубово-липовые, колкового типа. Район богат пойменными угодьями.

Основные исследования почвенной фауны проведены в окрестностях селений: Ст. Иванаево, Змиево и М. Толкиш.

3. Район юго-восточной Закамской лесостепи занимает территорию Бугульминской возвышенности, сильно расчлененную долинами рек, вследствие чего, здесь образовался сложный рельеф с отрогами и оврагами.

Район является самым повышенным на территории Татарской АССР, средняя высота более 200 метров. Распаханность территории — 67%, лесистость наибольшая в республике: 17—20%. Почвы на 87% черноземные, преобладают обыкновенные глинистые и тяжело-суглинистые черноземы на элювиальных пермских глинах и суглинках. Широко распространены черноземы карбонатные на известняках и мергелях. Растительность района имеет резко выраженный степной характер. Климат этого района отличается засушливостью, температуры воздуха в течение вегетационного периода и годовая более низкие по сравнению с вышеописанными лесостепными районами Татарии. Исследования почвенной фауны проводились в Бугульминском районе, в окрестностях селений: Бакирово, Сула и Александровка.

При изучении почвенной фауны беспозвоночных (мезофауны) мы пользовались методом почвенно-энтомологических раскопок на площадках, размером 50×50 см., на глубину до 40—50 см.

Почва вынималась лопатой и разбиралась ручным способом, не со

¹ Для описания районов лесостепи, кроме вышеуказанной работы М. В. Смирнова, использованы «Очерки по географии Татарии (1957) и приложение к «системе агротехнических, зоотехнических и организационных мероприятий в колхозах Татарской АССР» (агропочвенные районы и краткая их характеристика, проект 1957). 145

Таблица 1

Соотношение отдельных групп почвенной мезофауны в различных биотопах центральной Закамской лесостепи
(Чистопольский район Татарской АССР)

| № п/п | Биотопы | Обследовано по участкам | Взято проб. | Собрano беспозво- ночных | Соотношение в % | | | | | |
|----------|--|----------------------------|-------------|--------------------------------|-----------------|--------------------|-----------------|----------------|-----------------|---------------|
| | | | | | насеко- мых | клещей и пауков | много- пожек | энхи- треид | домбрин- цид | мерин- тид |
| 1 | Осинник кленовый III класса | 1 | 8 | 473 | 71,2 | 0,2 | 1,1 | 1,9 | 25,6 | — |
| 2 | Дубняки липовые I и II классов | 3 | 90 | 2402 | 46,0 | 2,6 | 16,0 | 6,0 | 28,9 | 0,5 |
| 3 | Полезащитные лесные полосы 14—16 лет | 7 | 200 | 4525 | 56,1 | 1,0 | 10,2 | 12,7 | 20,0 | — |
| 4 | Полезащитные лесные полосы 2—4 лет | 8 | 136 | 2954 | 71,9 | 6,5 | 8,4 | 7,6 | 5,2 | 0,4 |
| 5 | Зерновые злаки | 8 | 309 | 3505 | 67,2 | 3,1 | 15,7 | 12,8 | 3,2 | — |
| 6 | Травы | 2 | 51 | 260 | 74,6 | 1,4 | 14,1 | 4,2 | 5,7 | — |
| 7 | Пропашные | 3 | 32 | 459 | 51,3 | 2,4 | 10,0 | 1,3 | 5,0 | — |
| 8 | Пар | 1 | 25 | 480 | 56,0 | 0,8 | 9,1 | 28,7 | 5,4 | — |
| 9 | Луга поевые | 4 | 32 | 584 | 35,6 | 0,3 | 10,1 | 3,3 | 50,5 | 0,2 |
| 10 | Смешанные лиственные насаждения на гравиях | 5 | 40 | 850 | 35,8 | 0,9 | 8,0 | 1,0 | 52,7 | 1,1 |
| 11 | Дубняк пойменный | 1 | 8 | 229 | 29,6 | 4,8 | 14,0 | 0,9 | 49,8 | 0,9 |

Фауна дождевых червей Татарской АССР по имеющимся литературным данным характеризуется следующим видовым составом:

1. *Eiseniella tetraedra* (Savigny), f. *typica*.
Пойма Волги у д. Саралы, Лайшевский р-н (Изосимов, 1954).
 2. *Eisenia rosea* (Savigny).
Раифский лес, под Казанью (Светлов, 1937). Посевы сельскохозяйственных культур, искусственные и естественные лесные насаждения в Чистопольском районе (Алейникова, 1953). Пойма Волги у д. Саралы, Лайшевский район (Изосимов, 1954).
 3. *Eisenia foetida* (Savigny).
Правый берег Волги у с. Набережные Моркваша среди навоза. (Изосимов, 1954).
 4. *Eisenia nordenskioldi* (Eisen).
Раифский лес; колхозные поля деревни Шешминки Бугульминского района (Светлов, 1937). Поля, искусственные и естественные лесные насаждения в Чистопольском районе (Алейникова, 1953). Пойма Волги у д. Саралы, Лайшевский район. Правый берег Волги у с. Набережные Моркваша среди навоза (Изосимов, 1954).
 5. *Allolobophora caliginosa* f. *typica* (Savigny).
Пойма Волги у д. Саралы, Лайшевский район (Изосимов, 1954).
 6. *Dendrobaena octaedra* (Savigny).
Во всех типах леса в Раифе (Светлов, 1937). В дубняках и осинниках Чистопольского района (Алейникова, 1953).
 7. *Bimastus constrictus* (Rosa).
Раифский лес (Светлов, 1937).
 8. *Octolosium lacteum* (Örley).
В искусственных и естественных лесонасаждениях Чистопольского района (Алейникова, 1953).
- В центральной Закамской лесостепи, в добавление к ранее найденным (Алейникова, 1953), нами обнаружено еще 2 широко распространенных вида:

¹ Первое указание на нахождение *E. nordenskioldi*, в пределах ТАССР имеется в работе Н. Ливапова «Пограничные образования *Polyshaeta*», Тр. Общества естествоиспытателей при Казанском университете, т. XLVI, вып. 2, 1914.

средственно, на месте раскопок, по слоям 10-ти сантиметров толщиной. Число проб, взятых на одном участке при каждом обследовании было не менее 8-ми. Одновременно с раскопками, в ряде случаев, проводились определения влажности почвы и измерялась ее температура по слоям. Часть материала собрана из ловчих канавок, которыми мы пользовались для отлова жуков в тех же биотопах. В зависимости от ставившихся в разные годы исследований задач, различные районы лесостепи и биотопы изучены нами в отношении почвенной фауны чеодинаково.

В 1950—1952 г.г. специально изучалась почвенная фауна полезащитных насаждений и прилегающих к ним полей. Поэтому во всех районах лесостепи наиболее полно изученными оказались полевые угодья. В 1953 г. — изучалась почвенная фауна берегов и ложа будущего «Волжско-Камского моря» в районе г. Чистополя. Почвенные пробы брались по профилю, идущему от берега Камы и пересекающему пойму и надлуговую террасу у с. Змиево. Таким образом, вообще, наиболее полно изучены районы центральной Закамской лесостепи, в котором исследования проводились в 1951, 1952, 1953 и 1956 г.г. Почвенно-эктомологические раскопки проведены во всех типичных биотопах этого района: лесных насаждениях различного типа и возраста, в лугах, под посевами различных сельскохозяйственных культур. Всего взято 931 проба и собрано 3356 экз. люмбрицид. В западной лесостепи (Бунинский и Буденовский районы) исследования проводились в 1950 г. взято 194 пробы и собрано 144 экз. червей. В юго-восточной Закамской лесостепи (Бугульминский район) исследования почвенной фауны проведены в 1951 и (в небольшом объеме) в 1956 г., взято 114 проб и собрано 139 экз. червей.

Общее количество почвенных проб, взятых в зоне лесостепи — 1239, собрано и определено 3609 экземпляров люмбрицид.

Деятельное участие в сборе материала принимала Н. М. Утробина. Определение дождевых червей проведено профессором В. В. Изосимовым.

II. Результаты исследований

Дождевые черви распространены в Татарской АССР повсеместно и населяют здесь различные почвы (Алейникова, 1953; Алейникова и Утробина, 1953), однако численность их в зависимости от мест обитания резко меняется.

В таблице 1 приведены данные о процентном соотношении отдельных групп почвенной фауны в различных биотопах центральной Закамской лесостепи (Чистопольский район, выщелоченные черноземы тяжелого механического состава). Цифры таблицы показывают, что дождевые черви обнаружены во всех обследованных биотопах. В наименьшем количестве они встречены под посевами сельскохозяйственных культур: 3,2—5,4% всех беспозвоночных, обитающих в почве, тем не менее и здесь люмбрициды являются постоянным компонентом почвенной фауны¹. Под пологом искусственных (15—16-ти летнего возраста) и естественных лесонасаждений надлуговой террасы Камы, дождевые черви занимают второе, после насекомых, место, составляя от 20 до 30% всех почвообитающих беспозвоночных. Наконец, в пойме как в лугах, так и в лесонасаждениях на гравиях, дождевые черви занимают ведущее положение 50—52% всего комплекса почвенной фауны.

¹ Мы еще раз подчеркиваем, что речь идет о так называемой мезофауне, т. е. о беспозвоночных, которые видны невооруженным глазом и свободно могут быть выбраны из почвы руками. Поэтому наши учеты численности — таких мелких объектов как например, энхиатриды и клещи являются сугубо относительными.

ненных вида люмбрицид: *Allolobophora longa* Ude и *Lumbricus rubellus* Hoffm.

Таким образом, фауна дождевых червей лесостепной части Татарии, по нашим исследованиям, характеризуется 7-ю следующими видами: *Eisenia rosea*, *E. nordenskiöldi*, *Allolobophora caliginosa* f. *typica*, *A. longa*, *Dendrobaena octaedra*, *Octolasmium lacteum* и *Lumbricus rulellus* (роды *Allolobophora* и *Lumbricus*, обозначенные как «ближе неопределенные», судя по их местообитаниям, вероятно, должны быть отнесены к *A. longa* и *L. rubellus*).²

Сравнивая фауну дождевых червей Татарской АССР, с таковой других областей средней полосы СССР, например, Московской, (Малевич, 1941, 1956), Ивановской (Балуев, 1950), Воронежской (Петров, 1945, 1947), следует отметить, что здесь найден тот же, но несколько обедненный комплекс широкораспространенных европейских видов. Однако, наряду с этим, на территории республики широкое распространение имеет *E. nordenskiöldi* — вид сибирского происхождения в указанных областях, за исключением Воронежской, не обнаруженный.

Из таблиц 2, 3, 4¹ в которых представлены видовой состав и численность дождевых червей в различных районах лесостепи в пределах Татарской АССР, можно установить и другую характерную особенность — чрезвычайно незначительное распространение *A. caliginosa* f. *typica*, которая обнаружена всего в 2-х участках только в районе центральной Закамской лесостепи. Указанный вид доминирует в фауне дождевых червей Московской, Ивановской и Костромской областей; а в соседней с Татарской, Чувашской республике по данным Светлова (1937) «на возделанных полях оказался единственным постоянно присутствующим представителем люмбрицид».

Рассматривая таблицы 2, 3, 4 сопоставим прежде всего видовой состав дождевых червей для полевых биотопов, так как в районах западной и юго-восточной Закамской лесостепи обследовались только посевы сельскохозяйственных культур и полезащитные полосы. Интересно, прежде всего, отметить разницу в распространении основных видов дождевых червей в различных районах лесостепи. В центральной Закамской лесостепи под посевами сельскохозяйственных культур и в полезащитных лесных насаждениях первое место по численности среди люмбрицид занимает *E. rosea*, второе — *E. nordenskiöldi*. По мере продвижения к западу значение *E. rosea* возрастает, к востоку — падает. Так, в районе западной лесостепи из 144 червей, найденных в 194 пробах, 141 экз. относились к *E. rosea* и только 3 — к *E. nordenskiöldi*, тогда как в юго-восточной Закамской лесостепи из 139 червей, собранных из 114 проб, ни одного экземпляра *E. rosea* не оказалось. Светлов (1937) на колхозных полях деревни Шешминки возле Бугульмы отмечает из дождевых червей так же только *E. nordenskiöldi*. Очевидно, только последний вид, отличающийся большей экологической пластичностью, по сравнению с *E. rosea*, приспособился к обитанию и широко распространился в юго-восточной лесостепи Татарии, характеризующейся, по сравнению с другими районами лесостепи, значительно большими колебаниями влажности и температуры.

На рисунке 2 представлено размещение дождевых червей по биотопам в районе центральной Закамской лесостепи, наиболее детально нами изученном. Полученные материалы показывают, что в почве всех обсле-

¹ В таблицы включены данные о численности дождевых червей и из ранее опубликованных работ (Алейникова, 1953; Алейникова и Утробина, 1953).

² При обследовании мощных черноземов Куйбышевского района, так же входящего в зону Западного Закамья, в 1957 г. найдены еще: *Eisenia foetida* (Sav.), *Eisenieilla tetraedra* (Sav.) и *Lumbricus terrestris* L. (Алейникова и Изосимов, тезисы докладов Всесоюзного совещания по почвенной зоологии, 1958).

Таблица 2

Заселенность почв дождевыми червями и видовой их состав в различных биотопах

Центральная Закамская лесостепь (Чистопольский район)

| Биотопы | Характеристика почвы | Собрано | Количество на 1 кв. м | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|-------------------------|---------|-----------------------|---|-----|------|------|-----|---|---|---|-----|-----|-----|----|-----|-----|----|----|------|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
| I. с. Старое-Иваново | | | | | | | | | | | | | | | | — | | | | |
| 1. Дубник липовый II класса | 1951 г. 16/V и 8/IX | 18 | 128 | 8 | 136 | 14.6 | 10.2 | — | — | — | — | — | — | — | — | 3.1 | 0.5 | — | — | 28.3 |
| 2. Полезащитная полоса с дубом, 15 лет | 1951 г. 14/VII-11/IX | 48 | 106 | 6 | 112 | 3.3 | 0.04 | — | — | — | — | 1.0 | — | 0.1 | — | — | — | — | — | 4.4 |
| 3. Тоже, с вязом | 1951 г. 11/IX | 8 | 2 | — | 2 | 0.5 | — | — | — | — | — | — | — | 0.5 | — | — | — | — | — | 1.0 |
| 4. Придорожная лесная полоса с бересой, 15 лет | 1951 г. 10/VII | 16 | 70 | — | — | 15.7 | — | — | — | — | — | 1.0 | 0.5 | — | — | — | — | — | — | 17.5 |
| 5. Полезащитная полоса с ясенем, двух лет | 1951 г. 20/IX | 8 | 9 | — | — | 9 | 2.5 | 2.0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4.5 |
| 6. То же, гиациновой полосы луба | 1951 г. 16/IX | 8 | 3 | — | 3 | 1.5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1.5 |
| 7. Посевы озимой ржи (2-го года жизни) | 1951 г. 10/V, 11/IX | 100 | 28 | 1 | 29 | 0.8 | 0.3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1.14 |
| 8. Посевы люцерны | 1951 г. 21/V | 16 | 9 | — | 9 | 1.2 | 1.0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2.2 |

| | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | 11. | 12. | 13. | 14. | 15. | 16. | 17. | 18. |
|--|--|------------------|----|-----|------------|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1. Осинник щитковый III класса | Серая лесная, среднесулинистая | 1951 г. 25/VI | 8 | 121 | 10 | 131 | 27,5 | 12,0 | 8,5 | — | — | — | — | 5,5 | 2,0 | 1,5 | 3,5 | 60,5 |
| 2. Полезащитная лесная полоса с тополем, 14 лет. | Чернозем выщелоченный, глинистый | 1951 г. 6/V | 16 | 152 | нет данных | — | 22,7 | 14,3 | — | — | — | — | 1,0 | — | — | — | 39,3 | |
| 3. Полезащитная полоса с именем двух лет | Чернозем выщелоченный, тяжелосуглинистый | 1951 г. 10/V | 8 | 12 | — | 12 | 4,0 | 2,0 | — | — | — | — | 0,4 | — | — | — | 6,9 | |
| 4. Посевы озимой ржи | — | 1951 г. 12/V | 20 | 41 | — | 41 | 1,8 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | 8,2 | |
| 5. Посевы яровой пшеницы | — | 1951 г. 15/V | 20 | 32 | — | 32 | 6,0 | 0,4 | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,4 | |

| Полезащитная лесная полоса с березой, 15 лет | | II. с. Малый Толкиш | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|--|---------------------|----|-----|-----|-----|------|-----|---|---|---|---|-----|---|---|---|---|------|
| 1. Дубник липовый III класса | Серая лесная, среднесулинистая | 1951 г. 20/V | 16 | 20 | — | 20 | 4,2 | 0,3 | — | — | — | — | 0,5 | — | — | — | — | 5,0 |
| 2. То же, I класса | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3. Полезащитная лесная полоса с дубом, 15 лет | Чернозем выщелоченный, маломощный, тяжелосуглинистый | 1951 г. 10/VIII | 80 | 832 | 140 | 972 | 41,5 | 0,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 41,6 |
| 4. То же с кленом ясенелистным, 15 лет | — | 1952 г. 7/VII | 16 | 24 | 4 | 23 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,0 |

| Полезащитная лесная полоса с березой, 15 лет | | III. с. Подколки | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|--|--------------------|----|-----|-----|-----|------|-----|---|---|---|---|-----|---|---|---|---|------|
| 1. Дубник липовый III класса | Серая лесная, среднесулинистая | 1951 г. 20/V | 16 | 20 | — | 20 | 4,2 | 0,3 | — | — | — | — | 0,5 | — | — | — | — | — |
| 2. То же, I класса | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3. Полезащитная лесная полоса с дубом, 15 лет | Чернозем выщелоченный, маломощный, тяжелосуглинистый | 1951 г. 10/VIII | 80 | 832 | 140 | 972 | 41,5 | 0,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 41,6 |
| 4. То же с кленом ясенелистным, 15 лет | — | 1952 г. 7/VII | 16 | 24 | 4 | 23 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,0 |

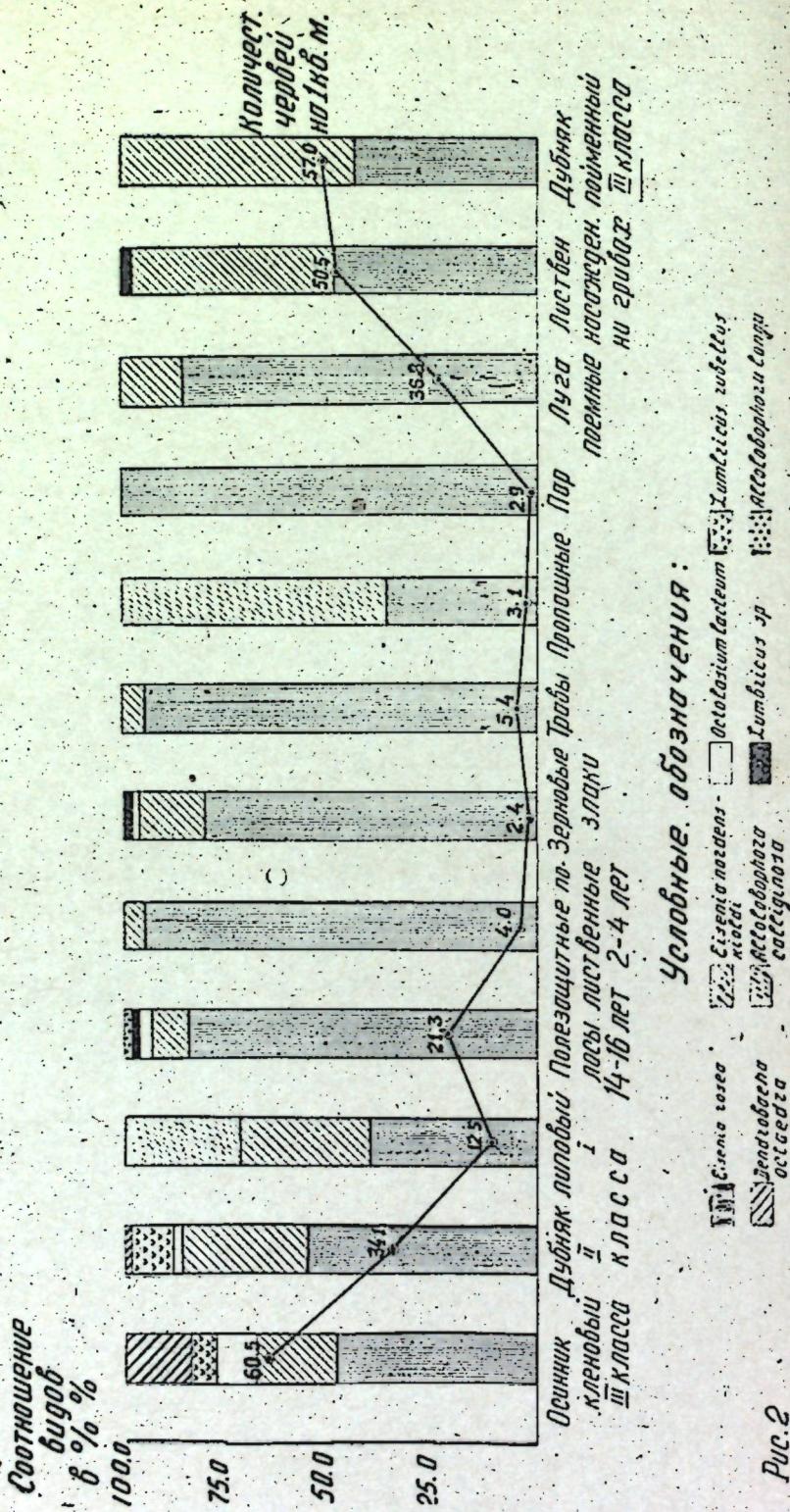
| Полезащитная лесная полоса с березой, 15 лет | | IV. с. Змиево | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|--|--------------------|----|-----|-----|-----|------|-----|---|---|---|---|-----|---|---|---|---|------|
| 1. Дубник липовый III класса | Серая лесная, среднесулинистая | 1951 г. 20/V | 16 | 20 | — | 20 | 4,2 | 0,3 | — | — | — | — | 0,5 | — | — | — | — | — |
| 2. То же, I класса | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3. Полезащитная лесная полоса с дубом, 15 лет | Чернозем выщелоченный, маломощный, тяжелосуглинистый | 1951 г. 10/VIII | 80 | 832 | 140 | 972 | 41,5 | 0,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 41,6 |
| 4. То же с кленом ясенелистным, 15 лет | — | 1952 г. 7/VII | 16 | 24 | 4 | 23 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,0 |

| Полезащитная лесная полоса с березой, 15 лет | | A. Надлужовая терраса коренного берега р. Камы | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|--|--|----|-----|-----|-----|------|-----|---|---|---|---|-----|---|---|---|---|------|
| 1. Дубник липовый III класса | Серая лесная, среднесулинистая | 1951 г. 20/V | 16 | 20 | — | 20 | 4,2 | 0,3 | — | — | — | — | 0,5 | — | — | — | — | — |
| 2. То же, I класса | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3. Полезащитная лесная полоса с дубом, 15 лет | Чернозем выщелоченный, маломощный, тяжелосуглинистый | 1951 г. 10/VIII | 80 | 832 | 140 | 972 | 41,5 | 0,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 41,6 |
| 4. То же с кленом ясенелистным, 15 лет | — | 1952 г. 7/VII | 16 | 24 | 4 | 23 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,0 |

| Полезащитная лесная полоса с березой, 15 лет | | Б. Пойма Камы | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|--|--------------------|----|-----|-----|-----|------|-----|---|---|---|---|-----|---|---|---|---|------|
| 1. Дубник липовый III класса | Серая лесная, среднесулинистая | 1951 г. 20/V | 16 | 20 | — | 20 | 4,2 | 0,3 | — | — | — | — | 0,5 | — | — | — | — | — |
| 2. То же, I класса | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3. Полезащитная лесная полоса с дубом, 15 лет | Чернозем выщелоченный, маломощный, тяжелосуглинистый | 1951 г. 10/VIII | 80 | 832 | 140 | 972 | 41,5 | 0,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 41,6 |
| 4. То же с кленом ясенелистным, 15 лет | — | 1952 г. 7/VII | 16 | 24 | 4 | 23 | 6,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6,0 |

| Полезащитная лесная полоса с березой, 15 лет | | Продолжение табл. 2 | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|--|--|------|------|------|------|------|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|------|
| 5. Полезащитная лесная полоса с дубом и ясенем 3—4 лет | — | 25/V-52 г. 21/VII-53 г. 10/V-13/VII и 15/V-IX | 16 | 17 | 1 | 18 | 4,5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4,5 |
| 6. Полезащитные полосы дубовые гнездевые двух лет | — | 1952 г. 12/VII-40/X 22/V, 11/VII-120 | 96 | 98 | 6 | 104 | 4,0 | 1,8 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4,0 |
| 7. Посевы озимой ржи | Чернозем выщелоченный, маломощный, тяжелосуглинистый | 1952 г. 23/IX-1953 г. 20/VI-1953 г. 1952 г. 26/V | 18 | 18 | 7 | 71 | 2,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1,8 |
| 8. Посевы яровой пшеницы | — | 1952 г. 11/VII 1953 г. 13/VII | 35 | 60 | 24 | 84 | 7,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 7,0 |
| 9. Посевы овса | — | 1953 г. 13/VII | 8 | 9 | 3 | 9 | 4,5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4,5 |
| 10. Посевы люцерны (3-го года жизни) | — | 1953 г. 26/V | 25 | 18 | 3 | 21 | 2,9 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2,9 |
| 11. Картофель | — | 1953 г. 24/VII | 24 | 16 | — | 16 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2,7 |
| 12. Пасека кукурузы | — | 1956 г. 12/VII | 8 | 114 | 6 | 120 | 25,5 | 31,5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 36,8 |
| 13. Посевы кукурузы III класса | — | — | 931 | 3356 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 65,0 |
| 14. Луга | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 15. Заросли шиповника на гравиях | — | 295 | 7 | 302 | 31,4 | 5,4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 16. Смешанолиственные насаждения на гравиях | — | 8 | 130 | — | 130 | 18,0 | 47,0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 38,9 |
| 17. Дубняк пойменный III класса | — | 32 | 31,1 | 4 | 311 | 21,8 | 16,4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 57,0 |

ЗАСЕЛЕННОСТЬ ПОЧВ ДОЖДЕВЫМИ ЧЕРВЯМИ И БИОТОПИЧЕСКОЕ ИХ РАЗМЕЩЕНИЕ В РАЙОНЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЗАКАМСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ / Чистопольский р-н /



PUC. 2

Таблица 3

Заселенность почв дождевыми червями и видовой их состав

Западная лесостепь (Буйинский и Буденновский районы) 1950 г.

| Биотопы | Характеристика почвы | Дата учета | Количество проб. | | Количество из 1 кв. м. | |
|---|---|-------------------|------------------|---------------|------------------------|---------|
| | | | Соброчно-тервей | Eisenia rosea | Eisenia nordenskjöldi | Всего |
| Буинский район, с. Нижний Наратбаш | | | | | | |
| 1. Полезащитная лесная полоса с тополем, 12 лет | Чернозем выщелоченный, среднемощный глинистый | 16.V. 26-27.IX | 40 | 41 | 4.1 | — 4.1 |
| 2. Полезащитные полосы из тополя и ясения 2-3 лет | Чернозем выщелоченный, тяжелосуглинистый | 24.V. 20.IX | 32 | 20 | 2.5 | — 2.5 |
| 3. Посевы озимой ржи | Чернозем выщелоченный, глинистый | 15.V | 16 | 2 | 0.5 | — 0.5 |
| 4. Посевы яровой пшеницы (после уборки) | . | 3.IX | 52 | 15 | 1.0 | 0.1 1.1 |
| 5. Посев люцерны (2 года жизни) | . | 11.VI | 40 | 28 | 2.8 | — 2.8 |
| Буденновский район, с. Красные Новоселки | | | | | | |
| 6. Полезащитная лесная полоса с дубом 15 лет | Чернозем выщелочный, тяжело су-глинистый | 2.X. | 6 | 24 | 12.0 | — 12.0 |
| 7. Полезащитная полоса с ясением двух лет | . | 3.X. | 8 | 14 | 6.0 | 1.0 7.0 |
| | | Всего | 194 | 144 | — | |

дованих биотопов надлуговой террасы и в поемных лугах доминирующим видом является *E. rosea* и только под пологом леса в пойме этой реки несколько уступает по численности *E. nordenskiöldi*.

Наибольшим разнообразием видового состава червей отличаются естественные и искусственные лесонасаждения на дуговой террасы, в которых обнаружены: *E. rosea*, *E. nordenskiöldi*, *O. lacuum*, *L. tibialis*, *A. caliginosa* f. *typica*, *A. longa*, *D. octaedra*, причем последний вид, обитающий в лесной подстилке, найден только в наиболее старых насаждениях: осиннике кленовом III класса и дубняке липовом II класса. Только в молодом дубняке обнаружена *A. caliginosa* f. *typica*. В полезащитных лесных насаждениях 14—16 летнего возраста видовой состав люмбрицид одинаков с молодыми естественными насаждениями, но характеризуется типом количественным сочетанием видов, среди которых резко доминирует *E. rosea* (87%). В посадках 2—4 летнего возраста найдено всего 2 вида: *E. rosea* и *E. nordenskiöldi*, причем первый вид составляет 95% общего количества червей.

Под посевом сельскохозяйственных культур дождевые черви представлены почти исключительно *E. rosea*, за исключением пропашных, в почве под которыми, в частности под кукурузой в Чистопольском р-не, ведущим видом оказалась *A. caliginosa* f. *typica*. В пойме фауна дождевых червей оказалась более однообразной, чем на надлуговой террасе. Здесь встречено всего 2 вида, причем в почве лугов различного уровня

Заселенность почв дождевыми червями и видовой их состав

Юго-восточная Закамская лесостепь (Бугульминский район)

Таблица 4

| н/н | Биотопы | Характеристика почвы | Дата учета | Количество | | | Количество на 1 кв. м. |
|------------------|--|--|-------------------|------------|----------------|-----------------------|------------------------|
| | | | | поб. | Собрano-червей | Eisenia norden-sköldi | |
| с. Бакирово | | | | | | | |
| 1 | Полезащитная лесная полоса с береской, 14 лет | Чернозем карбонатный маломощный, глинистый | 1951 16-18.VII | 24 | 22 | 3.7 | 3.7 |
| 2 | Полезащитная лесная полоса с дубом и вязом, 14 лет | | 1951 13.VII | 16 | 63 | 15.7 | 15.7 |
| 3 | Полезащитная полоса с береской 2-х лет | | 1951 19.VII | 8 | 14 | 7.0 | 7.0 |
| 4 | Посевы озимой ржи | | 1951 19-20.VII | 20 | 39 | 7.8 | 7.8 |
| с. Русская Сула | | | | | | | |
| 5 | Посев кукурузы | Чернозем обыкновенный тяжело-суглинистый | 1955 10.VIII | 20 | 1 | 0.2 | 0.2 |
| с. Александровка | | | | | | | |
| 6 | Посев кукурузы | Чернозем обыкновенный, глинистый | 1951 12.VIII | 10 | 0 | — | — |
| 7 | Посев яровой пшеницы | | 1951 16 | 0 | — | — | — |
| Всего | | | | 114 | 139 | — | — |

E. rosea составляет 85, а *E. norden-sköldi* только 15% от общего количества червей; под пологом насаждений, как видно на рисунке 2, последний вид — несколько превалирует над первым. Интересно отметить, что в пойме Камы в районе г. Чистополя нами совсем не обнаружено *O. lacteum*, вида по данным Светлова (1924) и Четыркиной (1926) наиболее характерного для Камской поймы в районе г. Перми. Не найден этот вид и Изосимовым (1954) в пойме Волти в Лайшевском районе ТАССР. В то же время *O. lacteum* встречен нами, как видно из табл. 2, в незначительной численности (1—3 экз. на 1 кв. м.) в естественных и искусственных лесонасаждениях, расположенных на повышенном рельфе в 9-ти км от реки Камы (с. Иванаево). Один экземпляр этого вида найден и на посевах озимой ржи, прилегающих к полезащитной полосе.

Переходя к рассмотрению степени заселенности почв в лесостепной части Татарии, прежде всего следует отметить, что она очень низка под посевами сельскохозяйственных культур: 1,1 до 8,2 экз. на 1 кв. м. Местами в полях черви полностью отсутствуют (табл. 4, Бугульминский р-н в юго-восточной Закамской лесостепи).

Если сравнить заселенность почв червями в лесостепной части Татарии, с таковой некоторых других близко к ней расположенных областей средней полосы СССР, то можно сделать вывод о значительно большей заселенности почв дождевыми червями в последних. Так, Гиляровым (1942) вблизи северной границы лесостепи в Московской области (с. Михнево) на парующих участках темноцветной тяжелосуглинистой почвы обнаружены дождевые черви в количестве 31,8—47,2 на 1 кв. м.

Пономарева (1950), в той же Московской области (Кунцевский р-н) констатирует высокую заселенность дерново-среднеподзолистой почвы под посевами сельскохозяйственных культур: 36—179 экз. на 1 кв. м.

Балуев (1950) в подзолистой зоне Ивановской области установил, что подзолистая суглинистая почва под пропашным населена дождевыми червями в количестве 33 экз. на 1 кв. м., а черноземовидная оподзоленная почва под теми же культурами даже—120 экз. на 1 кв. м.

По степени заселенности полевых почв дождевыми червями лесостепь Татарии близко подходит к Украинской ССР, в которой по данным Зражевского (1952), количество червей под посевами сельскохозяйственных культур не превышает 3—5 экз. на 1 кв. м. (с. Знаменка Кировоградской области, Велико-Анадольское и Тальновское лесничества).

Низкая численность дождевых червей в полевых угодьях лесостепной части Татарской АССР вероятно зависит от неблагоприятных климатических условий, в частности недостаточного количества осадков, выпадающих в летнее время.

Смоляков (1947) указывает на то, что обеспеченность осадками Татарской АССР в летний период крайне изменчива, выпадение их частоносит кратковременный ливневой характер. Наряду с этим, часты летние засухи, которые иногда продолжаются в течение длительного времени, особенно в районе Закамской лесостепи. Указанное явление не может не сказаться отрицательно на условиях существования дождевых червей. Другим фактором, обуславливающим снижение численности дождевых червей в полях является систематическая обработка почв. Об этом говорят многочисленные литературные данные [Димо (1938), Гиляров (1939, 1953), Пономарева (1950), Балуев (1950), Зражевский (1952)]. Обработка почв не только способствует уничтожению червей орудиями и склевыванию их птицами, но и создает неблагоприятные условия для их существования вследствие изменения гидротермического и пищевого режима почв. Соколов (1956) особо подчеркивает высокую чувствительность люмбрицид к изменению этого режима.

Об отрицательном влиянии систематических обработок почвы на численность дождевых червей говорят и данные о большей заселенности ими почв под многолетними травами по сравнению с однолетними культурами, что видно из таблиц 2 и 3. Так, в районе западной лесостепи (с. Нижний Наратбаш, Буйнского р-на) под яровой пшеницей черви обнаружены в количестве 1,1 экз., а под люцерной 2-го года жизни на соседнем участке — 2,8 экз. на 1 кв. м.

То же явление отмечено и в районе центральной Закамской лесостепи: в Чистопольском р-не в с. Старое Иванаево дождевые черви найдены под рожью в количестве 1,1, а под люцерной 2-го года жизни — 2,2 экз. на 1 кв. м.; в с. Змиево заселенность почв червями была следующей: под рожью 1,8, в пару — 2,9, а под люцерной 3-го года жизни — 7,0 экз. на 1 кв. м. Следовательно, численность люмбрицид в почве под многолетними травами, по сравнению с однолетними культурами, возрастает в 2—3 раза. Таким образом, наши исследования, проведенные в условиях чрезвычайно низкой заселенности почв дождевыми червями, тем не менее подтверждают данные других авторов, установивших в самых различных климатических зонах СССР, положительное влияние посевов многолетних трав на численность и почвообразующую деятельность дождевых червей. (Димо, 1938; Алимджанов, 1946; Пономарева, 1950; Гиляров, 1953; Эглитис, 1954 а, б; Кипенварлиц, 1956).

Под искусственными лесонасаждениями происходит постепенное наращивание числа дождевых червей, что для Татарской АССР уже было показано Алейниковой (1953). Из таблиц 2 и 3 видно, что увеличение численности люмбрицид в полосах начинается очень быстро, через 2—3 года после их посадки. В этот период заселенность почв червями в полу-

сах примерно такая же, как и под травами 2 и 3-го года пользования. В полезащитных насаждениях 14—16 летнего возраста количество червей резко возрастает. Указанное явление отмечено во всех лесостепных районах Татарии (см. таблицы 2, 3, 4), однако наиболее полно оно прослежено нами в центральной Закамской лесостепи, в Чистопольском районе, в котором исследовано большое количество полезащитных полос 2-х возрастных групп: 2—4-х и 14—16 лет.

Как видно из таблицы 2, степень заселения почв дождевыми червями в «старых» полезащитных насаждениях возрастает в 5—10 раз по сравнению с таковой в полосах 2—3-х летнего возраста. По количеству дождевых червей в почве искусственные насаждения 15—16 летнего возраста приближаются к естественным насаждениям. Так, например, в окрестностях с. Змиево в полосе найдены черви в количестве 41,6 экз. на 1 кв. м., а под пологом дубняка липового II класса, расположенного в 0,5 км от полосы — 35,7 экз. на 1 кв. м.

В отношении видового состава лютбрицид в связи с возрастом полезащитных насаждений так же намечаются некоторые сдвиги. Так, в «старых» полосах, как видно на рисунке 2, отмечено появление таких более влаголюбивых и связанных с лесом форм, как *O. lacteum*, *Allolobophora (longa?)*, *Lumbricus (ribellus?)*, ни разу в молодых полосах не встречающихся. Видовой состав и численность дождевых червей в последних по существу не отличаются от таковых под посевом сельскохозяйственных культур.

Проникновение мезофильных форм под полог полезащитных полос 14—16 летнего возраста установлено и для других почвообитающих беспозвоночных: некоторых насекомых и многоножек (Алейникова, 1953; Алейникова и Утробина, 1953; Алейникова и Изотова, 1956).

В литературе имеются указания на то, что численность и видовой состав дождевых червей зависят от состава древесных пород. Об этом пишут Гаврилов (1950), Зражевский (1952) и другие. Зражевский подчеркивает, что численность червей в одинаковых почвенных условиях зависит от состава и возраста насаждений, особенно в искусственных посадках.

Зависимость численности люмбрицид в полезащитных насаждениях от возраста последних, показана нами выше. Проследим по таблице 5, как влияет в этом направлении состав древесных пород. Как видно из таблицы, все обследованные нами полосы произрастают на одинаковой почве — выщелоченном черноземе тяжелого механического состава, тем не менее установить какой-либо ясно выраженной закономерности о влиянии состава древесных пород на численность дождевых червей не удается. Намечается некоторая тенденция к увеличению их количества при более обильном травостое, однако для каких-либо определенных выводов в этом отношении необходимы специальные исследования влажности почвы и других микроклиматических условий, которыми мы (за исключением полезащитной полосы с дубом в с. Змиево) не располагаем.

Изучение размещения дождевых червей на полях, прилегающих к полезащитным полосам 15-ти летнего возраста показало, что оно определяется близостью расположения участков с посевами к полосам, что хорошо иллюстрируется цифрами таблицы 6.

Из приведенных цифр видно, что в наибольшей численности дождевые черви, встречены на тех участках полей, которые непосредственно прилегают к полезащитным насаждениям. То же явление было установлено нами и по отношению к некоторым другим мезофильным беспозвоночным, например личинкам щелкунов, губоногим многоножкам (Алейникова и Утробина, 1953).

На рисунке 3 показано размещение дождевых червей на посевах озимой ржи в зависимости от удаленности участков от полезащитной полосы.

5

исленность и видовой состав дождевых червей в полезапытных насаждениях 14—15 летнего возраста в Чистопольском районе в зависимости от полноты насаждений и состава листственных подлесков

| Наименование селений | | Почва | Основная порода | Характеристика травяного покрова | Соотношение видов в % |
|----------------------|--|------------------------|--|---|----------------------------|
| 1. Старое Иваново | Чернозем выщелоченный, глинистый. | луб. | изрежен, ползучий, полынь горькая, тысячелистник | изрежен, ползучий, полынь горькая, тысячелистник | 0,8 4,4 106 74,5 1,0 22,6 |
| 2. Малый Толкин | Чернозем выщелоченный тяжелосуглинистый. | береза | тополь, бересклет | изрежен, злаковые. | 0,8 17,5 70 90,0 — 5,7 |
| 3. Подколки | Чернозем выщелоченный тяжелосуглинистый, | береза | тополь, бересклет | очень густой, изрежен луковичные, костер безостый, полынь полевая. | 0,8 38,0 152 59,9 37,5 2,6 |
| 4. Змиево | Чернозем выщелоченный, глинистый, | луб, клен ясенелистный | тополь, бересклет | очень густой, изрежен луковичные, костер безостый, полынь, никорий. | 0,6 41,6 832 99,9 0,1 — |
| | | | | | 0,5 6,0 24 100,0 — |

населениях в с. Иваново.

1. Во всех полосах кустарники представлены аканьем желтой.
2. Плющилка в полосах развита слабо, лучше всего она выражена в полезащитных изъединениях в с. Иваново.

Таблица 6

Размещение дождевых червей на посевах озимой ржи (осень, кущение) в зависимости от удаленности их от полезащитных полос 15 летнего возраста

| Название района и селений | в полосах. | Количество дождевых червей на 1 кв. м на посевах, на расстоянии от полос в метрах | | | | |
|---------------------------|------------|---|-----|-----|-----|------------|
| | | 10 | 50 | 100 | 150 | 200 |
| Чистопольский | | | | | | |
| 1. Малый Толкиш | 38,0 | 21 | 7 | 2 | 8 | 3 |
| 2. Змиево | 41,6 | 10,5 | 0,5 | 0,5 | 3,0 | нет данных |

Таблица 7

Заселенность почв дождевыми червями в различных биотопах в 1952 и 1953 г.
(Центральная Закамская лесостепь, с. Змиево)

| Биотопы | Количество червей на 1 кв. м | |
|--|------------------------------|------|
| | 1952 | 1953 |
| 1. Дубняк липовый. | 46,1 | 31,5 |
| 2. Полезащитная полоса с дубом, 15 лет | 53,2 | 30,7 |
| 3. Полезащитная полоса с дубом и ясенем 4-х лет, | 7,5 | 4,0 |
| 4. Посевы сельскохозяйственных культур | 2,9 | 1,0 |
| 5. Луга поевые | 61,0 | 13,0 |
| 6. Насаждения на гравах | 10,5 | 54,6 |

сы 15-ти летнего возраста (с. Змиево, 1952). Одновременно даны влажность почвы и содержание гумуса для пахотного горизонта. На рисунке видно, что количество гумуса и количество червей в почве взаимно обусловлены, все 3 показателя изменяются синхронно друг другу, уменьшаясь по мере удаления от полосы. Таким образом, полезащитные насаждения могут влиять положительно на урожай сельскохозяйственных культур, увеличивая влажность почвы и обогащая ее гумусом—с одной стороны и увеличивая численность дождевых червей, которые сами являются мощным фактором почвообразования,—с другой.

Увеличение численности дождевых червей под влиянием полезащитных насаждений в условиях крайне низкой заселенности ими почв, которая имеет место в лесостепной части Татарской АССР, приобретает особо важное значение.

Гидротермический режим почв играет решающую роль в определении численности, вертикального и горизонтального размещения дождевых червей. Почвенные раскопки, проведенные в одних и тех же биотопах (с. Змиево, Чистопольского р-на ТАССР) в смежные 2 года показали (см. таблицу 7), что степень заселения почв дождевыми червями на надлуговой террасе закономерно снизилась в 1953 г. по сравнению с 1952 г. во всех участках. Снижение это не было значительным и, повидимому, обусловливалось неблагоприятными для червей условиями осени 1952 г., которая отличалась исключительной засушливостью (см. таблицы 8, 10). Наряду с этим, в пойме отмечены резкие колебания численности лямбридид как в лугах, так и в насаждениях на гравах. Для объяснения указанного явления мы не располагаем нужными материалами, возможно в пойме вообще имеет место большая спорадичность в распространении червей.

Зависимость численности дождевых червей, их горизонтального и

Таблица 8

| Глубина почвенных слоев | 1—3 и юни | | | | | 12—14 июля | | | | | 12—14 сентября | | | | | |
|-------------------------|--------------|-------------------|-----------------|--------------|-------------------|-----------------|--------------|-------------------|-----------------|--------------|-------------------|-----------------|--------------|-------------------|-----------------|------|
| | южная опушка | внутри насаждений | северная опушка | южная опушка | внутри насаждений | северная опушка | южная опушка | внутри насаждений | северная опушка | южная опушка | внутри насаждений | северная опушка | южная опушка | внутри насаждений | северная опушка | |
| Полосы | 6 | 7,1 | 54 | 10,0 | 69 | 35,7 | — | 0 | 18 | 22,3 | — | 44 | 34,8 | — | 0 | — |
| 0—10 | 54 | 63,1 | 64 | 46,6 | 85 | 44,1 | 12,2 | 0 | 16,1 | 29 | 35,8 | 16,0 | 29 | 23,0 | 14,5 | 2,4 |
| 10—20 | 26 | 29,8 | 10 | 13,4 | 39 | 20,2 | 15,0 | 10 | 34,5 | 18,0 | 15 | 18,5 | 17,4 | 25 | 20,0 | 12,9 |
| 20—30 | — | — | — | — | — | — | — | 16,0 | 12 | 41,4 | 18,5 | 19 | 23,4 | 17,5 | 28 | 22,2 |
| 30—40 | — | — | — | — | — | — | — | — | 7 | 21,2 | — | — | — | — | — | — |
| Всего | 85 | 100 | 128 | 100 | 193 | 100 | — | 29 | 100 | — | 81 | 100 | — | 126 | 100 | — |

Таблица

Количество дождевых червей в дубняке липовою и вертикальное их размещение весной и осенью
(с. Зминово, Чистопольский район, 1952)

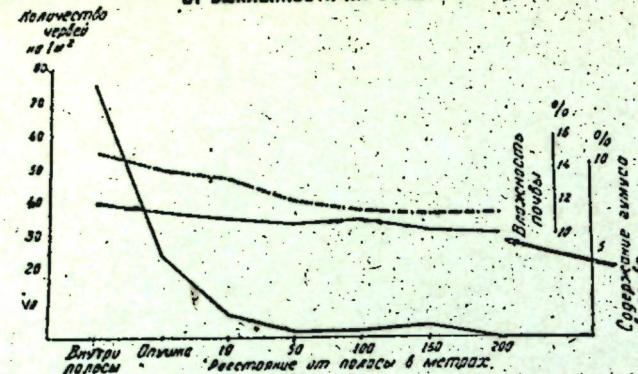
| Глубина почвен- ных слоев, в см. | 1 и 10 мая | | 4 сентября | |
|-------------------------------------|---|-------|--------------|---|
| | количество червей абсолют- ное | % | по видам в % | количество червей абсолют- ное |
| <i>Dendrobena</i> onperae. | | | | |
| Подстилка | 119 | 62,0 | 71,2 | — |
| 0—10 | 62 | 32,3 | 40,9 | 94 |
| 10—20 | 11 | 5,7 | 4,0 | 32 |
| 20—30 | — | — | — | 2 |
| Всего | 192 | 100,0 | 100,0 | 147 |

| Глубина почвен- ных слоев, в см. | 1 и 10 мая | | 4 сентября | |
|-------------------------------------|---|-------|--------------|---|
| | количество червей абсолют- ное | % | по видам в % | количество червей абсолют- ное |
| <i>Lumbricus</i> Glinkae. | | | | |
| Подстилка | 119 | 62,0 | 55,1 | — |
| 0—10 | 62 | 32,3 | 40,9 | 94 |
| 10—20 | 11 | 5,7 | 4,0 | 32 |
| 20—30 | — | — | — | 2 |
| Всего | 192 | 100,0 | 100,0 | 147 |

Таблица 10
Горизонтальное и вертикальное размещение дождевых червей в дубняке липовом в зависимости от влажности и температуры
(4. IX. 1952 г. с. Зминово).

| Глубина почвен- ных слоев, в см. | О п у ш к а | | В н у т р и я с а ж д е н и й | |
|-------------------------------------|---|--------------------------------------|---|--------------------------------------|
| | абсолютное количество червей в 8-ми пробах | глубина поч- венных слоев в см | абсолютное количество червей в 8-ми пробах | глубина поч- венных слоев в см |
| <i>Eisenia fetida</i> Nordenskjöldi | | | | |
| Подстилка | — | 16,0 | — | — |
| 0—10 | 11,96 | 14,7 | 18 | 4 |
| 10—20 | 7,88 | 14,2 | 6 | — |
| 20—30 | 8,29 | 13,8 | 1 | — |
| Итого | — | 26 | 4 | — |
| <i>Eisenia fetida</i> Glinkae | | | | |
| Подстилка | — | — | 30 | — |
| 0—10 | — | — | — | — |
| 10—20 | — | — | — | — |
| 20—30 | — | — | — | — |
| Итого | — | — | — | — |

ГИРДИЗАЛНОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛОСАХ И НА ПОСЕВАХ ОЗИМОЙ РЖИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИДИЕННОСТИ ИН ПОЛОС.



вертикального размещения в почве от ее влажности мы проследим по таблицам 8, 9, 10. В этих таблицах показаны результаты почвенных раскопок, проведенных в различных частях полезащитной полосы и близко к ней расположенного дубового леса в разные месяцы вегетационного периода. Из этих таблиц, прежде всего, видно, что численность червей в течение сезона вегетации значительно меняется. Как в лесу, так и в полезащитной полосе (табл. 8, 9) в наибольшем количестве люмбрициды обнаружены весной, в июле месяце численность их значительно снижается, к осени же снова возрастает, однако остается все же меньшей, по сравнению с весной. Осень 1952 г. была исключительно засушливой как видно из т. 8, влажность почвы на глубине 30-ти см. в сентябре была даже меньшей, чем в июле, все это создавало неблагоприятные условия для обитания червей.

На территории лесонасаждений дождевые черви распределяются весьма неравномерно. Даже такой вид как *E. rosea*, являющийся на открытых пахотных землях единственным широкораспространенным представителем люмбрицид в лесостепной части Татарии, скапливается под пологом насаждений и на северной, более влажной опушке полезащитной полосы. *E. nordenskiöldi* на опушке леса встречается единично, *L. gigellus* и *D. octaedra* здесь ни разу не найдены.

Сезонные миграции дождевых червей в глубь также определяются условиями увлажнения и прогревания почвы. Из таблиц 8 и 9 видно, что наиболее глубоко в землю люмбрициды уходили в июле месяце. Более поверхности они размещались весной; как в лесу, так и в полезащитной полосе основная масса червей в этот период скапливалась в подстилке и самом поверхностном слое почвы. При этом, на южной, более сухой, опушке 63% дождевых червей было сосредоточено в слое почвы до 10 см. глубиной и только 7% в подстилке, тогда как внутри насаждений и на северной опушке в подстилке встречено 35—40% всего количества червей. Наиболее поверхности размещающимися видами является *D. octaedra* и *L. rubellus*, типично лесные виды, обитающие в подстилке. Из 2-х видов *Eisenia* — *E. rosea* при неблагоприятных условиях увлажнения уходит в почву глубже, чем *E. nordenskiöldi*, однако и этот вид в условиях лесостепной части ТАССР очень глубоко не мигрирует.

Из т. 8 видно, что даже в засушливые периоды на глубине 30—40 см. найдены только единичные экземпляры червей этого вида. Черви эти находились, преимущественно, в инактивном состоянии.

ВЫВОДЫ

Фауна дождевых червей лесостепи Татарской АССР, по данным исследований, проведенных в Буйнакском, Буденновском, Чистопольском и Бугульминском районах представлена 7-ю следующими видами: *Eisenia*

rosea (Savigny), *E. nordenskiöldi* (Eisen), *Allolobophora caliginosa* f. *typica* (Savigny), *A. longa* Ude, *Dendrobaena octaedra* (Savigny), *Octolasmium lacteum* (Olrey), *Lumbriicus rubellus* Hoffm.

Наиболее распространенными являются 2 вида: *E. rosea* и *E. nordenskiöldi* причем, по мере продвижения к западному району лесостепи значение *E. rosea* возрастает, к юго-восточному — падает.

Наиболее детально исследован район центральной Закамской лесостепи (Чистопольский). Во всех биотопах здесь, за исключением лесных насаждений в пойме, доминирует *E. rosea*, один из наиболее активных почвообразователей. В последних указанный вид только несколько уступает по численности *E. nordenskiöldi*.

Под посевами сельскохозяйственных культур *E. rosea* является, по существу, единственным представителем люмбрицид.¹ Наиболее богатый видовой состав дождевых червей выявлен в естественных и искусственных насаждениях надлуговой террасы, в которых найдены все 7 вышеуказанных видов. В пойме как в лугах, так и под пологом лесонасаждений, встреченено всего 2 вида: *E. rosea* и *E. nordenskiöldi*.

Заселенность почв дождевыми червями под посевами сельскохозяйственных культур в лесостепной части Татарии чрезвычайно низка: 1,1—8,2 экз. на 1 кв. м. При этом количество червей в почве под многолетними травами, по сравнению со злаками, возрастает в 3—4 раза.

Под пологом полезащитных лесных полос по мере их роста происходит постепенное накопление количества дождевых червей, а в возрасте 14—16 лет обнаруживаются и качественные изменения в их видовом составе: появляются такие виды как *A. longa* O. lacteum, *Lumbriicus*.

Под влиянием полезащитных полос вследствие увеличения влажности почвы и обогащения ее гумусом происходит увеличение численности дождевых червей и на ближайших участках полей.

Таким образом, возделывание многолетних трав и посадка полезащитных полос в лесостепной части Татарской АССР могут явиться мощным фактором, способствующим увеличению плодородия почв не только путем непосредственного на нее воздействия, но и вследствие увеличения в ней количества дождевых червей.

ЛИТЕРАТУРА

Алейникова М. М. Пути формирования энтомофауны полезащитных насаждений в Татарской АССР и защита их от вредителей. Ученые записки Казанского Государственного университета им. В. И. Ульянова-Ленина, т. 113, кн. 1, 1953.

Алейникова М. М. и Утробина Н. М. Почвенная фауна полезащитных лесных насаждений в Татарской АССР. Изв. Казанского филиала АН СССР, сер. биологич. вып. 4, 1953.

Алейникова М. М. и Изотова Т. Е. О фауне многоножек (*Mugilipoda*) Татарской АССР. Зоологический журнал, т. XXXV, вып. 6, 1956.

Алейникова М. М., Изотова Т. Е., Утробина Н. М. Исследование почвенной фауны и опыт борьбы с почвенными вредителями на посевах кукурузы в Татарской АССР. Изв. Казанского филиала АН СССР (Серия биологическая), № 5, 1956.

Алимджанов Р. А. Плотность почвенной фауны поливных люцерников на севере Узбекистана. Труды сектора зоологии АН УзССР, Ташкент, 1946.

Балуев В. К. Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области. Почвоведение, № 4, 1950.

Гарилов К. А. Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв. Почвоведение, № 3, 1950.

Гиляров М. С. Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей. Почвоведение, № 9, 1939.

Гиляров М. С. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв. Почвоведение, № 9—10, 1942.

Гиляров М. С. Почвенная фауна орехово-плодовых лесов южной Киргизии. Труды почв. института им. В. В. Докучаева АН СССР, т. XXXIX, 1953.

¹ В 1957 г. установлено, что в полях Куйбышевского района широко распространена и *A. caliginosa* f. *typica*.

Димон А. Земляные черви в почвах Средней Азии. Почвоведение, № 4, 1938.
Зражевский А. И. Появление дождевиков у лесных грунтах. Праці інституту
лісовництва А. Н. УССР т. 3, Київ, 1952.

Изосимов В. В. О дождевых червях поймы реки Волги на территории
ТАССР. Труды Казанского филиала АН СССР, серия биологическая, вып. 3, 1954.

Кипенварлиц А. Ф. К вопросу о фауне дождевых червей (*Lumbricidae*) ици-
зинных болот БССР. Сборник научных трудов АН БССР, вып. IV, 1956.

Малевич И. И. Материалы к познанию фауны дождевых червей (*Lumbricidae*)
СССР. Сборник трудов зоологического музея, МГУ, VI, 1941.

Малевич И. И. Некоторые особенности распространения дождевых червей в
районах полезащитного лесоразведения. Ученые записки Московского городского пе-
дагогического института им. В. П. Потемкина, том XXVIII, кафедра зоологии, вып. 2,
1954, а.

Малевич И. И. К фауне малошетниковых червей (*Oligochaeta*) Урала и
Приуралья. Ученые записки Московск. гор. пед. института, т. XXVIII, каф. зоологии,
вып. 2, 1954, б.

Малевич И. И. Малошетниковые черви (*Oligochaeta*) Московской обла-
сти. Ученые записки Московск. гор. пед. института, т. LXI, каф. зоологии, вып. 4—5, 1956.

Марков М. В. Растительность Татарии. Татгосиздат, 1948.

Петров В. С. Экологические группировки видов сем. *Lumbricidae* в пой-
менных почвах. ДАН СССР, новая серия, т. L 1945.

Петров В. С. Материалы по фауне и экологии сем. *Lumbricidae* (*Oligochaeta*)
Воронежской области. Бюлл. Московск. об-ва испытателей природы, отд. биолог. т. L II,
в. L 1947.

Пономарева С. И. Роль дождевых червей в создании прочной структуры в
травопольных севооборотах. Почвоведение, № 8, 1950.

Светлов П. Г. Наблюдения над *Oligochaeta* Пермской губернии. Изв.
Биологического научно-исслед. института при Пермск. гос. университете, т. II, вып. 8,
1924.

Светлов П. Г. К фауне дождевых червей Чувашской и Татарской республик.
Труды об-ва естественников при Казанск. гос. университете, т. LV, вып. 1—2, 1937.

Смоляков П. Г. Климат Татарии. Татгосиздат, 1947.

Соколов А. А. Значение дождевых червей в почвообразовании. Изд. Акаде-
мии наук Казахской ССР, 1956.

Четыркина И. А. Почвенно-зоологический профиль поймы правого берега
р. Камы. Известия Биолог. научно-исследовательского института при Пермском гос.
университете, т. 5, вып. 2, 1926.

Эглитис В. К. Проблемы почвенной зоологии в условиях Латвийской ССР.
Зоологический журнал, т. XXXIII, вып. 1, 1954, а.

Эглитис В. К. Fauna почв Латвийской ССР. Рига, 1954, б.

ИЗВЕСТИЯ КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

№ 6

1958

Н. М. УТРОБИНА

К ФАУНЕ ЩЕЛКУНОВ ПОЙМЫ р. КАМЫ В ТАТАРСКОЙ АССР

Образование Куйбышевского водохранилища на территории Татар-
ской АССР должно привести к значительным изменениям климата и
ландшафта республики, а в связи с этим животного и растительного ее
мира.

Проследить эти изменения и направленно воздействовать на них яв-
ляется одной из важных задач биологических исследований. Настоящая
работа ставила своей целью изучить почвенную фауну дна будущего во-
дохранилища, а также береговой его зоны до и после затопления.

Изучению энтомофауны поймы посвящены работы следующих авто-
ров: Четыркиной (1926), Баскиной и Фридман (1928), Передельского
(1948, 1949), Арнольди (1952, 1954), Гурьевой (1954).

Особенно много внимания изучению энтомофауны поймы, в част-
ности, долины р. Днепра удалено Кришталем (1936, 1950, 1954, 1955),
указывавшем на большое значение поймы, как фактора видообразова-
ния.

В прилагаемой статье рассматривается одно семейство жуков —
Elateridae, изучение которых в пойме представляет особый интерес вслед-
ствии их мезофильности и большого вредоносного значения для посевов
сельскохозяйственных культур.

Исследования фауны беспозвоночных поймы проводились по левому
берегу р. Камы в Чистопольском районе в течение 3-х лет — 1952, 1953,
1956 гг. и на правом берегу в Лайшевском районе в течение 1953 г.

Пойменные угодья в исследуемых районах характеризуются пестрым
почвенным составом, причем в левобережье (Чистопольский район) пре-
обладают зернисто-пойменные почвы тяжелого механического состава,
а в правобережье (Лайшевский район) большую площадь занимают
слоисто-пойменные, легкого механического состава.

Рельеф поймы представлен невысокими плоскими гравиями с их
длинными пологими склонами, равнинными участками между ними и не-
глубокими широкими западинами. На лугах высокого уровня господст-
вующей растительностью является мятыник узколистный, осока ранняя,
подмареник мареновидный, незначительно кровохлебка и шавель, из
стелиющихся — луговой чай и будра.

На лугах среднего уровня доминируют злаки: костер безостый, пы-
рей, лисохвост, полевица белая, часто примешивается вейник.

На лугах низкого уровня травостой, как правило, мощный и пред-
ставлен крупнозлаковыми растениями с преобладанием костра безостого,
канареекника и ситникага болотного.

На гравиях группами разбросаны дубки; среди которых встречаются:
крушина ломкая и слабительная, ракитник, осина, калина, шиповник.

Осина и шиповник местами образуют самостоятельные заросли без примеси других пород. Травостой на гравиях довольно густой и отличается крайней пестротой.

Прирусловая часть поймы характеризуется наличием дубово-вязовых насаждений, осокорей, зарослей малины, ежевики, шиповника. Почва песчаная со слабо намечающимся гумусовым горизонтом. Травяной покров неравномерный и пестрый по своему составу встречается в значительных количествах щавель конский, полынь, василистник, пищма, осока ранняя, дрок, гвоздика красная и много других.

Работа проводилась в 2-х точках: в с. Змиево (5 км к северо-востоку от Чистополя), расположенным на высокой надлуговой террасе коренного берега р. Камы и в с. Богородское (6 км восточнее Лайшева), где имел место постепенный переход надлуговой террасы к пойме.

Для исследований были взяты наиболее характерные биотопы пойменной и надлуговой террас, расположенные по линии, перпендикулярной берегу Камы: прирусловой вал, луга разного уровня, гривы с различной древесной и кустарниковой растительностью, искусственные и естественные насаждения надлуговой террасы и посевы сельскохозяйственных культур. Исследования проводились путем почвенных раскопок, а также отловом жуков-щелкунов в траншеи, цилиндры, под притягивающие приманки и сбором их с деревьев путем отряхивания на полог.

Почвенные раскопки были сделаны на площадках размером 50×50 см на глубину 40 см. Таких площадок на каждый обследованный участок бралось не менее 8. Почва по слоям в 10 см толщиной выбиралась лопатой на разостланную рядом белую kleenку и перебиралась вручную. Разбор и определение собранного материала проводились в лаборатории. Сбор имаго щелкунов другими методами проводился в мае и июне месяцах. Деревья отряхивались в искусственных и естественных насаждениях надлуговой и пойменной террас.

Наличие большого количества жуков позволило безошибочно определить виды щелкунов, определение которых в личиночной стадии затруднительно. Подробное описание методики дано в статье Алейниковой и Утробиной (1953, б).

На территории Татарской АССР, преимущественно в лесных биотопах Лебедевым (1906) найдено 56 видов щелкунов. По данным Алейниковой и Утробиной (1953 а, б) и Утробиной (1956) на посевах сельскохозяйственных культур, в искусственных и естественных насаждениях встречаются 23 вида жуков этого семейства. Почвенные раскопки проведенные в 1953—1956 г. показали (см. таблицу 1 и 2), что в береговой зоне Куйбышевского водохранилища отмечено 13 видов щелкунов, из них непосредственно в пойменных угодьях 8.

Из таблиц видно, что видовой состав щелкунов и плотность заселения ими почв в различных биотопах, как в левобережье, так и в правобережье Камы, очень сходны. В наибольшей численности личинки щелкунов заселяют биотопы надпойменной террасы: посевы сельскохозяйственных культур, залежи, лесонасаждения.

Самая высокая плотность заселения почв личинками отмечена в полезащитной полосе 17-летнего возраста в Чистопольском районе — 30,2 экземпляра на 1 кв. м. Почвы под естественными насаждениями, особенно более старого возраста, заселены щелкунами незначительно. Так, старый дубово-вязово-лиловый лес на надлуговой террасе Лайшевского района имел всего 0,5 личинки на 1 кв. м почвы. На посевах сельскохозяйственных культур личинки щелкунов составляют один из основных компонентов почвенной фауны. Особенно высокая плотность заселения почв щелкунами отмечена в левобережье Камы на полях с. Змиево в 1952 г. На посевах многолетних трав количество личинок щелкунов достигало 60 экземпляров на 1 кв. м. (Алейникова и Утробина, 1953 б).

Таблица 1

Плотность заселения почвы щелкунами в различных биотопах левобережья Камы (Чистопольский район)

| № пп | Название видов щелкунов | П о л и м а | | Надлуговая терраса | | Полеза- щитные насаждения 16 л. | Полеза- щитные насаждения 4 л. | Полеза- щитные насаждения 16 л. | Полеза- щитные насаждения 4 л. | |
|---------|--|-----------------|-----------------|--------------------|----------------|--|---|--|---|-----|
| | | Прирусловой вал | Гравийные гривы | Луга | Лесонасаждения | | | | | |
| 1 | Серый <i>Lacon murinus</i> L. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 2 | Блестящий <i>Selatosomus aeneus</i> L. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 3 | Широкий <i>Selatosomus latus</i> F. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 4 | Посевной <i>Agriotes spulator</i> L. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 5 | Полосатый <i>Agriotes lineatus</i> L. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 6 | Темный <i>Agriotes obscurus</i> L. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 7 | Краснохвостый <i>Athous haemorrhoidalis</i> F. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 8 | <i>Athous</i> sp (<i>vittatus</i> ?) | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 9 | Золотистый <i>Prosternon tesselatum</i> L. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 10 | <i>Elater</i> sp. | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| 11 | <i>Melanotus russipes</i> Hbst | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| | Общее количество проволочников на 1 кв. метр | 3,5 | 3,0 | 1,5 | 2,5 | 4,5 | 2,0 | 9,0 | 4,5 | 5,0 |

Плотность заселения почвы щелкунами в различных биотопах правобережья Камы (Лашевский район)

| № пп. | Название видов щелкунов | Надпоймовая терраса | | | | | |
|----------|--|--|--|----------------------------|----------------------------|---|---------------------|
| | | Дубово- широколиственный лес (старый) | Дубово- широколиственный лес (старый) | Участки близкие к пойме | Участки близкие к пойме | Дубовая гривка в при- террасной части поймы | Бургеки на пойме |
| 1 | Серый <i>Lacon murtinii</i> L. | — | — | — | — | — | — |
| 2 | Блестящий <i>Selatosomus aciculus</i> L. | 0,8 | 0,5 | — | — | — | — |
| 3 | Широкий <i>Selatosomus latus</i> F. | 0,2 | — | — | — | — | — |
| 4 | Посевной <i>Agriotes sputator</i> L. | 0,5 | 2,0 | 0,5 | 1,0 | 6,0 | 4,3 |
| 5 | Полосатый <i>Agriotes lineatus</i> L. | — | — | — | — | — | — |
| 6 | Темный <i>Agriotes obscurus</i> L. | 0,6 | — | 0,2 | 0,5 | 1,5 | — |
| 7 | Краснохвостый <i>Athous haemorrhoidalis</i> F. | — | — | — | — | — | — |
| 8 | <i>Athous subfuscus</i> Müll. | — | — | — | — | — | — |
| 9 | <i>Athous</i> sp. (vittatus) | 1,0 | 0,5 | — | 0,5 | 5,5 | — |
| 10 | Золотистый <i>Prosternon tessellatum</i> L. | 0,5 | — | 1,5 | — | 2,0 | — |
| 11 | <i>Elater</i> sp. | — | — | — | — | — | — |
| 12 | Окаймленный <i>Dalopius marginatus</i> L. | — | — | — | — | — | — |
| | Общее количество щелкунов на 1 кв. метр | 3,0 | 2,5 | 3,0 | 2,7 | 1,0 | 3,0 |

По сравнению с надпойменной террасой количество личинок щелкунов в почве пойменных участков значительно меньше. Самая низкая численность личинок отмечена на лугах низкого уровня, всего 2—2,5 экземпляра на 1 кв. м. Подобные же цифры были получены и при обследовании пойменных лугов еще в 1952 г. Несколько выше численность личинок на лугах среднего и высокого уровня в левобережье Камы (Чистопольский р-н), где количество их на 1 кв. м составляет 4,5 экземпляра. Но, наряду с этим, следует отметить, что в некоторые годы количество щелкунов в пойменных лугах бывает и большим. Так, при раскопках 1956 г. на этих же участках плотность заселения почвы щелкунами достигала 22 экземпляра. При отряхивании деревьев и сборе щелкунов при экскурсиях были обнаружены виды щелкунов, при почвенных раскопках на встречавшиеся. Например, *Selatosomus nigricornis* Panz, *Athous bittatus* Flater-sanguineus L. в пойменных насаждениях; *Athous hirtus* Hbst., *Hipnodius riparius* F. в лесонасаждениях надлуговой террасы.

Соотношение видов щелкунов и размещение их по биотопам по всем видам учетов за три года исследований представлено на рис. 1.

Из рисунка видно, что ведущими видами являются посевной и широкий щелкун, которые не только доминируют на посевах сельскохозяйственных культур, но встречаются в большинстве обследованных участков. Оба эти вида довольно близко подходят по численности друг к другу в полевых угодьях, совсем по разному ведут себя под пологом естественных дубовых насаждений и в лугах. В нагорных дубравах широкого щелкун довольно много, он составляет 25% всех щелкунов, посевной только 8,1%. В дубняке пойменном эти виды меняются местами: на долю посевного щелкун приходится 31,2% всего состава, на долю широкого 6%. В поенным лугах посевной щелкун является основным представителем этого семейства. На лугах низкого уровня личинки р. *Agriotes* составляют от 75 до 100%.

Арнольди (1952) для поймы р. Урала указывает, что здесь практически встречаются только представители р. *Elater* и посевные щелкуны.

Кришталь (1936, 1949) отмечает, что посевной щелкун охотно заселяет влажные луга, избегая как излишне сухих, так и излишне сырьих стаций.

Гиляров (1937) указывает на способность щелкунов р. *Agriotes* переносить избыточную влажность. Интересно отметить, что по мере приближения к пойме на посевах сельскохозяйственных культур в видовом составе щелкунов происходит сдвиг в сторону уменьшения количества личинок щелкун широкого в почве и увеличение щелкун посевного (табл. 3). Это, видимо, следует связать с большей влаголюбивостью последнего.

Другой вид р. *Agriotes* — полосатый щелкун встречается в незначительных количествах как на надпойменных, так и в луговых биотопах, хотя по данным Арнольди (1952) в пределах поймы Урала, как правило, идет наравне с посевным щелкуном.

Темный щелкун отмечен единичными экземплярами на припойменных участках и в пойме Лашевского и Чистопольского районов. Типично полевой вид *Melanotus bipartitus* встречается в незначительном количестве только в сельскохозяйственных угодьях и в пойму не спускается.

Щелкун блестящий в надпойменной террасе более многочисленен под пологом леса, соответственно и в пойме заселяет гривки с древесными насаждениями, встречается на лугах высокого уровня, но ни разу не был отмечен на низких лугах.

Серый щелкун как типично лесной вид, на надпойменной террасе заселяет естественные насаждения. В пойме отмечен был только один раз в дубовой гриве в Чистопольском районе в 1952 году.

Краснохвостый щелкун — обязательный компонент в фауне щелку-

Плотность заселения почв и распределение видов щелкунов в пойме и надпойменной террасе р. Камы.

ПОЙМА

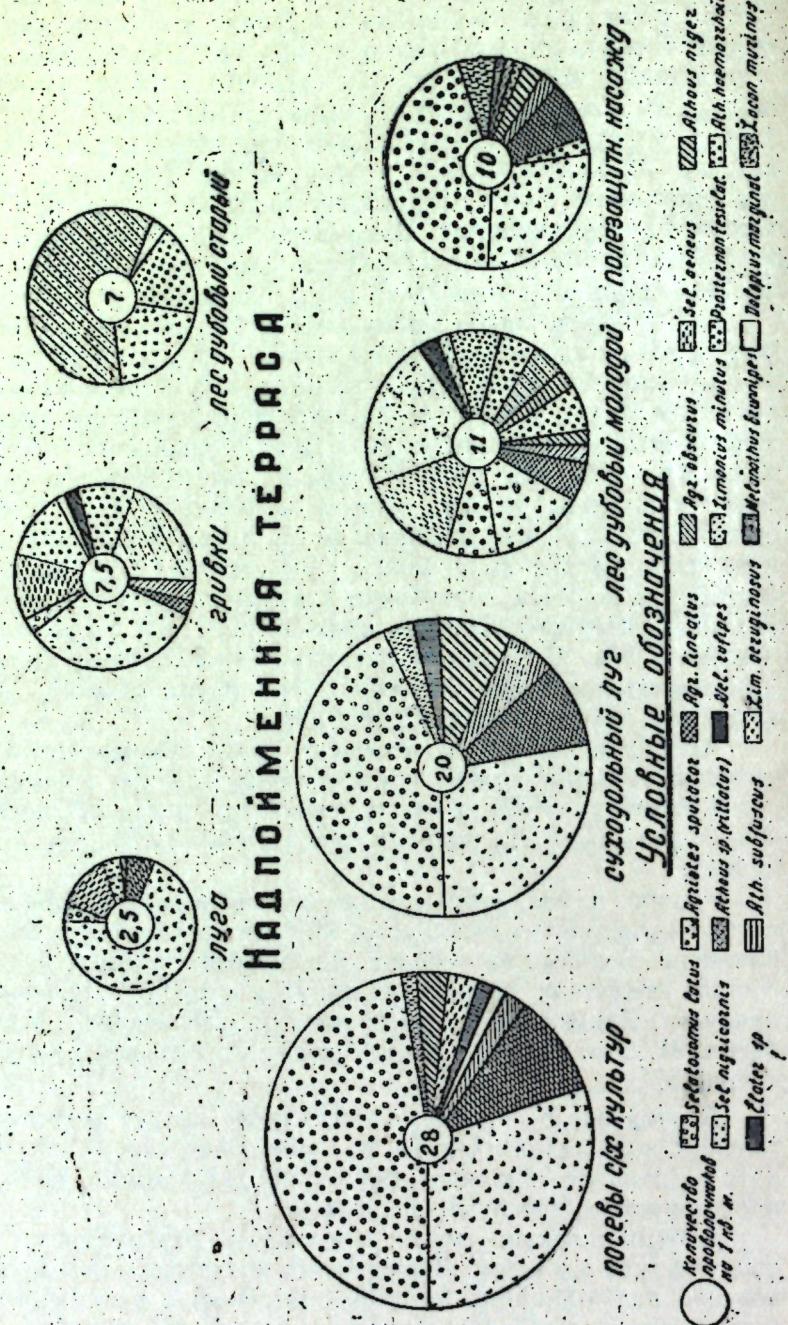


Таблица 3
Видовое соотношение щелкунов на пшенице в полях колхозов, удаленных на различное расстояние от поймы Камы

| Название хозяйства и его местоположение | Соотношение в % | | | | | |
|---|--|---|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------|
| | <i>Selatoso-</i> <i>mus</i> <i>latus</i> | <i>Selatoso-</i> <i>mus</i> <i>aeneus</i> | <i>Agriotes</i> <i>sputator</i> | <i>Agriotes</i> <i>lineatus</i> | <i>Agriotes</i> <i>obscurus</i> | <i>Athous</i> <i>sp.</i> |
| 1. К-з им. Ленина Чистопольского р-на. На повышенном рельефе в 9 км от поймы | 70,5 | 5,8 | 5,8 | 5,8 | — | 12,1 |
| 2. К-з „Заветы Ильича“ Чистопольского р-на. На высокой надлуговой террасе. | 63,2 | — | 35,4 | 0,8 | 0,3 | — |
| 3. К-з „Кр. Дол“ Лайшевского района. Надлуговая терраса, припойменный участок (повышенный рельеф) | 30,3 | 9,0 | 57,7 | — | — | 3,0 |
| 4. Тоже.—На понижении. | 22,6 | — | 64,6 | — | 3,8 | — |

нов в лесных биотопах, нашими исследованиями ни разу не был обнаружен в пойме. Другие виды р. *Athous* — щелкун волосатый *Athous hirtus*, *Athous subfuscus*, а также *Melanotus rufipes* типичны только для дубрав, надлуговой террасы. Виды р. *Elater* встречаются в незначительном количестве как в надпойменных угодьях, так и в пойме.

Золотистый щелкун, являясь влаголюбивым видом, приурочен, в основном, к лесным биотопам. Заселяет естественные насаждения и появляется уже в более старых полезащитных лесополосах. В пойменных угодьях встречается, главным образом, на гривах. В правобережье Камы на дубовых грижах в пойме отмечен *Selatosomus nigricornis* — вид, видимо, приуроченный к пойменным условиям.

Окаймленный щелкун встречался в незначительном количестве в надлуговых дубравах и посевах многолетних трав.

Все вышеприведенные нами данные относятся к периоду, предшествовавшему образованию Куйбышевского водохранилища (1953—1956). Затопление произошло в 1957 г., последующие наблюдения нами еще не производились. Однако, учитывая экологическую специфику отдельных видов щелкунов, можно предполагать, что в связи с увеличением влажности почв в береговой зоне водохранилища на посевах сельскохозяйственных культур численность и вредоносное значение щелкунов широкого будет постепенно уменьшаться, а влаголюбивого просевного щелкунов, а возможно и других видов р. *Agriotes*, увеличиваться.

ЛИТЕРАТУРА

Алейникова М. М., Утробина Н. М. О формировании фауны щелкунов (Elateridae) в полезащитных насаждениях северной лесостепи. ДАН СССР, т. ХС, № 1, 1953 а. Почвенная фауна полезащитных лесных насаждений в Татарской АССР. Изв. Казан. фил. АН СССР, сер. биологических наук, № 4, 1953 б.

Ариольди Л. В. Почвенные личинки насекомых районов р. Урала и Волжско-Уральского междуречья. Труды Зоолог. ин-та, т. XVI, 1954.

Гиляров М. С. Полевой метод оценки сравнительной привлекательности различных культур для живущих в почве вредителей. 1937.

Гурьева Е. Л. Жуки-щелкуны (сем. Elateridae) районов среднего и нижнего течения р. Урала и прилегающих территорий. Труды Зоол. ин-та, т. XVI, 1954.

Кришталь О. П. (А. Ф.). Анализ энтомофауны грунтов долины Днепра. Наукові записки, т. II, в. 2, Київ, Ун-т, 1936. Основные вопросы динамики энтомофагии в условиях долины среднего Днепра. Тезисы докладов III экологической конференции, ч. I, 1954. К изучению динамики энтомофагии почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра. Зоолог. журнал, т. XXXIV, № 1, 1955 г.

Передельский А. А. О существовании специальной окской инсектофагии. ДАН СССР, т. XX, № 6, 1950.

Утробина Н. М. Жуки-щелкуны Татарской АССР и их вредоносное значение для сельского хозяйства. Автореферат диссертации, 1956.

ИЗВЕСТИЯ КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

№ 6

1958

М. М. АЛЕЙНИКОВА

СПИСОК

вредных насекомых, зарегистрированных на кукурузе в Татарской АССР в 1954—1956 гг.

(По данным лаборатории энтомологии)

1. Черемуховая тля (*Siphonaphis padi* L.).

Внезначительной численности встречена на посевах кукурузы в Высокогорском районе в 1955 г. в начальный период вегетации кукурузы.

2. Шеститочечная цикада (*Macrosteles sexnotata* Ellen).

Отмечена в незначительной численности в июле 1954 г. в Аксубаевском районе (колхоз им. Красных Героев) и в 1956 г. в Столбищенском районе (колхоз «13 лет Октября»).

3. Полосатая цикада (*Psammotettix striatus* L.).

В незначительной численности в 1956 г. в Столбищенском районе (колхоз «13 лет Октября») в фазу 5—6 листьев.

4. Луговой клоп (*Lygus pratensis* L.).

Зарегистрирован на кукурузе во многих районах в течение всех 3 лет наблюдений. Вредят преимущественно клопы 2 и 3 поколений (июль и август месяцы). Местами встречаются в большой численности и высасывают сою не только из листьев, но и молодых початков (Лашевский район, колхоз «Память Ленина» 1954 г.).

5. Хлебный клопик (*Trigonotylus ruficornis* Geoffr.).

Встречается на посевах кукурузы во многих районах. В 1954 г. в Аксубаевском районе (колхоз им. Красных Героев) отмечен в массовом количестве (2-я половина июля). Приносит несомненный вред высасыванием сока из листьев и молодых початков.

6. Степняк линейный (*Megalocerae linearis* Fuessl.).

Встречен на посевах кукурузы в 1954 г. в Аксубаевском районе (колхоз им. Красных Героев) в большом количестве одновременно с хлебным клопиком. Характер вреда тот же, что и у предыдущего вида.

7. Слепняк (*Stenodema virens* L.).

В значительном количестве в ряде районов. Вред не установлен.

8. Клоп люцерновый (*Adelphocoris lineolatus* Goeze).

Отмечен в незначительном количестве в Столбищенском районе в 1956 г. (колхоз «13 лет Октября») в фазу начала выметывания султанов.

9. Трипс овсяный (*Stenothrips graminum* Uz.).

В незначительном количестве в Столбищенском районе в 1956 г. в течение июля месяца.

10. Полосатая хлебная блоха (*Phyllotreta vittula* Redt.).

Встречена на кукурузе во всех обследованных районах. На опытных участках в фазу 4—5 листьев в 1954 г. (Лаишевский район) % поврежденных растений равнялся 17,7; в 1955 г. (Высокогорский р-н) — 41,5; в 1956 г. (Столбищенский р-н) — 100 %. Наибольшая степень повреждения имела место в 1956 г. в южных районах республики (Октябрьский, Тельманский и др.); в которых проводилась борьба. Опылено с самолета 1208 га.

11. Стеблевая блоха (*Chaetocnema* sp.).

Единичные повреждения растений в Столбищенском районе в 1956 г. в начальный период развития (до 5—6 листьев).

12. Пьявица (*Lema melanopus* L.).

Личинки и жуки 2-го поколения найдены в 1954 г. в Биярском и Аксубаевском, в 1955 г.—в Высокогорском районах в июле месяце. Вредили, в основном, личинки, степень повреждения незначительна. Поскольку в литературе постоянно сообщается о том, что отродившиеся жуки остаются зимовать в почве и на ее поверхность в этом году не выходят, следует подчеркнуть, что в течение 1954 и 1955 гг. в Татарской АССР наблюдался массовый выход молодых жуков из почвы. Жуки причиняли листьям кукурузы незначительные повреждения.

13. Зеленая щитоноска (*Cassida viridis* L.).

Жуки и личинки найдены в 1954 г. в Лаишевском и Аксубаевском районах, в 1956 г. в Столбищенском районе; повреждения незначительны.

14. Свекловичная щитоноска (*Cassida nebulosa* L.).

В незначительном количестве жуки в 1955 г. в Высокогорском, в 1956 г. в Столбищенском районах. Вред не установлен.

15. Песчаный медяк (*Opatrum sabulosum* L.).

В Лаишевском районе в 1954 г. в незначительном количестве.

16. Дерновый медяк (*Crypticus quisquilius* L.).

Там же, где и предыдущий, единичные экземпляры.

17. Ионийский хрущ (*Amphimallon solstitialis* L.).

Отмечены единичные повреждения корней личинками в Буйинском, Высокогорском районах в 1955 г. в фазу 4—5 листьев. В Столбищенском районе (колхоз «13 лет Октября») % поврежденных корней кукурузы в 1956 г. колебался от 0,5 до 2,8.

18. Щелкуны (Elateridae).

Ежегодно повсеместно отмечаются повреждения семян и растений кукурузы личинками 2-х наиболее широко распространенных в Татарии видов: *Selatosomus latus* F. и *Agrilus sputator* L. В меньшей степени вредят личинки *A. lineatus* L. В 1954 г. в Лаишевском районе (колхоз «Путь Ленина»), среди личинок щелкунов на кукурузе встречены: *Lacon tigrinus* L. и *S. aeneus* L. Вред от щелкунов в 1955 г. носил массовый характер по всей территории Татарии, местами был произведен даже пересев площадей.

19. Серый многоядный слоник (*Tapinoteras palliatus* F.).

Отмечены повреждения листьев жуками в 1956 г. в Столбищенском и Калинишском районах в начальный период развития кукурузы.

20. Тигровый слоник (*Cleonus tigrinus* Panz.).

В незначительном количестве в Столбищенском районе в 1956 г.

21. Зерновая жужелица (*Pseudophonus pubescens* M'Il.).

Отмечены повреждения зерен до их прорастания в Столбищенском и Чистопольском районах в 1956 г.

22. Жужелица (*Pterostichus coeruleascens* L.).

Представляет интерес отмеченный факт повреждений зерен кукурузы жуками этого хищника. (Столбищенский р-н, 1956 г.).

23. Ростковая муха (*Chorophila florilega* Zett.).

В 1955 г. отмечены значительные повреждения семян кукурузы, до 20%, в Чистопольском районе (колхоз «Завет Ильича») при посеве на увлажненной почве. В 1956 г. наблюдались единичные повреждения прорастающих семян в Столбищенском районе (колхоз «13 лет Октября»).

24. Шведская муха (*Oscinonota* sp. (frit?)).

В 1955 и 1956 гг. отмечены массовые повреждения кукурузы, преимущественно в северных районах республики. Наиболее интенсивными они были в 1955 г. В этом году поврежденность в отдельных колхозах; по данным К. И. Попова (КСХИ) достигала 80 и более процентов. В Столбищенском районе в 1956 г. % поврежденных личинками растений на опытных участках по различным срокам посева колебался от 18 до 35,7.

25. Совка люцерновая (*Chloridea dipsacca* L.).

Отмечены единичные повреждения молодых початков в 1954 г. в Лаишевском районе.

26. Совка-гамма (*Phytometra gamma* L.).

В 1956 г. гусеницы зарегистрированы на кукурузе в фазу начала образования початков в Столбищенском районе в незначительном количестве. Объедали листья.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| Предисловие | 4 |
| Т. М. Кулаева. Материалы по экологической морфологии рыжих полевок | 7 |
| И. В. Назарова. Экологоморфологический очерк серых полевок Волжско- | |
| Камского края | 27 |
| Р. А. Зачепина. Материалы к экологической морфологии мышей рода | |
| <i>Apodemus</i> | |
| Б. В. Некрасов. Функционально-морфологический очерк челюстного аппа- | |
| рата некоторых вьюрковых птиц | 42 |
| Н. П. Воронов. Влияние роющей деятельности млекопитающих на жизнь леса | 47 |
| Ю. К. Попов. Результаты изучения некоторых черт экологии мышевидных | 69 |
| грызунов методом мечений | |
| В. И. Гаранин, В. А. Попов. Материалы по экологии тритонов Раифского | 81 |
| леса (Татарской АССР) | |
| В. Б. Дубинин. К вопросу о происхождении и развитии типов жизненных | 89 |
| циклов у иксодовых клещей | |
| И. В. Назарова. К паразитарной фауне серых полевок Татарской АССР и | 95 |
| прилегающих областей | |
| Т. М. Кулаева. Материалы к паразитарной фауне рыжих полевок | |
| Татарской АССР | |
| М. М. Алейникова и В. В. Изосимов. Материалы по фауне и экологии | |
| дождевых червей (<i>Lumbricidae</i>) Татарской АССР | 127 |
| Н. М. Утробина. К фауне щелкунов поймы р. Камы в Татарской АССР | 137 |
| М. М. Алейникова. Список вредных насекомых, зарегистрированных на | |
| кукурузе в Татарской АССР в 1954—1956 гг. | 143 |

Сдано в набор 9/XII-1958 г. Подписано к печати 4/III-1959 г. Формат бумаги
70×108₁/₁₆. Печатных листов 11. Заказ № 2984. Тираж 550. ПФ-00290.

Типография Министерства культуры Марийской АССР, Йошкар-Ола,
Советская, 104.

ОПЕЧАТКИ

К ИЗВЕСТИЯМ КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР,
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, ЗООЛОГИЯ, № 6, 1958 г.

| Стр. | Строка | Напечатано | Следует читать |
|------|---------------------|---------------------------|---------------------------|
| 8 | 18 сверху | короткими | короткими |
| 12 | 14 сверху | G. E. Guilday | G. E. Guilday |
| 14 | 12 сверху | Clethrionomys | Clethrionomys |
| 15 | Таблица 7 | (встреч.) | (% встреч.) |
| 21 | 1 снизу | Sudadultus, invenis | Subadultus, juvenis |
| 37 | 15 сверху | узкоречепной оплевок | узкоречепной оплевок |
| 54 | 6 снизу | mandibulae | mandibulae |
| 54 | 4 снизу | mandibulae | hyoibens |
| 54 | 4 снизу | hyoibens | Plectrophenax |
| 58 | 6 снизу | 6 снизу | 1830 |
| 90 | Таблица 1 9 сверху | благопрятствуют | благоприятствуют |
| 91 | 19 сверху | dromedariloch | dromedariloch |
| 96 | 7 сверху | спешенном | спешенном |
| 98 | 32 сверху | Rhipiceralus | Rhipiceralus |
| 98 | 3 снизу | albipictus | albipictus |
| 99 | 10 сверху | из | их |
| 100 | 7 снизу | клещи | клещей |
| 109 | Сверху 13 | rodes Jcincus (L.) | Jxodes ricinus (L.) |
| 111 | 16 сверху | Haemaphysalis | Haemaphysalis |
| 111 | 20 сверху | Boophilus | Boophilus |
| 111 | 22 сверху | , но при наличии... | но при наличии... |
| 123 | 7 сверху | по с ледней | последней |
| 123 | 8 сверху | и в периоде не наблю- | и в природе не наблю- |
| 124 | 13 сверху | дается | дается |
| 124 | 15 сверху | Уходидаe | Jxodidae |
| 128 | 31 сверху | (R. Holdenrid и пр. 1951) | (R. Holdenrid и др. 1951) |
| 130 | 19 снизу | Aprostatandria | Aprostatandria |
| 131 | 30 сверху | Cysticerous | Cysticerous |
| 133 | 21 сверху | (15—20 дн.) | (15—20 дней) |
| 134 | 23 снизу | Ctuncinatus | Ctuncinatus |
| 135 | 33 снизу | (Microtus arvalis Pall.) | (Microtus arvalis Pall.) |
| 138 | 9 снизу | сказались | оказались |
| 141 | 2 снизу | taipaе | talpae |
| 143 | 15 сверху | Татарской АССР | Татарской АССР |
| 147 | Таблица 1 пункт 4 | Полезащитные лесные | Полезащитные лесные |
| | | полосы 24 лет | полосы 2—4 лет. |
| 147 | Ссылка ¹ | Polyschaeta | Polyschaeta |
| 148 | Сверху 6 | Dendrobaena octaedra | Dendrobaena octaedra |
| 148 | Сноска ² | Eisenia foetida... | Eisenia foetida... |
| | | Lumbricus terrestris... | Lumbricus terrestris... |
| 151 | Таблица 2 | Смешанолиственные на- | Смешанолиственные на- |
| | Б. пункт 16 | саджения | саджения |
| 153 | Сверху 6 | L. rubellus | L. rubellus |
| 154 | Таблица 4 | 1951 | 1955 |
| | пункт 6 | 12. VIII | 12. VIII |
| 157 | Таблица 5 графа 3 | Клен ясенелистный | Клен ясенелистный |
| | последн. снизу | в зависимости от уда- | в зависимости от уда- |
| 158 | Таблица 6 | ленности их | ленности их |
| | заголовок | Змиево | Змиево |
| 159 | Таблица 8 заголов- | 54 | 53 |
| | вок 6 гр. сверху | 15,8 | 15,8 |
| | 23 графа сверху 1 | 17,0 | 17,0 |
| | | 2 | 17,1 |
| | | 3 | |
| | | 4 | |
| 160 | Таблица | — | — |
| | заголовок | ... размещение весной и | ... размещение весной и |
| 163 | Ссылка ¹ | осенью | осенью |
| 173 | Сверху 2 | A. caliginosa f. typica | A. caliginosa f. typica |
| | | Внезначительной числен- | В незначительной чис- |
| | | ности | ленности |

| Стр. | Строка | Напечатано | Следует читать |
|------|--|---|---|
| 174 | Пункт 21 | M''II | Mall. |
| 175 | Пункт 25 | (Chloridea dipsacca L.) | (Chloridea dipsacea L.) |
| 176 | Содержание снизу 3 | Материалы по фауне и экологии дождевых червей () Татарской АССР. ... на кукуруза ... дубово-вязово-лиловый | Материалы по фауне и экологии дождевых червей (Lumbricidae) Татарской АССР. ... на кукурузе ... дубово-вязово-лиловый |
| 166 | снизу 1-ая | | |
| 167 | Снизу 7 | | |
| 167 | Таблица 1 гр. 2 № 11 | Melanotus rufipes Hbst | Melanotus rufipes Hbst |
| 167 | Таблица 1 гр. 12 сверху 4 | — | 4,0 |
| 167 | Таблица 1 гр. 12 сверху 6 | 4,0 | — |
| 168 | Таблица 2 гр. 14 сверху 11 | — | 0,5 |
| 169 | Таблица 2 гр. 14 сверху 12 13 сверху | 0,5 Athous bittatus Flater sanguineus L. | Athous vittatus Elater sanguineus L. |